

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ  
ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ**

Б1.Б.09 Биология

**Направление подготовки (специальность) 05.03.06 «Экология и природопользование»**

**Профиль образовательной программы экология**

**Форма обучения очная**

## СОДЕРЖАНИЕ

### **1. Конспекты лекций**

Лекция № 1 «Предмет и задачи общей биологии, её взаимосвязь с другими науками».....	3
Лекция № 2 «Системно-иерархичная сущность жизни».....	5
Лекция № 3 «История создания клеточной теории, её основные положения и значение».....	6
Лекция № 4 «Клетка как самоподдерживающаяся система».....	8
Лекция № 5 «Организм как целостная система».....	12
Лекция № 6,7 «Индивидуальное развитие – онтогенез».....	14
Лекция № 8 «Разнообразие жизни на Земле. Общая характеристика Простейших».....	17
Лекция № 9 «Многоклеточные животные и проблема их происхождения».....	20
Лекция № 10 «Общая характеристика первичноводных хордовых животных (Анамния)».....	22
Лекция № 11 «Общая характеристика высших позвоночных животных».....	26
Лекция № 12 «Развитие эволюционных идей до Дарвина».....	28
Лекция № 13 «Эволюционное учение Ч.Дарвина. Основные положения СТЭ».....	31
Лекция № 14 «Вид и видообразование согласно СТЭ».....	34
Лекция № 15 «Критика синтетической теории эволюции».....	37

### **2. Методические указания по выполнению лабораторных работ.**

ЛР 1 «Принципиальные отличия в организации про- и эукариотических живых систем».....	41
ЛР 2 «Живые системы разного уровня организации».....	42
ЛР 3 «Клетка как самовоспроизводящаяся система».....	43
ЛР 4 «Клетка как открытая и высокоупорядоченная система. Ферменты, принцип их функционирования».....	
ЛР 5 «Оплодотворение, основные этапы онтогенеза».....	53
ЛР 6 «Изучение механизма метаморфоза и неотении».....	56
ЛР 7 «Биологическое старение организма – закономерный процесс».....	60
ЛР 8 «Свободноживущие и паразитические простейшие».....	61
ЛР 9 «Особенности строения и образ жизни свободноживущих и паразитических червей»..	62
ЛР 10 «Особенности строения и образ жизни представителей класса рыб и земноводных»..	66
ЛР 11 «Характерные особенности строения и образа жизни млекопитающих (Mammalia)».	70
ЛР 12 «Формирование эволюционной идеи. Эволюционная концепция Ж.Б. Б.Ламарка....	72
ЛР 13 «Факторы и движущие силы эволюции согласно СТЭ».....	73
ЛР 14 «Адаптация как результат эволюции. Адаптационез».....	77
ЛР 15 «Современные недарвиновские концепции эволюции».....	79

### **3. Методические указания по проведению практических занятий.**

(не предусмотрены РПД)..... 80

### **4. Методические указания по проведению семинарских занятий.**

(не предусмотрены РПД)..... 80

# 1. КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

## 1.1 Лекция № 1 (2 часа)

Тема: «Предмет и задачи биологии, её взаимосвязь с другими науками»

### 1.1.1 Вопросы лекции:

1. Биология как наука о закономерностях и механизмах жизнедеятельности и развития организмов.
2. Задачи биологии и методы исследования.
3. Механицизм, витализм и диалектический материализм - в связи с оценкой явлений жизни.
4. Определение сущности жизни Ф.Энгельсом (первый закон Ф.Энгельса).
5. Развитие понятия “жизнь” на современном этапе.

### 1.1.2 Краткое содержание вопросов:

#### 1 Биология как наука о закономерностях и механизмах жизнедеятельности и развития организмов.

**Биология** (от греч. «биос» – жизнь и «логос» – слово) – наука о живых системах. Дословный перевод «наука о жизни» был бы не совсем правильным, ибо «жизнь» не существует сама по себе – это лишь специфическое свойство определённых систем, называемых «живыми».

Живое отличается необычным разнообразием, оно представлено неисчислимым множеством видов живых существ. На Земле известно более 3 тыс. видов прокариот, более 450 тыс. видов растений и более 1,2 млн. видов животных.

**2 Задачи биологии и методы исследования.** Выявление и объяснение общего, одинаково верного для всего многообразия организмов – задача теоретической (общей) биологии.

Иными словами, теоретическая биология – наука о наиболее общих принципах организации жизни и законах её развития.

Выражение «теоретическая биология» появилось в первой четверти 20 века. Поначалу под теоретической биологией понимался широкий круг вопросов: клеточная теория, обмен веществ в организме, понятие силы и организации, механика развития, дарвинизм и т.д.

По выражению Людвига фон Берталанфи (1901 – 1972гг.) теория биологии в, первую очередь, представляет собой **теорию познания и методологию науки о жизни**.

Издавна существует две противоположные точки зрения в оценке явления жизни – **механицизм и витализм**. «Камнем преткновения» для различных философских позиций явился вопрос *сущности жизни, отличия живого от неживого*.

#### 3 Механицизм, витализм и диалектический материализм - в связи с оценкой явлений жизни.

Представители механицизма отвергают всякое противопоставление живого и неживого, исходя при этом из того, что биологические явления полностью объяснимы физико-химическими закономерностями.

Цитирую: «...естественные процессы и особенно жизненные процессы детерминированы (лат. *determinare* – определять) механистически и могут получить объяснение в законах физики и химии».

Под впечатлением огромных успехов физики и химии во второй половине 19 века утвердилось представление, согласно которому всем происходящем в органических телах управляют те же силы и законы, что и в неорганических. Участие в этом какой-то «жизненной силы» (как утверждают виталисты) уже не признавалось. (Т.Шванн, Карл Людвиг, Герман Гельмгольц, Эрнст Геккель, Август Вейсман и др.).

В противоположность механицизму, витализм считает, что проявление жизни хотя и сводится частично к механистическим причинам, тем не менее полностью от них независимы и требуют признания непознаваемой «жизненной силы» (*vis vitalis*).

Классический витализм в настоящее время вытеснен из науки.

В последнее время витализм пережил своего рода обновление и вернулся в биологию в виде **кибервитализма** (Новик, 1975г.). В отличие от классического витализма, опиравшегося на непознаваемую энтелексию, он пользуется научными понятиями «система» и «информация».

Существует третья позиция во взгляде на живое, на феномен жизни – это диалектический материализм.

А.И.Опарин: «Жизнь по своей природе материальна, но, с другой стороны, она не является неотъемлемым свойством всей материи вообще... организмам свойственны особые, специфически биологические свойства и закономерности, которые невозможно объяснить одними законами, господствующими в неорганической природе».

Таким образом, диалектический материализм отмежевался от витализма и от механицизма.

**4 Определение сущности жизни Ф.Энгельсом (первый закон Ф.Энгельса).** Но вернёмся к определению жизни, сформулированное Ф.Энгельсом. Данную формулировку надо рассматривать как физиолого-биохимическую сущность жизни. Современная наука несколько расширила рамки этого определения с учётом более поздних обобщений и открытых.

Определение Энгельса легло в основу «Закона химического состава живого вещества» (или первый закон Энгельса).

Основные положения этого закона:

1. Материальную основу живых тел составляют органические соединения углерода, которые в процессе жизнедеятельности организма претерпевают биохимические превращения. Суть этих превращений – процессы ассимиляции и диссимиляции, т.е., в конечном счёте, построение живого тела из поступающих извне питательных веществ и разложение органических веществ с выделением энергии, используемой в процессах жизнедеятельности. Совокупность ассимиляции и диссимиляции составляет обмен веществ, или его метаболизм.

2. В обмене веществ фундаментальная роль принадлежит белкам-ферментам как катализаторам и регуляторам биохимических реакций. Кроме того, белки выполняют структурообразующие, двигательные, транспортные, иммунологические и энергетические функции.

3. Биосинтез белков происходит при участии нуклеиновых кислот. Наряду с белками нуклеиновые кислоты составляют первооснову жизни.

4. Помимо белков и нуклеиновых кислот в живом теле присутствуют многие другие органические соединения, в частности липиды и углеводы, несущие особые структурообразующие и энергетические функции, а также универсальный накопитель химической энергии – АТФ. Из неорганических веществ живого тела особое значение имеет вода, в отсутствии которой жизнедеятельность невозможна.

**5 Развитие понятия “жизнь” на современном этапе.** До сих пор в центре внимания теоретической биологии остаются формулы, определяющие сущность жизни. Джон Ригель по этому поводу писал: «В течение двух последних десятилетий на наших глазах развёртывается захватывающая повесть, которая по своей напряжённости и драматизму превзошла всё, что способна создать фантазия авторов детективных романов. Эта повесть пишется учёными разных специальностей, главным образом биохимиками, биофизиками и физиологами. Сюжет – попытка раскрыть сущность жизни».

Что такое жизнь? Один остроумный человек заметил, что хотя мы можем затрудняться дать точное определение жизни, однако никто из нас не сомневается в реальности различия между живым и неживым, потому что за живую и мёртвую лошадь на рынке дают разную цену. Действительно, интуитивно мы всё понимаем, что есть живое, а что есть мёртвое, а вот точно сформулировать различие обычно затрудняемся. Известно много попыток дать дефиницию (краткое научное понятие, определение) понятию «жизнь», но, как правило, они оказываются уязвимыми.

Вам, конечно, известно классическое определение жизни по Ф.Энгельсу : «Жизнь – это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причём с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка». Энгельс не считал своё определение исчерпывающим. Согласно его определению обмен веществ лишь существенный, но не единственный критерий жизни.

*Обмен веществ необходимый, но недостаточный критерий жизни.* Его нужно дополнить каким-то иным критерием. По мнению Б.М.Медникова, можно сформулировать

определение жизни следующей фразой: «**Жизнь – это активное, идущее с затратой энергии поддержание и воспроизведение специфической структуры**».

Что такое активное воспроизведение? Это такой процесс, когда система сама воспроизводит себя и поддерживает свою целостность, используя для этого элементы окружающей среды с более низкой упорядоченностью. Пассивный процесс такого рода отнюдь не признак жизни (воспроизведение гнёзд птицами, строительство плотин бобрами и т.д.). Почему в определении подчёркивается то, что поддержание структуры живого организма должно идти с затратой энергии? Потому что это позволяет отличить живые системы от других самовоспроизводящихся структур, например кристаллов. Ещё фр. натуралист Бюффон в 18 веке проводил аналогию между ростом организма и ростом кристаллов. Действительно, каждому кристаллу присуща своя специфическая структура, возникающая спонтанно. Так, хлористый натрий кристаллизуется в виде куба, углерод в форме алмаза (в виде октаэдра). Скопления, сростки кристаллов порой удивительно похожи на структуры живой природы.

## 1.2 Лекция № 2 (2 часа)

Тема: «**Системно-иерархическая сущность жизни**»

### 1.2.1 Вопросы лекции:

1. Принцип системности жизни.
2. Общие свойства всех систем (и живых, и неживых).
3. Признаки живых систем – фундаментальные свойства живого, отличие живых систем от неживых.
4. Уровни организации живых систем.

### 1.2.2 Краткое содержание вопросов:

**1 Принцип системности жизни.** Одной из главных особенностей мира живого является системность. Принцип системности пронизывает всё живое – от элементарных носителей жизнь, до биосферы.

Рождение теории систем связывают чаще всего с именем Людвига фон Берталанфи (1901 – 1972). Системный подход в естествознании воспринимается как детище XX века.

В действительности, подход этот – давнее и прочное завоевание науки. Он отвечал объективной картине мира и стал неизбежен «лишь только люди познали Вселенную как систему, как взаимную связь тел».

Таким образом, открытие новых уровней организации живого и необходимость самостоятельного изучения обусловили появление ряда биологических дисциплин.

Современная биология руководствуется общим методологическим принципом, согласно которому объекты материальной действительности (начиная с атома и кончая биогеоценозами) являются определённым образом организованными системами, где элементы соединены воедино специфической структурной связью.

### **2.Общие свойства всех систем (и живых, и неживых).**

1. Системы состоят из элементов, каждый из которых тоже может быть системой.
2. Объединяясь в систему, каждый из элементов может приобрести свойства, которыми вне системы не обладал (принцип **эмержентности**).
3. «Две системы, составленные вместе, образуют новую единицу, систему, свойства которой **не аддитивны** (лат. Addition – прибавление) и не могут быть описаны посредством свойств составляющих», – Сент-Дье́рди, амер. биохимик.

«Живая система, организм, – писал Ф. Энгельс, – это движение таких тел, в которых одно от другого неотделимо».

При этом живая система, обладая определёнными компонентами, структурой, функциями и, взаимодействуя со средой, характеризуется новыми – системными, интегративными качествами, которые не присущи образующим её компонентам.

### **3 Признаки живых систем – фундаментальные свойства живого, отличие живых систем от неживых.**

- 1.Типичный химический состав.

2. Особая согласованность организации во времени и в пространстве, определённая направленность её на самосохранение.

3. Обмен веществ, гомеостаз. Для того чтобы происходил обмен веществ, необходима энергия внешних источников.

4. Живые системы – это открытые системы, они обмениваются со средой веществом, энергией и информацией. Эти системы находятся в **динамическом стационарном** состоянии, но в то же время ограничены от окружения структурами, которые затрудняют обмен веществами, сводят к минимуму потерю веществ и служат для поддержания пространственного единства системы.

5. Процессы обмена веществ регулируются с помощью особых биологических катализаторов, которые не только ускоряют реакции, а и делают их возможными.

6. Структурная сложность живых систем.

7. Способность к воспроизведению себе подобных за счёт наличия ДНК или РНК, исполняющих роль матрицы.

8. Живые системы способны отвечать на раздражение, способны к движению.

9. Все живые системы произошли от общего корня.

Исходя из вышесказанного, можно сформулировать следующее определение живого: «Живыми называются такие системы, которые обладают нуклеиновыми кислотами и белками и способны сами синтезировать эти вещества». С этим определение согласуется определение М. Волькенштейна: «Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров – белков и нуклеиновых кислот».

**4 Уровни организации живых систем.** Мир живого чрезвычайно сложен и многообразен. Он представляет собой совокупность живых систем различной степени сложности и организации. Всякая живая система является компонентом, частью более широкой системы. Она подчиняется законам функционирования и развития этой последней.

Одной из важнейшей теоретической проблемы биологии является проблема реальности таксономических единиц: существуют ли таксоны в природе, можно ли их считать объективной реальностью или плодом мышления, чистой абстракцией. И проблема эта не чисто биологическая, но и философская.

Довольно обстоятельно проблема иерархичности, многоуровневости живого рассмотрена так называемыми органистами ещё в 20-е годы 20 века (эмурджентная эволюция Д.Г.Льюиса и С. Александера), концепция уровней Брауна и Селларса. Однако в этих концепциях природа высшего уровня понимается идеалистически. Принимается, что только высшие уровни жизни активны, им отводится «командная» роль по отношению к низшим, которые сами по себе служат пассивным материалом для высших уровней.

В.И. Кремянский, в отличии от органистов, стоящий на материалистических позициях, в своей книге «Структурные уровни живой материи» (М., 1969) пишет, что живые системы различных уровней, таксоны, реальны, они существуют в действительности. Этой позиции придерживается подавляющее большинство естествоиспытателей. Среди русских и советских учёных проблема иерархичности живых систем разрабатывалась И.П. Павловым, В.А. Энгельгардтом, И.И. Шмальгаузеном и др. Особено много внимания вопросу иерархичности живого уделял В.А. Энгельгардт. С точки зрения системного принципа, писал он, «жизнь – это, прежде всего, система систем, в которой отчётливо выражено не параллельное, а последовательное сочетание. При этом каждый более высокий уровень иерархии оказывает направляющее воздействие на нижележащий, подчиняет его себе, своим функциям, преобразует его, порождает в компонентах этого уровня новые свойства, которые в изолированном состоянии им не присущи».

### 1.3 Лекция № 3 (2 часа)

**Тема: «История создания клеточной теории, её основные положения и значение»**

#### 1.3.1 Вопросы лекции:

1. Клетка как мельчайшая структурная единица жизни.

2. Клеточная теория, основные этапы ее развития.
3. Прокариотические и эукариотические клетки
4. Клеточный цикл.
5. Дифференциация и детерминация клеток.

### **1.3.2 Краткое содержание вопросов:**

#### **1. Клетка как мельчайшая структурная единица жизни.**

Впервые увидел и описал клетку английский ученый – физик Р. Гук (1665). Это были клетки коры пробкового дерева. Он же ввел в биологию термин "клетка". Его описания послужили толчком для появления систематических исследований анатомии растений (М. Мальпиги, 1671; Н. Грю, 1671), которые подтвердили наблюдения Роберта Гука и показали, что разнообразные части растений состоят из тесно расположенных "пузырьков", или "мешочеков". Позднее А. Левенгук (1680) открыл мир одноклеточных организмов и впервые увидел клетки животных (эритроциты). Позднее клетки животных были описаны Ф. Фонтана (1781); но эти и другие многочисленные исследования не привели в то время к пониманию универсальности клеточного строения, к четким представлениям о том, что же является собой клетка. Прогресс в изучении микроанатомии и клетки связан с развитие микроскопирования в XIX в.

**2 Клеточная теория, основные этапы ее развития.** Клеточная теория – это обобщенные представления о строении клеток как единиц живого, об их размножении и роли в формировании многоклеточных организмов.

Появлению и формулированию отдельных положений клеточной теории предшествовал длительный (более трехсот лет) период накопления наблюдений над строением различных одноклеточных и многоклеточных организмов растений и животных. Этот период связан с развитием и усовершенствованием различных оптических методов исследования.

Клеточная теория была сформулирована ботаником М. Шлейденом и зоологом Т. Шванном в 1838-1839 г.г. В 1858 г. Р. Вирхов обосновал принцип преемственности клеток путем деления («каждая клетка из клетки»). Создание клеточной теории стало важнейшим событием в биологии, одним из решающих доказательств единства живой природы.

Клеточная теория постулирует:

Клетка – элементарная единица живого;

Клетки разных организмов гомологичны по своему строению;

Размножение клеток происходит путем деления исходной клетки;

Многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли клеток, объединенные в целостные, интегрированные системы тканей и органов, подчиненных и связанных между собой межклеточными, гуморальными и нервными формами регуляции.

С современных позиций можно добавить еще одно положение:

В клетке содержится вся генетическая информация о строении и функциях организма.

Клетка – элементарная единица живого.

Живому свойственен ряд совокупных признаков, таких, как способность к воспроизведению (репродукции), росту, использование и трансформация энергии, метаболизм (ассимиляция и диссимиляция), возбудимость, раздражимость, изменчивость и др. Такую совокупность признаков можно обнаружить на клеточном уровне. Нет меньшей единицы живого, чем клетка. Можно выделить из клетки отдельные ее компоненты или молекулы и убедиться, что многие из них обладают специфическими функциональными особенностями, но только клетка в целом является наименьшей единицей, обладающей всеми свойствами живого.

**3 Прокариотические и эукариотические клетки.** В природе существует значительное разнообразие конкретных клеточных форм. Вместе с тем число основных типов клеточной организации ограничено. Выделяют прокариотический и эукариотический типы с подразделением второго на подтип клеток простейших организмов и подтип многоклеточных.

Клетки прокариотического типа имеют особенно малые размеры – не более 0,5-5,0 мкм в диаметре. Содержимое прокариотической клетки одето плазматической мембраной, играющей роль активного барьера между собственно цитоплазмой клетки и внешней средой. Обычно снаружи от плазматической мембранны расположена клеточная стенка или оболочка – продукт

клеточной активности. У них нет морфологически обособленного ядра, так как ядерный материал в виде ДНК не ограничен от цитоплазмы оболочкой. Генетический аппарат образован единственной кольцевой хромосомой, которая лишена основных белков – гистонов (нуклеоид). В клетке отсутствует развитая система мембран, хотя некоторые виды бактерий (например, фототрофные пурпурные бактерии) богаты внутриклеточными мембранными системами. Очень сильно цитоплазматические мембранные развиты у сине-зеленых водорослей. В основном веществе (или матриксе) цитоплазмы прокариотических клеток располагаются многочисленные рибосомы. У прокариот отсутствует клеточный центр.

Эукариотический тип клеточной организации представлен двумя подтипами: клетки простейших и клетки многоклеточных организмов (растительные и животные). Особенностью организмов простейших является то, что они, исключая колониальные формы, в структурном отношении представляют собой клетку, а в физиологическом – целый организм. В связи с этим в клетках некоторых простейших имеются миниатюрные образования, выполняющие на клеточном уровне функции органов, аппаратов и систем органов многоклеточного организма (цитостом, цитофарингс, порошица, сократительные вакуоли, генеративное и вегетативные ядра инфузорий). Основным отличительным признаком эукариотических клеток является наличие морфологически выраженного ядра. Кроме того, в цитоплазме таких клеток существует целый набор специальных структур, органелл, выполняющих отдельные специфические функции. К числу органелл относят мембранные структуры: ядро, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии, пластиды (в клетках растений). Кроме того, для эукариотических клеток характерно наличие немембранных структур, таких, как центриоли (в клетках животных), рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты и др. Эукариотические клетки обычно намного крупнее прокариотических.

#### **4 Клеточный цикл.** Клеточный цикл разделяется на четыре периода:

- \* G1 фаза (от "gap 1", то есть интервал 1) - период высокой метаболической активности и роста клетки между митозом и репликацией ДНК.
- \* S фаза (от "synthesis") - период синтеза (репликации ДНК). Количество ядерной ДНК увеличивается в два раза от 2n до 4n.
- \* G2 фаза ("gap 2") - период подготовки к митозу. Продолжается клеточный рост и синтез необходимых белков
- \* M фаза (от "mitosis") - деление клетки на две дочерние с уменьшением в них количества ДНК от 4n до 2n.

Митоз – сложный процесс, в ходе которого происходит конденсация хроматина с образованием узнаваемых хромосом, перемещение центриолей в противоположные части клетки, реорганизация и реконструкция микротрубочек в веретено деления, разрыв ядерной оболочки, вызванный деполимеризацией поддерживающих ее структуру белков – ламинов (профаза), прикрепления микротрубочек к кинетохорам хромосом (прометафаза), выстраивание хромосом по клеточному экватору (метафаза), расхождение сестринских хроматид к противоположным полюсам клетки (анафаза), реорганизация ядерных оболочек и непосредственное деление цитоплазмы (телофаза) и клетки (цитокинез).

**5. Дифференциация и детерминация клеток.** Дифференциация – это появление различий между генетически идентичными клетками. Детерминация – это выбор пути дифференцировки.

### **1.4 Лекция № 4 (4 часа)**

**Тема: «Клетка как самоподдерживающаяся система».**

#### **1.4.1 Вопросы лекции:**

1. Восстановление от повреждений - общее свойство живого.
2. Регенерация. Восстановление клеток от повреждений, вызванных ультрафиолетовыми лучами - механизм *фотореактивации*.
3. Темновое восстановление.

4. Механизмы репарации.
6. Разновидности систем репарации.

#### **1.4.2 Краткое содержание вопросов:**

##### **1. Восстановление от повреждений - общее свойство живого.**

Механизм этого процесса предполагает участие специального фоточувствительного фермента фотолиазы, субстратом которого являются только пиримидиновые димеры. Фотореактивация приводит к распаду димеров пиримидина. Кинетические закономерности реакции фотоферментативного расщепления димеров соответствует кинетике классических ферментативных процессов описываемых по схеме Михаэлиса-Ментен.

**2. Регенерация. Восстановление клеток от повреждений, вызванных ультрафиолетовыми лучами - механизм фотореактивации.** Помимо фотоферментативного расщепления димеров ДНК (процесс фотореактивации), уменьшить выход этих продуктов в клетках можно с помощью другого фотобиологического процесса - фотозащиты.

Фотозащитный эффект заключается в том, что предварительное облучение клеток длинноволновым УФ светом приводит к значительному уменьшению чувствительности к летальному действию коротковолнового УФ облучения.

Характерная особенность фотозащитного эффекта заключается в том, что для его проявления необходим температурно-зависимый интервал между последовательными воздействиями на клетки длинноволнового и коротковолнового УФ излучения. В этот интервал времени в клетках происходит фотоиндуцированное образования определенного соединения, идентифицированного как 5-окситрипа-мин, или серотонин. Роль данного соединения в качестве основного интермедиата в процессе фотозащиты подтверждается следующими результатами:

1) Фотозащита практически не наблюдается у клеток, дефицитных по предшественникам синтеза серотонина (триптофан и 5-окситриптофан), однако эффект проявляется вновь при их экзогенном введении в клетки.

2) Специфический ингибитор цепи синтеза серотонина полностью снимает эффект фотозащиты.

3) Экзогенно добавленный к клеткам серотонин вызывает эффект защиты от УФ-инактивации, аналогичный фотозащите, т.е. серотонин обладает фотохимическим действием.

***Действие УФ на биологические мембрany.*** Важность биологических мембран в метаболизме клетки позволяет их рассматривать в качестве еще одной внутриклеточной мишени при действии УФ излучения. УФ излучение вызывает увеличение проницаемости для различных веществ и прежде всего для ионов. Изменение электронной проницаемости клеточных мембран обнаружено у разных биологических объектов.

Результаты исследования свидетельствуют, что нарушение барьерной функции мембран животных клеток связано главным образом с фотолизом липидов. Основной путь фотолиза мембранных липидов заключается в перекисном фотоокислении цепей полиненасыщенных жирных кислот фосфолипидов. Результатом такого фотоокисления является образование гидроперекисей и продуктов их дальнейшего превращения. При этом протекают две фотохимические реакции: кислотно-зависимая цепная реакция перекисного окисления, заканчивающаяся образованием гидроперекисей, и реакция разложения гидроперекисей, при которой накапливаются самые разнообразные продукты, в частности альдегиды и кетоны. Гидроперекиси поглощают при 233 нм и после добавления к ним солей Fe<sup>2+</sup> дают вспышку хемилюминесценции, продукты второй реакции обладают поглощением в области 260-280 нм и характеризуются способностью давать окраску с 2-тиобарбитуратовой кислотой - реагентом на диальдегидную группу -CO-CO- (ТБЕ - активные продукты).

В медицине большое значение имеют фотобиологические процессы, возникающие в результате поглощения экзогенными веществами или эндогенными соединениями, концентрация которых резко возрастает при некоторых патологиях (протопорфирии, билирубинемии и др.)

Вещества, повышающие чувствительность организма к УФ или видимому свету называются фотосенсибилизаторами. А в медицине часто используют для них термины «фототоксические» или «фотоаллергические» вещества в зависимости от того какие процессы они индуцируют.

Фотосенсибилизаторы по механизму их действия делятся на два типа.

Фотосенсибилизаторы I типа под действием света сами химически изменяются. Характерной особенностью реакций I типа часто является их независимость от присутствия кислорода.

Например, в терапии псориаза широко используются фотосенсибилизаторы I типа, называемые, псориленами. При совместном действии псоралентов и УФ излучения (ПУФА-воздействие) псориаз излечивается.

В основе терапевтического эффектов псоралентов лежит реакция ковалентного фотоприсоединения псоралентов к ДНК, не нуждающаяся в присутствии кислорода.

Другим примером сенсибилизаторов I типа являются фотоаллергены. Обычно эти соединения используют как антибактериальные, антигрибковые препараты и транквилизаторы (хлорпромазин, битинол, сульфаниламид, прометазин и др.). Однако они поглощаются в УФ области спектра и при УФ облучении способны фотохимически присоединяться к белкам, эта реакция приводит к образованию аллергена. Аллерген взаимодействует с макрофагами и Т-лимфоцитами, вызывая их фотосенсибилизацию. При повторных воздействиях Т-лимфоциты «узнают» аллерген им возникает ответная реакция кожи (уртикария или экзема), часто наблюдается анафилактический шок или астма.

Фотосенсибилизаторы II типа называются так же фотодинамическими соединениями. Поглотив квант света, эти соединения переходят в триплетное возбужденное состояние ( $A\ 5t_1\ 0$ ), а затем взаимодействуют с молекулярным кислородом. При этом кислород может переходить в возбужденное синглетное состояние в котором он примерно в 100 раз более эффективен, чем невозбужденный кислород, окисляет липиды, белки и другие биомолекулы.

В некоторых случаях сенсибилизаторы II типа образуют супероксид-анионрадикал путем переноса на  $O_2$  электрона:

Так или иначе характерной особенностью реакции II типа является их полная зависимость от присутствия кислорода. Типичный представитель сенсибилизаторов II типа - протопорфирин. Он накапливается в аномально высоких концентрациях в организме человека при некоторых нарушениях биосинтеза порфиринов. Протопорфирин переходит в возбужденное состояние под действием синего света и с высокой степенью генерирует  $O_2$ . Последний окисляет ненасыщенные липиды, вызывая резкое увеличение ионной проницаемости биомембран. Одновременно инактивируются многие белки (АТФ-аза, эритроцитов, ацетилхолинэстераза и др.), происходит полимеризация мембранных белка спектрина и другие явления. Если больные находятся на дневном свете, то у них развивается эритема и эдема.

Поэтому по необходимости этим больным приходится находиться на желтом свете, не поглощаемом протопорфирином. После того, как было выяснено, что сенсибилизированная протопорфирином эритема возникает с участием синглетно-возбужденного кислорода, был предложен терапевтический метод, основанный на приеме внутрь бета-каротина, способного инактивировать (тушить) синглетный кислород.

Не все светочувствительные вещества являются фотосенсибилизаторами. Например, биллирубин-продукт разрушения гемоглобина, очень фотолабилен, но продукты его фотолиза не вызывают заметных фототоксических эффектов. Поэтому в родильных домах применяют фототерапию желтухи новорожденных, основанную на разрушении биллирубина при освещении синим светом. Таким образом, путем фотохимического разрушения биллирубина при освещении новорожденных устраняют возможные патологические последствия гипербилирубинемии.

Абсорбция энергии УФ излучения молекулами ДНК приводит к образованию различных типов повреждений. Хотя одно- и двуцепочечные разрывы, а также ДНК-белковые сшивки могут возникать, большая часть индуцированных УФ-излучением повреждений приходится на модификацию азотистых оснований, с образованием циклобутан пиримидиновых димеров

(CPD) и пиридин-пиридиновых фотопродуктов (6-4PP), как наиболее часто встречающихся типов фотоповреждений.

Пиридиновые димеры являются ингибиторами и для репликации, и для транскрипции, что замедляет рост и приводит к мутагенезу в процессе репликации ДНК, если такие повреждения остаются неотремонтированными.

**3. Темновое восстановление.** Спустя некоторое время после открытия световой была обнаружена темновая репарация. Это явление происходит без какого-либо воздействия световых лучей видимого спектра. Данная способность к восстановлению обнаружилась во время исследования чувствительности некоторых бактерий к ультрафиолетовым лучам и ионизирующему излучению. Темновая репарация ДНК – это способность клеток убирать любые патогенные изменения дезоксирибонуклеиновой кислоты. Но следует сказать, что это уже не фотохимический процесс, в отличие от светового восстановления.

Наблюдения за бактериями показали, что спустя некоторое время после того, как одноклеточный организм получил порцию ультрафиолета, вследствие чего некоторые участки ДНК оказались поврежденными, клетка регулирует свои внутренние процессы определенным образом. В результате измененный кусочек ДНК просто отрезается от общей цепочки. Получившиеся же промежутки заново заполняются необходимым материалом из аминокислот. Иными словами, осуществляется ресинтез участков ДНК. Открытие учеными такого явления, как темновая репарация тканей, – это еще один шаг в изучении удивительных защитных способностей организма животного и человека.

**4. Механизмы репарации.** Эксперименты, позволившие выявить механизмы восстановления и само существование этой способности, проводились с помощью одноклеточных организмов. Но процессы репарации присущи живым клеткам животных и человека. Некоторые люди страдают пигментной ксеродермой. Это заболевание вызвано отсутствием способности клеток ресинтезировать поврежденную ДНК. Ксеродерма передается по наследству. Из чего же состоит репарационная система? Четыре фермента, на которых держится процесс репарации – это ДНК-хеликаза, -экзонуклеаза, -полимераза и -лигаза. Первый из этих соединений способен распознавать повреждения в цепи молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты. Он не только распознает, но и обрезает цепь в нужном месте, чтобы удалить измененный отрезок молекулы. Само устранение осуществляется с помощью ДНК-экзонуклеазы. Далее происходит синтез нового участка молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты из аминокислот с целью полностью заменить поврежденный отрезок. Ну и финальный аккорд этой сложнейшей биологической процедуры совершается с помощью фермента ДНК-лигазы. Он отвечает за прикрепление синтезированного участка к поврежденной молекуле. После того как все четыре фермента сделали свою работу, молекула ДНК полностью обновлена и все повреждения остаются в прошлом. Вот так слаженно работают механизмы внутри живой клетки.

**5. Разновидности систем репарации.** На данный момент учёные выделяют следующие разновидности систем репарации. Они активируются в зависимости от разных факторов. К ним относятся:

1. Реактивация.
2. Рекомбинационное восстановление.
3. Репарация гетеродуплексов.
4. Эксцизионная репарация.
5. Воссоединение негомологичных концов молекул ДНК.

Все одноклеточные организмы обладают как минимум тремя ферментными системами. Каждая из них обладает способностью осуществлять процесс восстановления. К этим системам относят: прямую, эксцизионную и пострепликативную. Этими тремя видами восстановления ДНК обладают прокариоты. Что касается эукариот, то в их распоряжении находятся дополнительные механизмы, которые называются Miss-mathe и Sos-репарация. Биология подробно изучила все эти виды самовосстановления генетического материала клеток.

## **1.5 Лекция № 5 (2 часа)**

**Тема: «Организм как целостная система».**

### **1.5.1 Вопросы лекции:**

1. Многоуровневость, иерархичность организма как целостной системы.
2. Организм - диалектическое единство целого и частей.
3. Принцип эмерджентности и неаддитивности на организменном уровне.
4. Целостность организма: неделимость, подчиненность одной цели, соподчиненность частей.
5. Гомеостаз, регенерация как условие существование организма.

### **1.5.2 Краткое содержание вопросов:**

#### **1 Многоуровневость и иерархичность организма как целостной системы.**

Организм есть не что иное, как пространственно-временная морфологическая, функциональная, динамическая и генетическая система, непрерывно взаимодействующая с внешней средой.

«Организм, – писал И. И. Шмальгаузен, – не сумма, а система, т.е. соподчинённая сложная взаимосвязь частей, дающая в своих противоречивых тенденциях, в своём непрерывном движении высшее единство – развивающуюся организацию».

«Системная концепция организма, – писал австрийский биолог Людвиг фон Берталанфи, – основа точной биологии... Организм – пространственное целое, проявляющееся во взаимодействии частей и частных процессов...».

Пожалуй, не будет преувеличением сказать, что взгляд на организм как на целостную систему ныне занимает господствующее положение в мировой биологической науке.

*Организм – это находящаяся в постоянном обмене веществом, энергией и информацией со средой саморазвивающаяся и воспроизводящаяся целостная система органов, тканей, клеток, взаимодействие которых осуществляется посредством координирующих и регулирующих механизмов.*

#### **2 Организм – диалектическое единство целого и частей.**

Одним из проявлений целостности высших организмов является *неделимость*, то есть неспособность отдельных компонентов, выделенных из целого, существовать самостоятельно, осуществлять весь комплекс жизненных отправлений, присущих целостному организму. Вместе с тем, неделимость организма – лишь внешнее проявление его целостности, а потому сводить целостность только к неделимости совершенно не допустимо. Целостность в своей сущности заключается в органическом единстве, взаимодействии компонентов (органов, клеток, тканей) и процессов, в их подчинении целому, в приспособленности организма к условиям существования.

В живом организме каждая часть не только развивается в рамках целого, но и служит целому, подчинена целям общего обмена веществ, лучшему приспособлению к среде. В качестве примера можно рассмотреть организм птиц, в котором буквально все органы подчинены тому, чтобы обеспечить полёт.

#### **3 Принцип эмерджентности и неаддитивности на организменном уровне.**

В любом организме часть подчинена целому, но характер отношений между целым и частью, степень подчинённости частей целому неодинаковы. У низших организмов части, как правило, более самостоятельны, автономны, нежели у высших. Например, искусственное расчленение губок не разрушает их жизнедеятельности. Меньшей степенью делимости обладают коралловые полипы, гидры, турбеллярии, иглокожие, асцидии и т.д. Искусственное расчленение их тела приводит к нарушению их функций, однако эти нарушения довольно быстро восстанавливаются за счёт регенерации, потерянных или повреждённых органов. Способность высших беспозвоночных животных и всех позвоночных животных к восстановлению нарушенной целостности сводится преимущественно к заживлению ран, а также компенсации одними органами деятельности других – повреждённых или утраченных.

Высшие животные неделимы в своей сущности. Всё это говорит о высокой степени целостности высших организмов. Чем сложнее организм, тем более он дифференцирован, тем большее число специализированных частей он содержит, тем многообразнее, сложнее

отношения между его частями. Высокая степень целостности, зависимости частей от целого и высших организмов вовсе не означает полного отсутствия у этих частей самостоятельности.

**4 Целостность организма: неделимость, подчиненность одной цели, соподчиненность частей.** Для выяснения сущности целостности организма решающее значение имеет установление характера взаимодействия, взаимосвязи образующих его компонентов. Связь между компонентами живого организма. По внутренней природе они могут быть морфологическими, физиологическими и генетическими, нервными и гуморальными, могут приобретать форму химического и физического взаимодействия или простого механического контакта. По способу взаимодействия связи эти могут быть непосредственными (прямая функциональная зависимость) и опосредованными (косвенная функциональная зависимость). В зависимости от числа взаимодействующих компонентов организма как живой целостной системы имеют место одиночные и групповые связи. Связи могут различаться и по результатам взаимодействия. В одном случае связи стимулируют развитие одного или группы компонентов, в другом – компоненты депрессируют.

В организме осуществляется коррелятивная, неоднозначная зависимость органов и их функций, которая выражается в том, что под влиянием изменений одних органов и функций происходит соотносительное изменение и других органов и функций.

**5 Гомеостаз, регенерация как условие существование организма.** Целостность организма, его относительная независимость от внешней среды находит своё отражение и в явлении гомеостазиса – способности организма посредством особого рода реакций поддерживать постоянную температуру тела, постоянное кровяное давление, определённое количество кислоты, углекислого газа и др. веществ в крови и т.д. Известно, что кислородное голодание органов, большая потеря крови, перегревание и переохлаждение организма и др. явления, вызванные внешними и внутренними факторами, могут привести к серьёзному нарушению его функций, а нередко даже к гибели. Однако этого, как правило, не происходит, поскольку организм посредством гомеостатических реакций способен сохранять целостность, равновесие своих компонентов в условиях неблагоприятных изменений во внешней или внутренней среде.

Так, при недостаточном поступлении кислорода в лёгкие и кровь происходит расширение кровеносных сосудов сердца и мозга, освобождение от крови кровяных депо и т.д., в результате чего кровоснабжение сердца и мозга значительно улучшается.

О возможности организма своими силами восстанавливать нарушенную целостность, гармонию частей свидетельствует и его способность к регенерации утраченных или повреждённых органов. Эта способность проявляется по-разному. Полноценное восстановление, как правило, дают более простые организмы.

Животные, способные к бесполому размножению путём деления, фрагментации, почкования (полипы, иглокожие, асцидии, плоские и кольчатые черви), могут восстанавливать целостный организм из отдельной части, фрагмента. Эта возможность связана со слабой дифференциацией и специализацией частей их организма. В результате каждая часть является более или менее автономным носителем жизненных функций, присущих целостному организму. Что касается более высокоорганизованных животных, в частности позвоночных, то восстанавливать целое из части они не в состоянии, а способны лишь к регенерации отдельных органов, тканей, клеток. Земноводные, например, хорошо восстанавливают некоторые утраченные органы – хвост, конечности, участки плавников, жабр, челюстей и т.д. У млекопитающих способности к восстановлению органов выражена менее ярко, поскольку у них относительная самостоятельность частей организма незначительна при достаточно высокой степени их интеграции, целостности. Однако и они способны восстанавливать некоторые структурные и физиологические нарушения.

Особенно важной для сохранения целостности организма является способность высших животных восстанавливать нарушенную деятельность внутренних органов.

## **1.6 Лекция № 6, 7 (4 часа)**

**Тема: «Индивидуальное развитие - онтогенез».**

### **1.6.1 Вопросы лекции:**

1. Сущность онтогенеза.
2. Преформизм, эпигенез и генетическая теория развития.
3. Заслуга зарубежных и российских ученых в подрыве идей преформизма.
4. Первая аксиома биологии.
5. Эмбриональная индукция, механизм индукции, природа индуктора.
6. Роль ядра в хранении и передаче наследственных свойств организма.

### **1.6.2 Краткое содержание вопросов:**

**1 Сущность онтогенеза.** Онтогенез – (от греч. «онтос» – сущее и «генезис» – происхождение) – индивидуальное развитие организма, включающее весь комплекс наследственных и необратимых изменений, начиная от образования зиготы и до естественной смерти организма.

В ходе онтогенеза реализуется наследственная программа развития организма в конкретных условиях среды. Развитие носит детерминированный (идущий по определённому пути) характер и не может пойти по другому пути.

Так, сначала развивается эмбрион (зародыш), проходящий поочерёдно стадии зиготы, бластулы, гаструлы, нейрулы и плода. При этом формируются все ткани, органы и системы органов и все отделы тела, в результате чего зародыш приобретает черты, характерные для своего вида. После рождения начинается постэмбриональное развитие. Существуют два типа постэмбрионального развития – прямое и непрямое (с превращением). Примеры прямого развития – развитие человека, млекопитающих животных, птиц, пресмыкающихся, некоторых беспозвоночных (паукообразные и прямокрылые насекомые). У всех этих групп рождающийся организм сходен со взрослым. У животных, развивающихся с превращением, из зиготы появляется личинка, затем куколка и из неё – взрослый организм. Эти стадии развития как внешне, так и внутренне отличаются друг от друга. Такое приспособительное свойство выработалось в процессе эволюции для разделения среды обитания и пищи, чтобы не создавать конкуренцию разных стадий. Так, у майского жука личинки живут в почве и питаются корнями растений, а взрослые жуки поселяются в воздушной среде и питаются листьями деревьев. То же можно сказать и о других насекомых, ракообразных, плоских и кольчатых червях, земноводных (головастик, лягушка).

Итак, развитие начинается с оплодотворённой яйцеклетки или с неоплодотворённой яйцеклетки в случае партеногенеза.

**2 Преформизм, эпигенез, генетическая теория развития.** Здесь уместно вспомнить, что на протяжении 2 тыс. лет люди пытались понять, каким образом, например, из куриного яйца – гомогенной массы желтка и белка – возникает цыплёнок с головой, ногами, крыльями.

Великий врач, основоположник медицины Гиппократ предположил, что цыплёнок в яйце уже содержится в «готовом виде», в процессе насиживания яйца идёт только рост, увеличение размеров. Вот, что он писал: «Все члены отделяются друг от друга одновременно и таким образом растут. Ни один не возникает раньше или позже другого».

Сходные взгляды высказывал философ Анаксагор и великий римский мыслитель Сенека («в семени содержатся все будущие части человека»).

Пышным цветом расцвела эта гипотеза в 17 и 18 веках и получила название **преформизма**. Приведу типичное для того времени мнение Н. Мальбранша: «В яйцах лягушек легко можно распознать, но также мы найдём других животных в их зародышах, когда станем настолько опытны и искусны, чтобы открыть их».

Преформисты лишь спорили, где находятся эти будущие зародыши – в мужских или женских половых клетках. Так, А.Левенгук (который первый увидел сперматозоиды) и великий философ Лейбниц были защитниками той концепции, что зародыши будущих организмов находятся в сперматозоидах (анималькулизм). Более многочисленной была когорта овистов (от лат ovum - яйцо), помещавших зародыши в яйцеклетке. К ним относились

такие известные натуралисты, как Галлер, Бонне, Валлиснерий и Сваммердам, а также др. Какие доводы они приводили в защиту своей точки зрения?

Ян Сваммердам, блестящий анатом, один из первых анатомов насекомых обнаружил в куколках «готовых» бабочек, со сложенными крыльями, но во всех деталях соответствующих взрослым. Не менее эффектное, на первый взгляд, доказательство обнаружил Ш. Бонне, изучавший жизнь тлей. Он открыл у них партеногенез: самка тли рождала живых детёнышей, тоже самок, которые через несколько дней достигали нормальных размеров и сами без оплодотворения становились родоначальниками нового поколения.

Ещё более убедительный пример – колониальные жгутиковые. Ссылаясь на вольвокса, А.Галлер с торжеством заключал: «Отсюда следует, что, если яичник может содержать много поколений, нет ничего нелепого в том, что он содержит их все».

Теорию преформации по-другому называют «теорией вложенных зародышей». В самом деле, если нет никакого развития и в яйцеклетке или спермии содержится уже готовый, только маленький организм, то у него должны быть свои половые железы, а в них яйцеклетки и спермии, а в тех свои зародыши и т.д.

Наряду с теорией преформации развивалось и многими защищалось иное учение о развитии, корни которого находим в трудах Аристотеля, младшего современника Гиппократа. Эта теория называется эпигенез. Согласно этой теории, в яйце или спермии нет готовых структур взрослого организма, при каждом акте развития они возникают заново. Но Аристотель, стоявший у истоков этой теории, считал, что самопроизвольно порядок из беспорядка возникнуть не может. Поэтому он привлек для объяснения развития свою идею о конечной причине. Развитием управляет энтелехия – конечная причина или цель, иными словами некая божественная идея. Сходные высказывания можно найти у Платона (учителя Аристотеля). Учение Аристотеля воскресил в 1651 г. Великий англ. Физиолог, создатель первой научной теории кровообращения Уильям Гарвей. Гарвей выпустил своё «Исследование о зарождении животных». В те времена исследовать ранние стадии не представлялось возможным, т.к. не было хорошей оптики. В результате в науке утвердилась теория преформизма. Разумеется, все время находились исследователи, видевшие её несообразности и восставшие против неё.

### **3 Заслуга зарубежных и российских ученых в подрыве идей преформизма.**

Замечательный фр. натуралист и философ Мопертюи в 1744 году выпускает примечательное произведение – диссертацию-памфлет под названием «Физическая Венера или Физическая диссертация по поводу белого негра». В этой книге он выступает против преформизма, но, как бы это странно не звучало, с точки зрения генетики, которой тогда ещё не существовало. Согласно преформистам готовый организм находится либо в яйце, либо в сперматозоиде. А это значит, что признаки другого родителя не наследуются. Но это абсурд: мы знаем, что одни признаки наследуются от отца, другие – от матери. И Мопертюи приводит хороший пример: дети от смешанных браков европейцев и негров имеют средний по сравнению с родителями цвет кожи. Значит ни в яйце, ни в сперматозоиде нет готового зародыша, он возникает в результате взаимодействия материнского и отцовского начал. Другой его довод – межвидовые скрещивания. Например, мул, потомок осла (♂) и лошади (♀), имеет черты отца (голос, длинные уши, выносливость) и матери (пропорции тела, величину, силу). За сто лет до Менделея Мопертюи применил классический метод современной генетики человека – анализ родословных и анализ последствий гибридизации (в примере с мулом). Он также приводит результаты исследования родословной семьи Руге, в которой был распространён весьма наглядный наследуемый признак – полидактилия (шестипалость). Из анализа этой родословной вытекала несостоятельность теории преформации. Но, к сожалению, доводы Мопертюи не имели сколько-нибудь существенного успеха.

Преформизм продолжал существовать. Вероятно, это объяснялось тем, что многие учёные полагали, что наука о наследственности – одно, наука о развитии – другое.

Заслуга в подрыве преформизма принадлежит Каспару Фридриху Вольфу в 1759 году (впоследствии он стал академиком С-Петербургской академии). Он изучал развитие органов цыплёнка. И сделал вывод – все органы развиваются заново.

Карл Бэр, сам гениальный эмбриолог, отзывался о Вольфе так: «Каспар Фридрих Вольф, муж вечной славы: подобных по уму земной шар видел мало, а по настойчивости в исследовании тончайших вещей не видел никого».

Но Вольф тоже признавал некую силу «vis essentialis» (существенная сила), которая движет индивидуальным развитием, создаёт порядок из беспорядка. Значит Вольф признавал фактор, в общем, аналогичный аристотелевской энтеleхии.

Итак, и преформация, и эпигенез оказались одинаково идеалистическими.

В настоящее время на смену первым двум теориям пришла **генетическая теория развития**. Согласно этой теории, по наследству передаётся не структура, а описание структуры и инструкция по её изготовлению. И весь процесс развития состоит из двух раздельных операций – копирования этой программы (того, что генетики называют генотипом) и постройка собственного организма (того, что генетики называют фенотипом). Материальная основа всех этих процессов – ДНК или РНК (для РНК-содержащих вирусов).

**4 Первая аксиома биологии.** Всё сказанное выше приводит к выводу, который д.б.н. Борис Михайлович Медников называет первой аксиомой биологии: «*Все живые организмы должны быть единством фенотипа и программы для его построения (генотипа), передающеюся по наследству из поколения в поколение*».

Как и в теории эпигенеза, упорядоченность организма в каждом новом поколении возникает заново. Но упорядочивающий фактор не мистическая энтеleхия Аристотеля или «существенная сила» Вольфа. Это вполне реальная программа, закодированная, как мы теперь знаем, в молекуле ДНК и РНК.

Аксиома-1 – едина для всего живого. Жизнь на основе только одного фенотипа или генотипа невозможна, при этом нельзя обеспечить ни самовоспроизведения сложной специфической структуры, ни самоподдержания.

В качестве примера, попробуйте ответить на вопрос: можем ли мы назвать живыми организмы или хотя бы клетки без генетической программы? Таковы безъядерные клетки – эритроциты млекопитающих или же клетки хрусталика глаза. Эритроциты теряют основное свойство жизни, они не поддерживают свою структуру, распадаясь за 4 месяца, и не могут размножаться делением. Это всего лишь часть структуры живого организма.

#### **5 Эмбриональная индукция, механизм индукции, природа индуктора.**

Эмбриональной индукцией называют такое влияние одной ткани на другую, соседнюю, которое вызывает в месте контакта новую дифференцировку. Иногда (обычно в искусственной экспериментальной ситуации) индуцирующая ткань (*индуктор*) уподобляет индуцируемую ткань себе – *гомотипическая индукция*. Но в нормальном развитии индуктор вызывает в индуцируемой части второй ткани новую дифференцировку.

Таким образом, эмбриональная индукция приводит к увеличению числа клеточных типов и этим усиливает дифференциацию зародыша.

Главной моделью и объектом большинства исследований была и есть так называемая эмбриональная индукция у амфибий, когда в ходе гаструляции или тотчас после неё зародыш *хордомезодермы* вдоль спинной стороны зародыша индуцирует в эктодерме над собой зародыш нервной системы – нервную пластинку, которая сворачивается в нервную трубку и дифференцируется в головной и спинной мозг. Если зародыш хордомезодермы удалить в самом начале гаструляции, нервной системы не образуется. Если зародыш хордомезодермы пересадить под раннюю эктодерму на боку или животе другого зародыша, то там образуется вторая нервная система. Второй классической моделью индукции является развитие глаз. Зародыши глаз (глазные пузыри) вначале являются парными выростами переднего мозга. Явление эмбриональной индукции было открыто в 1924 Гансом Шпеманом. Но относительно недавно был показан ещё один случай индукции нервной системы. Голландский учёный Ньюкоп удалял у тритона экваториальную часть бластулы, т.е. будущую мезодерму. В этих случаях мезодерма у таких зародышей всё же возникала – она индуцировалась в эктодерме, очевидно, под влиянием энтодермы. Таким образом, третий зародышевый листок (мезодерма) возникает в результате индукции. А эктодерма и энтодерма возникают в результате *ооплазмической сегрегации*.

Представление о механизме индукции имеют длинную и сложную историю, в которой пока нет ясного конца.

Проще всего представить, что индуктор выделяет, а индуцируемая ткань получает некое индуцирующее вещество. Это вещество необязательно должно быть очень сложным и специфичным, важно, чтобы на данной стадии развития оно попадало в индуцируемую ткань только в необходимом месте и тем самым определяло место новой дифференцировки. Те индуцирующие вещества, которые удалось очистить, оказались белками, т.е. достаточно сложными веществами.

Индукция играет важнейшую роль в эмбриональной дифференцировке и некоторую роль в дифференцировках взрослого организма. Однако одной индукцией можно объяснить далеко не все случаи дифференцировки, часто действуют другие, пока ещё неизвестные механизмы.

**6 Роль ядра в хранении и передаче наследственных свойств организма.** Значение ядра как хранилища генетического материала и его главная роль в определении фенотипических признаков были установлены давно. Немецкий биолог Хаммерлинг одним из первых продемонстрировал важную роль ядра. Он выбрал для своих опытов в качестве объекта крупную одноклеточную водоросль *Acetabularia*. Существует два вида ацетабулярий, отличающихся по форме «шляпки»...

Сведения о роли цитоплазмы в дифференцировке дали эмбриологические исследования. У очень многих организмов цитоплазма яйца выглядит неоднородной уже на самой ранней стадии зародышевого развития: в ней можно различить слои и зоны.

В 1924 г. В ряде эмбриологических экспериментов, ставших теперь классическими, Шпеман и Мангольд показали, что дифференцировка в значительной степени контролируется влиянием...

## **1.8 Лекция № 8 (4 часа)**

**Тема: «Разнообразие жизни на Земле. Общая характеристика Простейших».**

### **1.8.1 Вопросы лекции:**

- 1 Многообразие простейших.
- 2 Экологическая радиация простейших.
- 3 Морфологические особенности простейших.
- 4 Размножение простейших.
- 5 Значение простейших.

### **1.8.2 Краткое содержание вопросов:**

**1. Многообразие простейших.** Клетка простейшего – это самостоятельная особь, проявляющая все основные свойства живой материи. Она выполняет функции всего организма, тогда как клетки многоклеточных составляют лишь часть организма, каждая клетка зависит от многих других.

Большинство представителей класса имеет микроскопические размеры 3 – 150 мкм. Только наиболее крупные представители вида (раковинные корненожки) достигают 2 – 3 см в диаметре.

Известно около 100 000. видов простейших. Среда их обитания – вода, почва, организм хозяина (для паразитических форм).

*Класс Саркодовые.* Представители этого класса – самые примитивные из простейших. Основная характерная черта саркодовых – способность образовывать ложноножки (псевдоподии), которые служат для захвата пищи и передвижения. В связи с этим саркодовые не имеют постоянной формы тела, их наружный покров – тонкая плазматическая мембрана.

*Свободноживущие амебы.* Известно более 10 000. саркодовых. Обитают они в морях, пресноводных водоемах и в почве (около 80%). Ряд видов перешел к паразитическому и комменсальному образу жизни. Медицинское значение имеют представители отряда амеб (*Amoeboina*).

Типичный представитель класса – пресноводная амеба (*Amoeba proteus*) обитает в пресных водоемах, лужах, небольших прудах. Передвигается амеба с помощью псевдоподий, которые

образуются при переходе части цитоплазмы из состояния геля в золь. Питание осуществляется при заглатывании амебой водорослей или частиц органических веществ, переваривание которых происходит в пищеварительных вакуолях. Размножается амeba только бесполым путем. Сначала делению подвергается ядро (митоз), а затем делится цитоплазма. Тело пронизано порами, через которые выпячиваются псевдоподии.

**Паразитические амебы.** Обитают в организме человека в основном в пищеварительной системе. Некоторые саркодовые, живущие свободно в почве или загрязненной воде, при попадании в организм человека могут вызывать серьезные отравления, иногда заканчивающиеся смертью. К обитанию в кишечнике человека приспособилось несколько видов амеб. **Дизентерийная амеба** (*Entamoeba histolytica*) – возбудитель амебной дизентерии (**амебиаза**). Это заболевание распространено повсеместно в странах с жарким климатом. Внедряясь в стенку кишечника, амебы вызывают образование кровоточащих язв. Из симптомов характерен частый жидкий стул с примесью крови. Заболевание может закончиться смертью. Следует помнить, что возможно бессимптомное носительство цист амебы. Такая форма болезни также подлежит обязательному лечению, поскольку носители опасны для окружающих.

**Кишечная амеба** (*Entamoeba coli*) – непатогенная форма, нормальный симбионт толстого кишечника человека. Морфологически сходна с дизентерийной амебой, но не оказывает столь пагубного действия. Является типичным комменсалом. Это трофозоиты размером 20 – 40 мкм, двигаются медленно. Питается эта амеба бактериями, грибами, а при наличии кишечного кровотечения у человека – и эритроцитами. В отличие от дизентерийной амебы, не выделяет протеолитических ферментов и в стенку кишечника не проникает. Также способна к образованию цист, но она содержит больше ядер (8 ядер), в отличие от цисты дизентерийной амебы (4 ядра).

1. **Ротовая амеба** (*Entamoeba gingivalis*) – первая амеба, найденная у человека. Обитает в кариозных зубах, зубном налете, на деснах и в криптах небных миндалин более чем у 25% здоровых людей. При заболеваниях полости рта встречается чаще. Питается бактериями и лейкоцитами. При десневом кровотечении может захватывать и эритроциты. Цист не образует.

**Патогенные амебы. Дизентерийная амеба** (*Entamoeba histolytica*) – представитель класса саркодовые. Обитает в кишечнике человека, является возбудителем кишечного амебиаза. Заболевание распространено повсеместно, но чаще встречается в странах с жарким и влажным климатом. Жизненный цикл амебы включает в себя несколько стадий, отличных по морфологии и физиологии. В кишечнике человека эта амеба обитает в следующих формах: малой вегетативной, крупной вегетативной, тканевой и цисты.

**2 Экологическая радиация простейших.** *Общая характеристика класса жгутиконосцы.* Класс **Жгутиконосцы** (*Flagellata*) насчитывает около 6000 – 8000 представителей. Это наиболее древняя группа простейших. Отличаются от саркодовых постоянной формой тела. Обитают в морских и пресных водах. Паразитические жгутиковые обитают в различных органах человека.

Характерная особенность всех представителей – наличие одного или более **жгутиков**, которые служат для передвижения. Расположены они преимущественно на переднем конце клетки и представляют собой нитевидные выросты эктоплазмы. Внутри каждого жгутика проходят микрофибриллы, построенные из сократительных белков. Прикрепляется жгутик к базальному тельцу, расположенному в эктоплазме. Основание жгутика всегда связано с **кинетосомой**, выполняющей энергетическую функцию. Тело жгутикового простейшего, помимо цитоплазматической мембранны, покрыто снаружи пелликулой – специальной периферической пленкой. Жгутиковые – гетеротрофы. Некоторые способны также к автотрофному питанию и являются киксотрофами (например, эвглена). Для многих свободноживущих представителей характерно заглатывание комочеков пищи (голозойное питание), которое происходит при помощи сокращений жгутика. У основания жгутика расположен клеточный рот (цистостома), за которым следует глотка. На ее внутреннем конце формируются пищеварительные вакуоли.

Размножение обычно бесполое, происходящее поперечным делением. Встречается и половой процесс в виде копуляции.

Типичным представителем свободноживущих жгутиковых является эвглена зеленая (*Euglena viridis*). Обитает в загрязненных прудах и лужах. Характерная особенность – наличие специально-го световоспринимающего органа (стигмы). Длина эвглены около 0,5 мм, форма тела овальная, задний конец заострен. Жгутик один, расположенный на переднем конце. Движение с помощью жгутика напоминает ввинчивание. Ядро находится ближе к заднему концу. Эвглена имеет признаки как растения, так и животного. На свету питание автотрофное за счет хлорофилла, в темноте – гетеротрофное. Такой смешанный тип питания называется миксотрофным. Эвглена запасает углеводы в виде парамиля, близкого по строению к крахмалу. Дыхание эвглены такое же, как у амебы. Пигмент красного светочувствительного глазка (стигмы) – астаксантин – в растительном царстве не встречается. Размножение бесполое.

Особый интерес представляют колониальные жгутиковые – пандорина, эудорина и вольвокс. На их примере можно проследить историческое развитие полового процесса.

### **3. Морфологические особенности простейших.**

Строение тела простейшего типично для эукариотической клетки. Имеются органеллы общего (митохондрии, рибосомы, клеточный центр, ЭПС и др.) и специального назначения. К последним относятся органы движения: ложноножки, или псевдоподии (временные выросты цитоплазмы), жгутики, реснички, пищеварительные и сократительные вакуоли. Органоиды общего значения присущи всем эукариотическим клеткам.

**Органоиды пищеварения** – пищеварительные вакуоли с пищеварительными ферментами (сходны по происхождению с лизосомами). Питание происходит путем пино- или фагоцитоза. Непереваренные остатки выбрасываются наружу. Некоторые простейшие имеют I хлоропласты и питаются за счет фотосинтеза.

Пресноводные простейшие имеют органы осморегуляции – сократительные **вакуоли**, которые периодически выделяют во внешнюю среду излишки жидкости и продукты диссимиляции.

Большинство простейших имеет одно **ядро**, но есть представители с несколькими ядрами. Ядра некоторых простейших характеризуются полипloidностью.

**Цитоплазма** неоднородна. Она подразделяется на более светлый и гомогенный наружный слой, или эктоплазму, и зернистый внутренний слой, или **эндоплазму**. Наружные покровы представлены либо **цитоплазматической мембраной** (у амебы), либо **пелликулой** (у эвглены). Фораминиферы и солнечники, обитатели моря, имеют минеральную, или органическую, раковину.

*Особенности жизнедеятельности простейших.* Подавляющее большинство простейших – **гетеротрофы**. Их пищей могут служить бактерии, детрит, соки и кровь организма хозяина (для паразитов). Непереваренные остатки удаляются через **порошицу** (специальное, постоянно существующее отверстие (у инфузорий)) или через любое место клетки (у амебы). Через сократительные вакуоли осуществляется осмотическая регуляция, удаляются продукты обмена.

Дыхание, т. е. газообмен, происходит через всю поверхность клетки.

Раздражимость представлена **таксисами** (двигательными реакциями). Встречаются фототаксис, хемотаксис и др.

**4 Размножение простейших:** Бесполое – митозом ядра и делением клетки надвое (у амебы, эвглены, инфузории), а также путем **шизогонии** – многократного деления (у споровиков).

Половое – **копуляция**. Клетка простейшего становится функциональной гаметой; в результате слияния гамет образуется зигота. Для инфузорий характерен половой процесс – **конъюгация**. Он заключается в том, что клетки обмениваются генетической информацией, но увеличения числа особей не происходит.

Многие простейшие способны существовать в двух формах – **трофозоита** (вегетативной формы, способной к активному питанию и передвижению) и **цисты**, которая образуется при неблагоприятных условиях. Клетка обездвиживается, обезвоживается, покрывается плотной оболочкой, обмен веществ резко замедляется. В такой форме простейшие легко переносятся на большие расстояния животными, ветром и расселяются. При попадании в благоприятные условия обитания происходит эксцистирование, клетка начинает функционировать в состоянии трофозоита. Таким образом, инцистирование не является способом размножения, но помогает клетке переживать неблагоприятные условия среды.

Для многих представителей типа *Protozoa* характерно наличие жизненного цикла, состоящего в закономерном чередовании жизненных форм. Как правило, происходит смена поколений с бесполым и половым размножением. Образование цисты не является частью закономерного жизненного цикла.

Время генерации для простейших составляет 6 – 24 ч. Это означает, что, попав в организм хозяина, клетки начинают размножаться по экспоненте и теоретически могут привести его к гибели. Однако этого не происходит, так как вступают в силу защитные механизмы организма хозяина.

Заболевания, вызываемые простейшими, называются протозойными. Раздел медицинской паразитологии, изучающий эти заболевания и их возбудителей, носит название протозоологии.

Медицинское значение имеют представители простейших, относящиеся к классам саркодовые, жгутиковые, инфузории и споровики.

## 1.9 Лекция № 9 (2 часа)

Тема: «Многоклеточные животные и проблема их происхождения».

### 1.9.1 Вопросы лекции:

- 1 Происхождение многоклеточности. .
- 2 Общая характеристика первичнополостных животных.
- 3 Особенности строения и образ жизни плоских, круглых и кольчатых червей.

### 1.9.2. Краткое содержание вопросов

**1 Происхождение многоклеточности.** Единой точки зрения среди ученых в происхождении многоклеточных не существует. Наиболее общепризнанными являются две гипотезы происхождения Metazoa: гипотеза гастреи Э.Геккеля (1874) и гипотеза фагоциты Мечникова (1886).

Э.. Геккель утверждал, что отдаленным предком многоклеточных была шарообразная колония жгутиковых одноклеточных. Опираясь на данные эмбриологию, Э.. Геккель считал, что в процессе эволюции сначала возникли одноклеточные амебовидные организмы – цитес, Которые объединились в колонии – бластеи, плававших в толще воды с помощью жгутиков. Впоследствии одна часть колонии впчивалась внутрь, и таким образом возникал двухслойный организм с кишечной полостью, открывалась наружу ртом – гастрея. Аналогично при развитии зародыша из оплодотворенной яйцеклетки сначала развивается путем дробления многоклеточная однослойная стадия – бластула, затем путем впчивания ее стенок образуется двухслойная гаструла. Поэтому эта точка зрения получила название гипотезы гастреи. Такой гипотетическими предок – гастрея – плавали с помощью жгутиков, Которые имел внешний слой клеток, а внутренний устипал кишечник и выполняли функцию пищеварения. Этот предок размножался половым путем и дал начало многоклеточными организмам. Сходное строение Имеют кишечнополостные, вот которых, по мнению Геккеля, возникли все другие многоклеточные.

И. Мечников, изучая онтогенез низших многоклеточных, заметил, что их энтодерма образуется не путем впчивания наружного слоя, а вследствие проникновения отдельных клеток в полость бластулы. Из них и развивается сначала неплотный, а затем более плотный внутренний слой. И. Мечников, как и Э.. Геккель, считал, что Metazoa развились из колонии жгутиковых. Однако образование внутреннего слоя произошло не путем впчивания наружного слоя, а вследствие заполнение отдельных клеток стенки колонии в ее полости. Этот процесс был связан с внутриклеточным пищеварением (фагоцитозом), которое и осуществляли Отдельные клетки, проникали в полость колонии. Поэтому И. Мечников и назвал гипотетическим предком многоклеточных фагоцитом.

Итак, общим для обеих гипотез является то, что предковой группы многоклеточных признаются колониальные жгутиковые. Вот фагоцителоподобных предков, по мнению Мечникова, происходят губки и кишечнополостные.

**2 Общая характеристика первичнополостных животных.** У всех первичнополостных червей есть важное отличие от животных, рассмотренных ранее, – у них имеется полость тела

(псевдоцель), являющаяся остатком полости бластулы. *Псевдоцель* отделяет наружные покровы тела от пищеварительного тракта. Она заполнена небольшим количеством богатых белком клеток и полостной жидкостью.

Тело первичнополостных червей несегментировано и покрыто кутикулой, состоящей из коллагеновых волокон. Под ней находятся эпителиальные клетки, объединённые в синцитий – большой многоядерный протопласт. Под эпителием имеется слой продольных мышечных волокон. Их сокращения позволяют животному двигаться. Кольцевые мышцы отсутствуют.

### **3 Особенности строения и образ жизни плоских, круглых и кольчатых червей.**

Тип Плоские черви насчитывает около 7300 видов, объединяющихся в такие три класса, как:

- 1) Ресничные черви;
- 2) Сосальщики;
- 3) Ленточные черви.

Они встречаются в морских и пресных водоемах. Часть видов перешла к паразитическому образу жизни. Главные **ароморфизмы** плоских червей:

- 1) билатеральная симметрия тела;
- 2) развитие мезодермы;
- 3) появление систем органов.

Плоские черви являются билатерально симметричными животными. Это означает, что все органы их тела расположены симметрично в отношении правой и левой сторон. Ткани и органы их тела развиваются из трех зародышевых листков – экто-, эндо- и мезодермы. Приспособление к ползанию по субстрату привело к появлению у них брюшной и спинной, правой и левой сторон, а также переднего и заднего концов тела.

Тело плоского червя уплощено в дорсовентральном направлении. Полость тела у них отсутствует, все пространство между внутренними органами заполнено рыхлой соединительной тканью – паренхимой.

Плоские черви имеют развитые системы органов: мышечную, пищеварительную, выделительную, нервную и половую.

У них имеется кожно-мускульный мешок. Он состоит из кровной ткани – тегумента, который представляет собой неклеточную многоядерную структуру типа **синцития**, и трех слоев гладких мышц, проходящих в продольном, поперечном и косом направлениях. Тело сосальщиков покрыто кутикулой, защищающей их от действия пищеварительных соков хозяина. Все движения, которые осуществляют плоские черви, медленны и несовершенны.

Нервная система состоит из парных нервных узлов (ганглиев), расположенных на головном конце туловища, от которых кзади отходят параллельные продольные нервные стволы.

Пищеварительная система (если она имеется) начинается глоткой, а заканчивается слепо замкнутым кишечником. Имеются передняя и средняя кишки. Задняя кишка и анальное отверстие отсутствуют. При этом непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот.

У плоских червей впервые появляется выделительная система, которая состоит из органов, называемых протонефридиями, они начинаются в глубине паренхимы конечными (терминальными) клетками звездчатой формы.

Половая система червей сложно устроена. Плоские черви сочетают в себе признаки обоих полов – мужского и женского.

Большинство ресничных червей – свободноживущие хищники.

*Общая характеристика класса Ленточные черви.* Класс Ленточные черви (*Cestoidea*) насчитывает около 3500 видов. Все они являются облигатными паразитами, которые в половозрелом возрасте обитают в кишечнике человека и других позвоночных.

Тело (**стробила**) ленточного червя имеет лентовидную форму, сплющено в дорсовоентральном направлении. Состоит из отдельных члеников – **проглоттид**. На переднем конце тела находится головка (сколекс), которая может быть округлой или уплощенной, далее следует несегментированная шейка. На головке располагаются органы прикрепления – присоски, крючья, присасывательные щели (**ботрии**).

Новые проглоттиды отпочковываются от шейки и отодвигаются назад. Таким образом, чем дальше от шейки, тем более зрелы членики. В молодых члениках органы и системы не дифференцированы.

В средней части стробилы располагаются зрелые членики с вполне развитой мужской и женской половыми системами (ленточные черви – гермафродиты).

Самые последние членики содержат почти исключительно матку с яйцами, а остальные органы представленыrudиментами. В процессе роста червя задние членики постепенно отрываются и выделяются в окружающую среду, а их место занимают молодые проглоттиды.

Строение тела ленточного червя во многом типично для плоских червей.

Но имеются и отличия. В связи с тем, что эти черви ведут исключительно паразитический образ жизни и обитают в кишечнике, пищеварительная система у них полностью отсутствует.

Поглощение питательных веществ из кишечника хозяина происходит осмотически всей поверхностью тела.

Жизненный цикл. Все ленточные черви имеют в своем развитии две стадии – половозрелую (обитают в организме окончательного хозяина) и личиночную (паразитируют в промежуточном хозяине). Первые стадии развития яйца происходят в матке. Здесь внутри оболочек яйца образуется шестикрючковый зародыш – **онкосфера**. С фекалиями хозяина яйцо попадает во внешнюю среду. Для дальнейшего развития яйцо должно попасть в пищеварительную систему промежуточного хозяина. Здесь яйцо с помощью крючьев пробуравливает кишечную стенку и попадает в кровоток, откуда разносится по органам и тканям, где развивается в личинку – **финну**. Обычно она имеет внутри полость и сформировавшуюся головку. Заражение окончательных хозяев происходит при поедании мяса зараженных животных, в тканях которых находятся финны. В кишечнике окончательного хозяина под влиянием его пищеварительных ферментов оболочка финны растворяется, головка выворачивается наружу и прикрепляется к стенке кишки. От шейки начинаются образование новых члеников и рост паразита.

*Особенности строения круглых червей.* Описано более 500 000 видов круглых червей. Обитают они в разных средах: морских и пресных водах, почве, разлагающихся органических субстратах и др. Многие черви приспособились к паразитическому образу жизни.

Главные ароморфизы типа:

- 1) первичная полость тела;
- 2) наличие заднего отдела кишечника и анального отверстия;
- 3) раздельнополость.

У всех круглых червей тело несегментированное, имеет в поперечном сечении более или менее округлую форму. Тело трехслойное, развивается из эндо-, мезо – и эктодермы. Имеется кожно-мускульный мешок. Он состоит из наружной нерастяжимой плотной **кутикулы**, **гиподермы** (представленной единой многоядерной цитоплазматической массой без границ между клетками – синцитием) и одного слоя продольных гладкомышечных волокон. Кутину играет роль наружного скелета (опоры для мышц), защищает от воздействия неблагоприятных факторов окружающей среды. В гиподерме активно протекают процессы обмена веществ. Она же задерживает все токсические для гельминта продукты. Мышечный слой состоит из отдельных клеток, которые сгруппированы в 4 тяжа продольных мышц – спинной, брюшной и два боковых.

Круглые черви имеют первичную полость тела –  **псевдоцель**, которая заполнена жидкостью. В ней расположены все внутренние органы. Они образуют пять дифференцированных систем – пищеварительную, выделительную, нервную, половую и мышечную. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Кроме этого, жидкость придает телу упругость, играет роль гидроскелета и обеспечивает обмен веществ между внутренними органами.

## 1.10 Лекция № 10 (2 часа)

Тема: «Общая характеристика первичноводных хордовых животных (Анамния)».

### 1.10.1 Вопросы лекции:

- 1 Общая характеристика позвоночных.
2. Классификация современных позвоночных.
3. Особенности строения и образ жизни рыб.
4. Особенности строения и образ жизни земноводных.

### **1.10.2. Краткое содержание вопросов**

**1 Общая характеристика позвоночных.** К подтипу позвоночных относятся следующие классы: рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Всех их объединяет наличие челюстного аппарата, активный образ жизни, т.е. активные поиски пищи и полового партнера. При активном передвижении появляются конечности: у рыб – это плавники, а у других представителей – конечности пятипалого типа. В связи с ориентацией появляются органы чувств, головной и спинной мозг и появляются защищающие их череп и позвоночник. У всех позвоночных животных интенсивный обмен веществ, замкнутая кровеносная система, сердце, органы дыхания и органы выделения.

Позвоночные – высший подтип хордовых. По сравнению с бесчерепными и оболочниками они характеризуются значительно более высоким уровнем организации, что наглядно выражено как в их строении, так и в физиологических направлениях. Среди позвоночных нет видов, ведущих сидячий (прикрепленный) образ жизни. Они перемещаются в широких пределах, активно разыскивая и захватывая пищу, находя для размножения особей другого пола, спасаясь от преследования врагов. Активные перемещения обеспечивают позвоночным животным возможность смены мест обитания в зависимости от изменений условий существования и потребностей на разных этапах их жизненного цикла, например при развитии, половом созревании, размножении, зимовках и т.д. Указанные общебиологические черты позвоночных прямо связаны с особенностями их морфологической организации и с физиологией.

Нервная система позвоночных значительно более дифференцирована, чем у низших хордовых. У всех животных этого подтипа развит головной мозг, функционирование которого обуславливает высшую нервную деятельность – основу приспособительного поведения. Для позвоночных характерно наличие разнообразных и сложно устроенных органов чувств, служащих основной связью между живым организмом и внешней средой. С развитием головного мозга и органов чувств связано возникновение черепа, служащего надежным футляром для этих крайне нежных и важных органов.

**2. Классификация современных позвоночных.** Филогения позвоночных во многом не ясна. Обычно выделяют 7–12 и даже больше классов позвоночных. При этом земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие – общепризнанные классы, и различия обычно заключаются в количестве и составе остальных классов. Ниже перечислены 8 классов нынешних.

Круглоротые (*Cyclostomata*) или мешкоjabерные: миноги и миксины. Иногда миксин выделяют в отдельный класс *Myxini*.

Надкласс Рыбы, *Pisces*

Хрящевые рыбы, *Chondrichthyes*: акулы, скаты и химерообразные

Лучепёрые рыбы, *Actinopterygii*

Лопастепёрые рыбы *Sarcopterygii* (в современной систематике класс считается парафилетическим)

Надкласс Четвероногие, или Наземные позвоночные – *Tetrapoda, seu Quadrupeda*

Земноводные или амфибии, *Amphibia*: лягушки, жабы, тритоны и др.

Пресмыкающиеся или рептилии, *Reptilia*: крокодилы, черепахи, ящерицы и змеи (парафилетический класс)

Птицы, *Aves*

Млекопитающие или звери, *Mammalia*

**3. Особенности строения и образ жизни рыб.** (*Pisces*), обширная группа челюстноротовых позвоночных животных, проводящих всю жизнь или большую ее часть в воде и дышащих с помощью жабр. *Анатомия*. Внешнее строение рыб сложно и разнообразно. В принципе, каждая структура организма обеспечивает его приспособление к конкретным условиям обитания. Однако некоторые признаки свойственны большинству рыб, например спинной, анальный, хвостовой, грудные и брюшные плавники.

*Пищеварительная система*. По внутреннему строению рыбы сходны с другими позвоночными. Тело билатерально (двусторонне) симметрично, если не считать

пищеварительного тракта. Последний состоит из рта, челюстей, обычно покрытых зубами, языка, глотки, пищевода, желудка, кишечника, пилорических придатков, печени, поджелудочной железы, селезенки, прямой, или толстой, кишки и заднепроходного, или анального, отверстия. В кишечнике акул и некоторых других примитивных рыб находится спиральный клапан, уникальный орган, увеличивающий "рабочую" поверхность пищеварительного тракта без увеличения его длины. У хищных рыб кишечник обычно короткий, образующий одну-две петли, в то время как у растительноядных видов он длинный, извитой, со множеством петель. Дыхательная система состоит из жаберных дуг, покрытых нежными мясистыми жаберными лепестками, обильно снабжаемыми кровью по капиллярам и более крупным сосудам. В передней части рта расположены особые оральные клапаны, препятствующие обратному выходу воды. Когда рот закрыт, она попадает в глотку, протекает между жаберными дугами, омывает жаберные лепестки и выходит наружу через жаберные щели (у хрящевых рыб) или отверстие под жаберной крышкой (у костных рыб). Нервная система - мозг, нервы и органы чувств - координирует функции организма и связывает его с внешним миром. Как и у других позвоночных, в нервную систему рыб входят головной и спинной мозг. Головной состоит из обонятельных долей, полушарий переднего мозга, промежуточного мозга с гипофизом, зрительных долей (среднего мозга), мозжечка и продолговатого мозга.

**4. Особенности строения и образ жизни земноводных.** Все земноводные имеют гладкую тонкую кожу, сравнительно легко проницаемую для жидкостей и газов. Строение кожи характерно для позвоночных животных: выделяется многослойный эпидермис и собственно кожа (кориум). Кожа богата кожными железами, выделяющими слизь. У некоторых слизь может быть ядовитой или облегчать газообмен. Кожа является дополнительным органом газообмена и снабжена густой сетью капилляров.

Роговые образования очень редки, также редки и окостенения кожи: у *Ephippiger aurantiacus* и рогатой жабы вида *Seratophrys dorsata* имеется костяная пластинка в коже спины, у безногих земноводных – чешуйки; у жаб иногда под старость отлагается известь в коже.

Тело разделено на голову, туловище, хвост (у хвостатых) и пятиталые конечности. Голова подвижно соединена с туловищем. Скелет разделён на отделы:

- осевой скелет (позвоночник);
- скелет головы (череп);
- скелет парных конечностей.

В позвоночнике выделяют 4 отдела: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой. Число позвонков – от 7 у бесхвостых до 200 у безногих земноводных.

Шейный позвонок подвижно причленяется к затылочному отделу черепа (обеспечивает подвижность головы). К туловищным позвонкам прикрепляются рёбра (кроме бесхвостых, у которых они отсутствуют). Единственный крестцовый позвонок соединён с тазовым поясом. У бесхвостых позвонки хвостового отдела срастаются в одну кость.

Плоский и широкий череп сочленяется с позвоночником при помощи 2 мышцелков, образованных затылочными костями.

Скелет конечностей образован скелетом пояса конечностей и скелетом свободных конечностей. Плечевой пояс лежит в толще мускулатуры и включает парные лопатки, ключицы и вороньи кости, соединённые с грудиной. Скелет передней конечности состоит из плеча (плечевая кость), предплечья (лучевая и локтевая кости) и кисти (кости запястья, пястья и фаланги пальцев). Тазовый пояс состоит из парных подвздошных седалищных и лобковых костей, сросшихся между собой. Он прикреплён к крестцовому позвонку через подвздошные кости. В состав скелета задней конечности входят бедро, голень (большая и малая берцовая кости) и стопа. Кости предплосны, плосны и фаланги пальцев. У бесхвостых кости предплечья и голени сливаются. Все кости задней конечности сильно удлинены, образуя мощные рычаги для передвижения прыжками.

Мускулатура подразделяется на мускулатуру туловища и конечностей. Туловищная мускулатура сегментирована. Группы специальных мышц обеспечивают сложные движения рычажных конечностей. На голове расположены поднимающие и опускающие мышцы.

У лягушки, например, мышцы лучше всего развиты в области челюстей и конечностей. У хвостатых земноводных (огненная саламандра) так же сильно развиты хвостовые мышцы.

Органом дыхания у земноводных являются: лёгкие (специальные органы воздушного дыхания); кожа и слизистая выстилка ротовой полости (дополнительные органы дыхания); жабры (у некоторых водных обитателей и у головастиков).

У большинства видов (кроме безлёгочных саламандр и лягушек *Barbourula kalimantanensis*) имеются лёгкие не очень большого объёма, в виде тонкостенных мешков, оплетённых густой сетью кровеносных сосудов. Каждое лёгкое открывается самостоятельным отверстием в гортанно-трахеальную впадину (здесь расположены голосовые связки, открывающиеся щелью в ротовую полость). За счёт изменения объёма ротовой полости: воздух поступает в ротовую полость через ноздри при опускании её дна. При поднимании дна воздух проталкивается в лёгкие. У жаб, приспособленных к обитанию в более засушливой среде, кожа ороговевает, и дыхание осуществляется преимущественно лёгкими.

Кровеносная система замкнутая, сердце трёхкамерное со смешиванием крови в желудочке (кроме безлёгочных саламандр, которые имеют двухкамерное сердце). Температура тела зависит от температуры окружающей среды.

Кровеносная система состоит из большого и малого кругов кровообращения. Появление второго круга связано с приобретением лёгочного дыхания. Сердце состоит из двух предсердий (в правом предсердии кровь смешанная, преимущественно венозная, а в левом – артериальная) и одного желудочка. Внутри стенки желудочка образуют складки, препятствующие смешиванию артериальной и венозной крови. Из желудочка выходит артериальный конус, снабжённый спиральным клапаном. Артерии: кожнолёгочные артерии (несут венозную кровь к лёгким и коже); сонные артерии (снабжают артериальной кровью органы головы); дуги аорты несут смешанную кровь к остальным органам тела.

Малый круг – лёгочный, начинается кожно-лёгочными артериями, несущими кровь к органам дыхания (лёгким и коже); от лёгких обогащённая кислородом кровь собирается в парные лёгочные вены, впадающие в левое предсердие.

Большой круг кровообращения начинается дугами аорты и сонными артериями, которые ветвятся в органах и тканях. Венозная кровь по парным передним полым венам и непарной задней полой вене попадает в правое предсердие. Кроме того, в передние полые вены попадает окисленная кровь от кожи, и поэтому кровь в правом предсердии смешанная.

В связи с тем, что органы тела снабжаются смешанной кровью, у амфибий низкий уровень обмена веществ, и поэтому они холоднокровные животные.

Все земноводные питаются только подвижной добычей. На дне ротовой полости находится язык. У бесхвостых он передним концом прикрепляется к нижним челюстям, при ловле насекомых язык выбрасывается изо рта, к нему прилепляется добыча. На челюстях имеются зубы, служащие только для удержания добычи. У лягушек они расположены только на верхней челюсти.

В ротовой полости открываются протоки слюнных желез, секрет которых не содержит пищеварительных ферментов. Из ротовой полости пища по пищеводу поступает в желудок, оттуда в двенадцатиперстную кишку. Сюда открываются протоки печени и поджелудочной железы. Переваривание пищи происходит в желудке и в двенадцатиперстной кишке. Тонкий кишечник переходит в прямую кишку, которая образует расширение – клоаку.

Органы выделения – парные туловищные почки, от которых отходят мочеточники, открывающиеся в клоаку. В стенке клоаки имеется отверстие мочевого пузыря, в который стекает моча, попавшая в клоаку из мочеточников. В туловищных почках не происходит обратного всасывания воды. После наполнения мочевого пузыря и сокращения мышц его стенок, концентрированная моча выводится в клоаку и выбрасывается наружу. Своебразная сложность такого механизма объясняется необходимостью земноводных сохранять большее количество влаги. Поэтому моча не удаляется сразу из клоаки, а, попав в неё, предварительно направляется в мочевой пузырь. Часть продуктов обмена и большое количество влаги выделяется через кожу.

Эти особенности не позволили земноводным полностью перейти к наземному образу жизни.

В сравнении с рыбами вес головного мозга земноводных больше. Вес головного мозга в процентах от массы тела составляет у современных хрящевых рыб 0,06-0,44 %, у костных рыб 0,02-0,94, у хвостатых земноводных 0,29-0,36, у бесхвостых 0,50-0,73 %[6].

Головной мозг состоит из 5 отделов:

передний мозг относительно крупный; разделён на 2 полушария; имеет крупные обонятельные доли;

промежуточный мозг хорошо развит;

мозжечок развит слабо в связи с несложными, однообразными движениями;

продолговатый мозг является центром дыхательной, кровеносной и пищеварительной системы;

средний мозг относительно невелик, является центром зрения, тонуса скелетной мускулатуры.

## 1.11. Лекция № 11 (2 часа)

**Тема: «Общая характеристика высших позвоночных животных».**

### 1.11.1. Вопросы лекции:

1. Общая характеристика амниот.
2. Особенности внешнего и внутреннего строения.

### 1.11.2. Краткое содержание вопросов

**1.Общая характеристика амниот.** Амниоты развиваются в яйцах, откладываемых на сушу либо находящихся в организме матери. Вокруг эмбриона развиваются зародышевые оболочки. Яйцо защищает зародыш от высыхания, поэтому яйца в отличие от икринок можно откладывать на сушу. Органом дыхания животных служат легкие. К амниотам относят пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.

**2. Особенности внешнего и внутреннего строения.** Кожные покровы позвоночных предохраняют организм от механических повреждений и других воздействий внешней среды. Они участвуют в газообмене и выведении продуктов распада. Кожа образована двумя слоями клеток — наружным эпидермисом и внутренним — дермой (кориум, ку-тис, собственно кожа). Эпидермис образуется из эктодермы, а кориум — из мезодермы. Производными кожи являются волосы, когти, ногти, перья, копыта, чешуя, рога, иглы и др. В эпидермисе развиваются сальные и потовые железы.

Мускулатура — делится на соматическую (скелетную) и висцеральную (мускулатура челюстного аппарата, кишечника и других внутренних органов). Скелетная мускулатура сегментирована, хотя меньше, чем у низших позвоночных. Висцеральная мускулатура не имеет сегментации.

Скелет представителей типа хордовых может быть соединительно-тканым, хрящевым и костным. У бесчерепных — соединительно-тканый скелет, у позвоночных — хрящевой, костно-хрящевой и костный. Скелет позвоночных делится на следующие отделы:

- осевой скелет, состоящий из скелета черепа и скелета позвоночника;
- висцеральный скелет образован жаберными дугами, челюстями;
- скелет поясов конечностей и скелет свободных конечностей.

Пищеварительная система представлена ротовой полостью, глоткой, всегда связанной с органами дыхания, пищеводом, желудком, тонким и толстым кишечником, пищеварительными железами — печенью и поджелудочной железой, которые развиваются из стенки переднего отдела кишечника. В процессе эволюции хордовых длина пищеварительного тракта увеличивается, он становится более дифференцированным на отделы.

Дыхательная система образована жабрами (у рыб, личинок амфибий) или легкими (у наземных позвоночных). Дополнительным органом дыхания у многих из них служит кожа.

Жаберный аппарат сообщается с глоткой. Он образован жаберными дугами, на которых расположены жаберные лепестки.

Легкие в ходе эмбрионального развития формируются из выростов кишечника и имеют энторадимальное происхождение.

**Кровеносная система** замкнутая. Сердце состоит из двух, трех или четырех камер. Кровь поступает в предсердия, а направляется в кровеносное русло желудочками. Кругов кровообращения один (у рыб и личинок земноводных) или два (у всех остальных классов). Сердце рыб, личинок амфибий — Двухкамерное, взрослых амфибий и рептилий — трехкамерное. Однако у рептилий появляется неполная межжелудочковая перегородка. У птиц и млекопитающих четырехкамерное сердце.

Кровеносные сосуды делятся на артерии, вены и капилляры.

**Нервная система** эктодермального происхождения. Закладывается в виде полой трубы на спинной стороне зародыша. Центральная нервная система образована головным и спинным мозгом. Периферическая нервная система образована черепно-мозговыми и спинно-мозговыми нервами и взаимосвязанными нервыми узлами, лежащими вдоль позвоночного столба. В свою очередь, периферическая нервная система по своим функциям делится на соматическую и вегетативную. Соматическая нервная система координирует работу скелетной мускулатуры, а вегетативная — внутренних органов.

Головной мозг разделяют на передний, промежуточный, средний, задний (продолговатый) мозг. Над продолговатым мозгом находится мозжечок. Головной мозг развивается из переднего отдела нервной трубы, образующего три первичных мозговых пузьря. В дальнейшем происходит дифференциация мозга на отделы и образование двух полушарий переднего мозга.

Спинной мозг представляет собой длинный тяж, лежащий в спинно-мозговом канале. От спинного мозга отходят спинно-мозговые нервы.

**Органы чувств** хорошо развиты. У первичноводных животных есть органы боковой линии, воспринимающие давление, направление движения и скорость течения воды.

Органы обоняния представлены обонятельными капсулами. У жабернодышащих они заканчиваются слепо, у наземных форм — сообщаются с ротовой полостью.

Органы зрения образуются в основном из боковых стенок промежуточного мозга. Они образованы глазным яблоком, находящимся в глазнице черепа. У некоторых позвоночных, кроме парных глаз, развивается непарный — теменной глаз.

Органы слуха имеют эктодермальное происхождение. У всех позвоночных есть внутреннее ухо. У амфибий появляется среднее ухо, которое также есть у рептилий, птиц и млекопитающих. У млекопитающих появляется наружное ухо и (у многих) ушная раковина.

**Органы выделения** у всех позвоночных представлены почками. Строение и механизм функционирования почек изменяется в процессе эволюции. У низших позвоночных (рыб, амфибий) в эмбриональном состоянии закладывается и функционирует головная почка, или предпочка (пронефрос). У высших позвоночных пронефрос не развивается. В эмбриональном состоянии у них функционирует мезонефрос, а у взрослых появляется тазовая почка, или метанефрос.

**Органы размножения.** Позвоночные раздельнополы. Половые железы у них парные и развиваются из мезодермы. Половые протоки связаны с выделительными органами.

### **3. Надклассы Бесчелюстные и Рыбы (Челюстноротые). Общая характеристика**

Наиболее примитивной группой позвоночных животных являются представители надкласса бесчелюстных. Из современных животных к бесчелюстным относятся миноги и миксины. Бесчелюстные отличаются от рыб отсутствием челюстей и парных плавников. Впрочем, у некоторых ископаемых бесчелюстных передние парные плавники были.

Рыбы появились в силуре — девоне от бесчелюстных предков. Насчитывают около 20 000 видов рыб. Современные виды рыб делят на два класса — хрящевые и костные. Их появление обусловлено следующими ароморфозами:

- возникновением хрящевого или костного позвоночника и черепа, прикрывающего спинной и головной мозг со всех сторон (зачатки позвоночника бесчелюстных прикрывают мозг только сбоку);
- появлением челюстей;
- появлением парных конечностей — брюшных и грудных плавников.

Все рыбы живут в воде, имеют обтекаемую форму тела, разделенного на голову, туловище и хвост. Хорошо развиты органы чувств — зрения, обоняния, слуха, вкуса, органы боковой линии и равновесия. **Кожа** двухслойная, тонкая, слизистая, покрытая чешуй (костной или пластины). Мышцы почти не дифференцированы, за исключением мышц челюстей и мышц, прикрепляющихся к жаберным крышкам костных рыб.

**Пищеварительная система** хорошо дифференцирована на отделы. Есть печень с желчным пузырем и поджелудочная железа. У многих рыб развиты зубы, образовавшиеся из акульей чешуи.

Органами дыхания рыб являются жабры, а двоякодышащих — жабры и легкие. Дополнительную функцию дыхания выполняет плавательный пузырь у костных рыб. Он же выполняет гидростатическую функцию.

Кровеносная система рыб — замкнутая, имеется один круг кровообращения. Сердце рыб состоит из предсердия и желудочка. Венозная кровь от сердца по приносящим жаберным артериям поступает в жабры, где происходит насыщение крови кислородом. Артериальная кровь по выносящим жаберным артериям поступает в спинную аорту, снабжающую кровью внутренние органы. У рыб существует воротная система печени и почек. Рыбы — холоднокровные (пойкилотермные) животные.

Выделительная система рыб представлена лентовидными первичными почками — мезонефросом. Моча поступает по мочеточникам в мочевой пузырь. У самцов мочеточник является и семявыносящим протоком. У самок существует самостоятельное выделительное отверстие.

Половые железы представлены парными семенниками у самцов и яичниками у самок.

В нервной системе рыб следует отметить развитие промежуточного и среднего мозга. У большинства рыб хорошо развит мозжечок, отвечающий за координацию движений и сохранение равновесия. Передний мозг развит слабее, чем у вышестоящих классов животных.

Глаза имеют плоскую роговицу, шарообразный хрусталик, но век нет.

Органы слуха представлены внутренним ухом — перепончатым лабиринтом. Полукружевых каналов три, в них находятся известковые камешки. Рыбы издают и улавливают звуки.

Органы осязания представлены чувствительными клетками, разбросанными по всему телу.

Вкусовые клетки находятся в ротовой полости.

## 1.12. Лекция № 12 (2 часа)

Тема: «Развитие эволюционных идей до Дарвина».

### 1.12.1 Вопросы лекции:

- 1 Предмет и задачи «Теории эволюции». Основные принципы и методы изучения органической эволюции.
- 2 Основные теории эволюции.
- 3 Результат эволюции.
- 4 Место эволюционной теории в системе научного познания и в решении практических задач.

### 1.12.2 Краткое содержание вопросов

**1 Предмет и задачи «Теории эволюции». Основные принципы и методы изучения органической эволюции.** В 2009 г. прогрессивное человечество отмечает несколько знаменательных дат развития эволюционизма, связанных между собой. Во-первых, исполняется 200 лет со дня выхода книги выдающегося натуралиста-энциклопедиста Ж.Б. Ламарка (1744-1829) «Философия зоологии» (1809), содержащей положения *первой эволюционной теории*, суть которой состояла «в признании естественного происхождения и прогрессивного развития органического мира по пути усложнения, усовершенствования

(закон градаций)» и «в доказательстве адаптивного характера эволюционного процесса (первый и второй законы Ламарка)» Во-вторых, исполняется 200 лет со дня рождения великого биолога-еволюциониста Ч. Р. Дарвина (1809-1882) и 150 лет со дня выхода его знаменитой книги «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь» (1859).

Что включает в себя понятие «биологическая эволюция»? В американском руководстве читаем: «Эволюцию можно рассматривать как изменения любого свойства данной популяции с течением времени. В некоем общефилософском смысле в этом и заключается суть эволюции» (*О. Солбриг, Д. Солбриг. Популяционная биология и эволюция*. М., Мир, 1982, с. 21). Философия тут ни при чем (любой философ сразу скажет, что смысл слова «эволюция» здесь не раскрыт, а лишь загнан в слово «изменение») Далее написано: «В популярном определении эволюция рассматривается как изменение частоты отдельных генов из поколения в поколение. Это очень точное определение». Подобное определение есть и в других книгах. Но если признать его верным, то креационисты правы – умнее и честнее призвать Бога, чем пытаться понять, каким генам надо изменить частоту, чтобы, к примеру, появился фотосинтез (принято считать, что первые организмы его не имели). Кстати, призыв к Богу вовсе не означает отказа от эволюции. Вот ее определение, которое дал французский палеонтолог-иезуит Пьер Тейяр де Шарден, умерший полвека назад: «Эволюция – это? Теория? Система? Гипотеза? Нет, но зато нечто большее: общее условие, которому должны отныне удовлетворять, чтобы быть осмысленными и истинными, все теории, гипотезы, системы. Свет, освещаящий все факты, изгиб, который принимают все линии». Замечательно, но ведь это – у богослова.

**2 Основные теории эволюции.** Не будем углубляться в слишком далекие времена и начнем наш краткий обзор с середины XVIII в., когда на фоне господства представлений о неизменности видов (фиксизм, креационизм) зародились первые догадки об изменяемости живой природы. Отдельные натуралисты и философы все чаще стали замечать изменения, происходящие у растений и животных под действием пищи, климата, одомашнивания, а также высказывать предположения о смене целых флор и фаун в истории Земли. Однако такие изменения и превращения органических форм считались возможными лишь в пределах общего плана строения групп, и никто еще не допускал мысли, что сами типы организации могли сменять друг друга в рамках единого процесса исторического развития от простого к сложному. Это сделал только Ламарк уже в начале следующего столетия. Такие представления, в отличие от эволюционизма, называют *трансформизмом*.

**Ж. Бюффон и Ж. Кювье.** По общему признанию, родоначальником трансформизма является выдающийся французский естествоиспытатель Жорж Луи Леклерк Бюффон (1707-1788). В своей «Естественной истории» он обосновал оригинальные представления о развитии Земли, о возникновении живых организмов из неорганических веществ и об их постепенном историческом развитии от простых форм к более сложным. Объемистая книга Бюффона «Об эпохах природы» была издана им уже на склоне лет – в 1778 г. и как бы подвела итог его *трансформистским* представлениям. В центре рассмотрения – история нашей планеты и сопутствующая ей смена органического мира. Описывая картины последовательных состояний земной поверхности, Бюффон останавливается, прежде всего, на вероятном возникновении самой Земли из части Солнца, выбитой ударом столкнувшейся с ним кометы. Произошло это событие, как считает Бюффон, 75 тыс. лет назад. В общей сложности Бюффон выделяет в истории Земли шесть эпох и добавляет к ним еще одну – современную.

(1,2) В течение первых двух эпох поверхность земного шара была настолько горяча, что на ней не могло быть не только жизни, но и воды в жидким состоянии.

(3) Живые существа возникли в третью эпоху, когда свободные воды покрыли первичные материки. В горячей воде первозданного океана появились тогда аммониты с раковинами гигантских размеров, а на горах – деревья и травы.

(4) Четвертая эпоха была отмечена бурными геологическими событиями – извержениями вулканов, обвалами, сильными бурями, потопами и т.п., уничтожавшими первых сухопутных животных.

(5) С наступлением более спокойной пятой эпохи Земля заселилась начиная с полюсов (где жара спала раньше, чем на экваторе) крупными млекопитающими (носорогами, гиппопотамами, слонами (Бюффон ошибочно называл слонами мамонтов)).

(6) Шестая эпоха ознаменовалась разделением Старого и Нового Света. Это произошло совсем недавно, когда Север уже был заселен четвероногими и людьми.

(7) Отличительная черта современной (седьмой) эпохи связана, по Бюффону, с деятельностью человека, начавшего помогать силам природы.

Этой краткой характеристики эпох Земли, данной Бюффоном, вполне достаточно, чтобы убедиться в фантастичности представленной картины. Что касается причин постепенного появления все более совершенных и все более близких к современным животных, то Бюффон связывал их главным образом с актами соединения органических молекул и явлением самозарождения. *Однако при всей научной несостоятельности концепции Бюффона в ней содержалась правильная догадка, имеющая непосредственное отношение к нашей теме: великий натуралист установил существование на Земле поэтапной смены организмов, отличавшихся друг от друга своей организацией.*

К числу бесспорных катастроф Кювье относил всемирные потопы библейских времен, реальность которых ныне подтверждается не только дошедшими до нас древними преданиями, но и археологическими данными. Кювье пытался доказать, что «большая часть катастроф... была внезапной», и, отмечая незнание их причин, склонялся к мысли, что они вызывались факторами, ныне уже не действующими.

*Создав теорию катастроф, уничтожавших все живое, Кювье впервые поставил перед наукой важную проблему вымирания организмов. Однако, будучи сторонником постоянства видов, он решительно отрицал существование преемственности, какой-либо генетической связи между погибшей и пришедшей ей на смену новой фауной. При этом он ссылался на отсутствие между ними переходных форм.*

**Эразм Дарвин.** Широкие трансформистские представления развивал Эразм Дарвин (1731-1802), дед Чарлза Дарвина. Он был врачом, натуралистом и поэтом. Его естественно-историческая поэма «Храм природы» напоминает по стилю древнюю поэму Лукреция Кара «О природе вещей». Как приверженец трансформизма, Эразм Дарвин принимал происхождение всех видов от простой «живой нити», которую великкая первопричина одарила жизненностью, способностью приобретать новые свойства и усложняться в строении. Новые особенности организмов, по его мнению, появлялись вследствие упражнений и усилий того или иного органа в известном направлении. Передаваясь по наследству, индивидуальные особенности превращались в видовые. Эволюционные взгляды Эразма Дарвина, таким образом, в известной мере предвосхищали идеи Ламарка. На это обстоятельство обратил внимание и Чарльз Дарвин. Он писал: «Любопытно, в каких широких размерах мой дед, Эразм Дарвин... предвосхитил воззрения и ошибочные основания, которыми руководствовался Ламарк»

**3 Результат эволюции.** Главным результатом эволюции является совершенствование приспособленности организмов к условиям обитания, что влечет за собой совершенствование их организации. В результате действия естественного отбора сохраняются особи с полезными для их процветания признаками. Вместе с тем Дарвин отмечает, что приспособленность организмов к среде обитания (их целесообразность), наряду с совершенством, носит относительный характер. Это означает, что при изменении условий полезные признаки могут оказаться бесполезными или даже вредными. Например, у водных растений, поглощающих воду и растворенные в ней вещества всей поверхностью тела, слабо развита корневая система, но хорошо развиты поверхность побега и воздухоносная ткань — аренхима, образованная системой межклетников, пронизывающих все тело растения. Это увеличивает поверхность соприкосновения с окружающей средой, обеспечивая лучший газообмен, и позволяет растениям полнее использовать свет и поглощать углекислый газ. Но при пересыхании водоема такие растения очень быстро погибнут. Все их приспособительные признаки, обеспечивающие их процветание в водной среде, оказываются бесполезными вне ее.

**4 Место эволюционной теории в системе научного познания и в решении практических задач.** Эволюционная теория — самостоятельная биологическая дисциплина и

вместе с тем область, смежная со многими отраслями естествознания, социальными науками и с философией. Она опирается на разные направления биологии (палеонтологию, морфологию, эмбриологию, генетику, экологию и др.), связана с науками, имеющими практическое значение, является основой для разработки общенаучных и философских проблем биологии.

Что же определяет такие широкие связи эволюционной теории в системе научного познания? Ответ на вопрос содержитя, прежде всего, в самом предмете и задачах эволюционной теории. С разными отраслями биологии, а также с небиологическими науками эволюционную теорию объединяет изучение основных форм организации живого, предпосылок и результатов их эволюции. За миллионы лет эволюция живой природы нашла решения многих технических задач, которые стали предметом специальной науки – бионики, соединившей в себе два слова: «биология» и «техника». Информация, полученная в ходе познания адаптивных свойств организмов, выработанных в ходе эволюции, используется для создания оптимальных технических, систем, в строительстве, в получении новых материалов и т. д.

### 1.13 Лекция № 13 (2 часа)

**Тема: «Эволюционное учение Ч.Дарвина. основные положения синтетической теории эволюции».**

#### 1.13.1 Вопросы лекции:

1. Биография и научная деятельность Ч. Дарвина.
2. Основные положения дарвинизма

#### 1.13.2 Краткое содержание вопросов:

**1. Биография и научная деятельность Ч.Дарвина.** Великие творения человеческого ума живут гораздо дольше своих создателей. Каждая эпоха вносит в них что-то новое, ибо наука не стоит на месте. Вместе с новым знанием в теорию входят новые представления и понятия, обновляется язык, которым она описывается, появляются даже дополнительные концепции, но исходные принципы в основе своей сохраняются, и благодаря этому несмотря на все нововведения в теории ясно просматривается и первоначальная модель. Теория продолжает жить, но в новом одеянии. Такова судьба и эволюционной теории Ч. Дарвина.

Дарвину было всего 22 года, когда осенью 1831 г. он в качестве натуралиста отправился в кругосветное плавание на английском военном корабле «Бигль». Поднимаясь на борт корабля, он еще не знал, что это событие определит весь его творческий путь.

Как прирожденного натуралиста, Дарвина не могла не захватить тропическая природа малоизвестных стран, представшая перед ним во всем своем первозданном великолепии. Став во многом ее первооткрывателем, Дарвин не мог уже свернуть с однажды избранного пути.

За пять лет плавания Дарвин посетил западное и восточное побережья Южной Америки, многие острова Тихого и Атлантического океанов, прибрежные воды Австралии и Новой Зеландии, южный берег Африки и вторично – побережье Бразилии. Наблюдения и материалы, собранные во время путешествия, послужили важнейшим источником для будущей теории эволюции. Само путешествие Дарвин описал в отдельной книге, вышедшей в свет в 1839 г. (Дарвин, 1935).

Во время трехлетнего пребывания в Южной Америке Дарвин уделил много времени изучению геологического строения этого континента, близлежащих вулканических островов, строению и распределению коралловых рифов и впоследствии опубликовал по этим темам три книги. Именно геологические наблюдения убедили молодого Дарвина в «изумительном превосходстве метода, примененного Лайелем... по сравнению с методами всех других авторов» (Дарвин, 1957. С. 91) и вызвали разочарование в теории катастроф.

Об изменяемости и преемственности видов свидетельствовали факты географического распределения млекопитающих между Южной и Северной Америкой. Сравнивая фауну этих континентов, Дарвин констатировал глубокие различия ее состава не столько на видовом

уровне, сколько на уровне семейств и отрядов. Изучение палеонтологического материала показало, что общие для обоих материков формы давно вымерли, а в недавнее время (в неогене) южноамериканская фауна пополнилась переселенцами из Северной Америки (ламы, пампасский олень, очковый медведь, гривицкий волк).

Более детальная картина распределения видов в пространстве предстала перед Дарвином на Галапагосском архипелаге. Эти острова, расположенные на экваторе в 950 км к западу от берегов Эквадора, знамениты многими эндемичными видами. Здесь, в частности, обитают гигантские черепахи, игуаны, морская ящерица амблиринха, галапагосский канюк, сова, несколько видов выюрков и дроздов-пересмешников и др. Внимательно изучив все это видовое богатство, Дарвин обратил внимание, что при всех отличиях галапагосских видов от родственных форм соседнего южноамериканского континента фауна архипелага весьма сходна с материковой и несет печать общего с ней происхождения. Такое же родство обнаруживает животное население островов Зеленого Мыса и соседнего африканского континента.

Красноречивые данные собрал Дарвин в отношении распространения видов на самих островах. Особенно показательным оказался род выюрков, которых в XX в. подробно изучил Д. Лэк (Lack, 1947) и назвал в честь Дарвина дарвинскими выюрками. Дарвину удалось установить, что на каждом острове или группе островов обитает свой собственный вид выюрка и что каждый вид отличается формой и величиной клюва, причем изменчивость этих признаков носит постепенный характер. Вместе с тем все эти виды образуют одну естественную группу, так что можно допустить, что она произошла от одного прародительского вида.

Вернувшись из дальнего плавания на родину и приступив к анализу собранных материалов, Дарвин с июля 1837 г. начал вести записные книжки о «трансмутации видов», куда заносил свои мысли о концепции вида, видеоизменении видов, элементах понятия об эволюции и даже о принципе самого естественного отбора. Всего Дарвин написал четыре записные книжки (последняя окончена в июле 1839 г.). В 1980 г. была опубликована еще одна книжка под названием «Красная записная книжка» (подробнее о ней см.: Галл, 1987). Записные книжки Дарвина остаются ценным источником, позволяющим составить представление, как развивались его главные эволюционные идеи.

В 1842 г. Дарвин предпринял первую попытку изложить свою эволюционную теорию, подготовив «Очерк 1842 г.» в объеме 35 машинописных страниц. Через 2 года в «Очерке 1844 г.» он расширил свою рукопись до 230 страниц, но не торопился их публиковать. Оба очерка уже содержали представления о естественном отборе и такие доказательства эволюции, как наличие ископаемых форм, их сходство с современными, особенности географического распространения животных и растений, существованиеrudиментарных органов. Во втором очерке значительное место было уделено искусственному отбору как аналогу отбора в природе.

Благодаря скрупулезным исследованиям петербургского историка науки Я.М. Галла (1981, 1987, 1991, 1993) и его московского коллеги Ю.В. Чайковского (1981, 1982, 1983), а также многих иностранных специалистов (Ghiselin, 1969; Mayt, 1959; Herbert, 1980; Kohn, 1980; Oldroyd, 1984; Ospovat, 1981; и др.) мы можем теперь ясно представить не только тот логический путь, который привел Дарвина к концепции естественного отбора, но и его ранние эволюционные взгляды. Рассмотрим их поэтапно.

**2. Основные положения теории дарвинизма.** Дарвин отмечает, что культурные формы животных и растений отличаются гораздо большей степенью изменчивости, чем близкие им дикие виды. Различия между отдельными сортами и породами иногда столь значительны, что если бы мы встретили подобные формы в природе, то без колебания отнесли бы их к разным видам.

Изменчивость вызывается переменой условий среды, которые могут влиять на организмы прямо или косвенно. При прямом влиянии следует различать природу условий (т.е. характер пищи, погоды, плотность населения и т.п.) и природу организма. Второй фактор в определении качества изменчивости имеет гораздо большее значение. Это видно из того, что под действием разных условий нередко возникают сходные изменения, а разные изменения

порой оказываются результатом воздействия одинаковых условий среды. Различия в действии этих факторов Дарвин образно сравнил с искрой и горючим материалом: первый вызывает только возгорание, а второй – характер пламени.

Дарвин выделил две основные формы изменчивости, и это разграничение не утратило своего значения до сегодняшнего дня. Изменчивость считается *определенной* (групповой), «когда все или почти все потомство особей, подвергшихся в течение нескольких поколений известным условиям, изменяется одинаковым образом» (Дарвин, 1939. С. 275). Примерами такой изменчивости могут служить изменения, вызванные количеством пищи, большая густота шерсти при суровых зимах и т.п. Определенная изменчивость не наследственна, при восстановлении прежних условий среды она исчезает. С возникновением генетики эту форму изменчивости стали называть *модификационной*.

*Неопределенная* (индивидуальная) изменчивость – это неадаптивные наследственные изменения у отдельных особей, имеющие разную направленность и степень выраженности. Примером такой изменчивости могут служить вариации в цвете и интенсивности окраски венчиков отдельных цветков растения.

Вариации внешних признаков могут быть слабыми, едва различимыми, что типично для индивидуальной изменчивости. Как раз с такими вариациями чаще имеют дело животноводы, и только их опытный глаз позволяет отличить ничтожные изменения интересующих их признаков. В других случаях вариации могут оказаться столь резко выражеными, что их можно было бы назвать уродствами. К их числу Дарвин относит так называемые спорты, благодаря которым, например, возникла порода анконских овец. Эту форму изменчивости впоследствии назвали *мутационной*.

Согласно убеждению Дарвина, важнейшую роль в эволюции играет неопределенная изменчивость, поскольку она носит наследственный характер и встречается чаще определенной. То, что ее носители могут быть обладателями как полезных, так и вредных или нейтральных признаков, значения не имеет, ибо направление эволюции задает не характер изменчивости, а естественный отбор.

Этот постулат Дарвина является одним из краеугольных камней его эволюционной концепции. Избрав неопределенную индивидуальную изменчивость основным материалом эволюции, он избавился от необходимости включения в теорию наследования приобретенных признаков и отказался от идеи целесообразности реагирования.

Выяснив механизм, которым создаются культурные формы, Дарвин обращается к анализу причин образования видов в природе. Его интересует, прежде всего, работают ли и тут факторы, аналогичные тем, с которыми человек имеет дело при доместикации.

Свой анализ Дарвин опять-таки начинает с изменчивости, причем индивидуальной наследственной. Если у культурных форм изменчивость совершенно очевидна, то в природе различить ее трудно. Поэтому для подтверждения ее существования Дарвин ссылается на косвенные свидетельства.

Открытие *естественного отбора* как главной движущей силы эволюции и установление причин, из которых он вытекает, считаются главной заслугой Дарвина.

Естественный отбор – конечное звено в следующей причинно-следственной цепочке. Все живые организмы стремятся к увеличению своей численности в геометрической прогрессии; высокая прогрессия размножения приводит к перенаселению и развитию конкуренции за жизненные ресурсы; из конкуренции проистекает борьба за существование, в которой победу одерживают индивиды, лучше приспособленные к конкретным условиям обитания.

О геометрической профессии размножения и ее источнике уже говорилось. В подтверждение этого «правила» Дарвин приводит, кроме гипотетических, и вполне реальные примеры, касающиеся быстрого увеличения численности рогатого скота и лошадей, завезенных в Южную Америку и Австралию, и некоторых растений, интродуцированных в новые страны. Поскольку «нет ни одного исключения из правила», по которому все растения и животные способны быстро заполнить все стации и в конечном счете всю землю, это возрастание их численности должно быть сдержано истреблением в какой-то период жизни (смысл высокой плодовитости многих видов заключается в компенсации массового истребления).

Истребление есть результат *борьбы за существование*. Это выражение Дарвин употребляет в широком и метафорическом смысле и включает в него взаимоотношения организмов друг с другом, их успех в оставлении потомства и способность противостоять неблагоприятным абиотическим условиям среды. Борьба может быть прямой – физической и косвенной – за жизненные ресурсы. В этом втором случае главным механизмом борьбы за существование выступает конкуренция между организмами за одинаковую пищу, сходные условия обитания и размножения, т.е. факторы биотические.

Дарвин старался подтвердить существование конкуренции не только наблюдениями, но и собственными экспериментами. Так, он констатировал, что из 20 видов, росших на небольшом участке скошенного луга, 9 по прошествии небольшого времени погибли. На вскопанном участке размером 2x3 фута из 357 всходов сорных трав 295 были истреблены слизняками и насекомыми.

Дарвин не располагал прямыми доказательствами выживания наиболее приспособленных и конструировал воображаемые примеры. Один из них касается нектара растений и питающихся им насекомых. Представим себе, писал Дарвин, что нектар стал выделяться некоторыми растениями не на поверхности, а внутри цветков. Тогда к телу насекомых, залезающих в цветок ради этого сока, пристанет пыльца и будет затем перенесена на другие цветки и другие растения. Произойдет перекрестное опыление, которое обычно сообщает потомству большую силу и плодовитость и, следовательно, повышает его шанс на выживание в борьбе за существование. Если отбор в направлении все большего погружения нектарников вглубь цветка продолжится и в следующих поколениях, то возникнет новая форма растения, приспособленная к постоянному опылению насекомыми.

Другой гипотетический пример описывает воображаемые последствия едва заметного изменения длины или формы хоботка пчел, которые позволяют отдельным особям-носителям этого признака добывать нектар из цветков, не доступный другим пчелам. Если особи, обладающие такими полезными изменениями, будут из поколения в поколение сохраняться, то они образуют местную расу, приспособленную к этим цветкам и несколько отличную от пчел соседних местностей.

## 1.14 Лекция № 14 (2 часа)

Тема: «Вид и видеообразование согласно СТЭ».

### 1.14.1 Вопросы лекции:

- 1 Понятие «адаптаций», классификация адаптаций.
- 2 Адаптациогенез – центральная проблема дарвинизма.
- 3 Определение понятия «вид».
- 4 Аллопатрическое и симпатрическое видеообразование, механизмы.
- 5 Три типа видеообразования – сегрегациогенез, синтезогенез, филетическое видеообразование.

### 1.14.2 Краткое содержание вопросов

**1 Понятие «адаптаций», классификация адаптаций.** Понятие *адаптация* означает способность организмов существовать и оставлять потомство в данной среде. Адаптация характеризуется жизнеспособностью, конкурентоспособностью, fertильностью организмов.

*Жизнеспособен* такой организм, который нормально развивается в типичной для него среде, т. е. организм, генотип которого не подвергается существенным изменениям. Мутации же, как правило, снижают жизнеспособность, что может наблюдаться на всех стадиях онтогенеза (раннем и молодом возрасте, на стадии половой зрелости), и могут быть вообще летальными.

*Конкурентоспособность* – это способность организмов выдерживать борьбу за самые различные средства жизни (пищу, места обитания и размножения, партнера для спаривания и т. д.). Адаптивными в данном случае будут организмы, успешно выдержавшие конкуренцию за средства жизни. Организм может быть жизнеустойчивым, но не конкурентоспособным.

Известны случаи, когда заболевшие или ослабленные голодом животные выхаживаются человеком, в то время как в природных условиях они неминуемо бы погибли.

**Фертильность** — способность особей к нормальному размножению — решающее условие существования вида.

Все три компонента приспособленности составляют в совокупности исторически выработанную отбором адаптивную норму реакции, т. е. являются результатом эволюции. Итак, любая адаптация — это *результат* эволюции.

Классификация адаптаций:

1. Организменные адаптации: морфологические адаптации (криптическая и апосематическая окраска, маскировка, мимикрия); физиологические адаптации; биохимические адаптации; этологические адаптации.

2. Видовые адаптации: конгруэнции (репродуктивная, трофическая и конституциональная кооперации); мутабильность; численность и оптимальная плотность; внутривидовой полиморфизм.

**2 Адаптациогенез – центральная проблема дарвинизма.** Происхождение новых и совершенствование уже приобретенных адаптаций – центральная проблема дарвинизма. Эволюция адаптаций заключается в историческом изменении нормы реакции отдельного генотипа и генетической структуры вида в целом.

При анализе разных форм движущего отбора было показано, каким образом происходят эволюционные преобразования адаптивной нормы реакции соответственно изменениям условий среды. Здесь мы рассмотрим адаптациогенез, т. е. сам процесс, состоящий из разных фаз. Понятие адаптациогенеза означает процесс исторического преобразования самой нормы реакции как отдельного генотипа, так и вида в целом. Адаптациогенез осуществляется через накопление полезных в данной среде преимущественно мелких изменений признаков. Как любой процесс, адаптациогенез внутренне противоречив. Он складывается из взаимодействия двух противоположных сторон: частичной дезорганизации уже сложившейся нормы реакции организма и вида и последующей ее новой организации. К дезорганизующим факторам относится наследственная изменчивость (мутации и рекомбинации), которая в большинстве случаев нарушает нормальное развитие организма. Однако дезорганизующий эффект наследственной изменчивости имеет и положительное значение. Относительно вредные рецессивные мутации пополняют резерв внутривидовой изменчивости. При благоприятном изменении среды они могут стать полезными. Не будь этого резерва, популяция не смогла бы приспособиться к новой среде, так как прежние адаптации в этой среде оказались бы непригодными. Представление о диалектическом характере взаимодействия дезорганизации и организации в эволюционном процессе очень важно для правильного понимания структуры адаптациогенеза.

**3 Определение понятия «вид».** Понятие вида – одно из основных в биологии. С утверждением понятия «вид» возник вопрос о причинах и путях видеообразования. Принципиально разное отношение к этому вопросу явились тем барьером, который разделил ученых на два лагеря: креационистов, утверждавших о постоянстве видов, и эволюционистов, признававших историческое происхождение видов.

**Критерии вида.** Систематики выделили пять основных критериев вида. *Морфологический критерий.*

*Физиолого-биохимический критерий.*

*Эколого-географический критерий.*

*Генетико-репродуктивный критерий.*

Только использование всех или большинства критериев позволяет очертить границы каждого конкретного вида и определить принадлежность особей к тому или иному виду.

**Общие признаки вида.** В числе общих признаков вида, характеризующих его как особую форму организации жизни, выделяются следующие признаки.

*Дискретность.* Вид представляет собой образование, относительно обособленное (дискретное) от других видов в пространстве (географическая изоляция), по типу организации (единство генотипического и фенотипического строения особей) и по

способности в процессе размножения сохранять свою качественную определенность (генетико-репродуктивная изоляция).

**Численность.** Вид состоит из множества особей. Он имеет свой уровень численности, среднее значение которого входит в его качественную характеристику.

**Целостность.** Вид представляет собой не просто совокупность особей, а организованную систему, обладающую внутренней структурой. Связями, объединяющими внутривидовые формы в единую систему, являются видовые адаптации.

**Устойчивость.** У совокупности особей, составляющих вид, продолжительность жизни ограничена. Вид как таковой способен существовать очень долгое время. Жизнь вида во времени не запрограммирована.

**Историчность.** Хотя вид не имеет заранее заданного срока существования, его устойчивость во времени относительна, так как изменения условий среды могут оказаться причиной его вымирания. Способность к историческому развитию характеризует вид как объект эволюции. Историчность и устойчивость составляют те черты вида, которые наиболее всего интересуют эволюционистов.

#### **4 Аллопатрическое и симпатрическое видеообразование, механизмы.**

Аллопатрическим называется образование видов из внутривидовых форм, территориально изолированных друг от друга. Поэтому аллопатрическое видеообразование называют еще географическим. Аллопатрическое видеообразование происходит на основе полного обособления географических рас через их изоляцию различными природными барьерами (реки, горные хребты, леса, степи и т.п.). Это широко распространенный и лучше других изученный способ видеообразования. Классический пример аллопатрического видеообразования у животных – комплекс видов у большой синицы (*Parus major*), широко расселенной по территории земного шара. Географические расы отличаются по окраске спины и брюшка, размерами толщины клюва, длине хвоста и по другим признакам. Границы по морфологическим признакам между одними расами обозначены четко, между другими имеются плавные переходы. Одни расы обитают на обширных территориях (европейская большая синица), другие занимают локализованные места горных областях или на островах. В результате у большой синицы образовалась сложная система популяций. Процесс географического видеообразования у большой синицы представляет собой пример эволюции *in statu nascendi*, т. е. не завершенной до конца, но приближающейся к завершению.

Сущность симпатрического видеообразования заключается в том, что зарождающаяся в рамках популяции новая форма обитает первоначально в одном ареале с материнской популяцией или популяциями (при гибридизации). Такое совмещение местообитаний (симпатричность) может оказаться временным, так как в результате все усиливающейся конкуренции между вновь образующейся формой и родительской популяцией произойдет их расхождение по разным местообитаниям или вытеснение и элиминация родительской популяции.

Этот процесс протекает относительно легко на основе сложившегося ранее внутрипопуляционного полиморфизма. Примером может служить явление индустриального меланизма у березовой пяденицы, когда темноокрашенная раса образовалась в результате симпатрического обособления ее из полиморфной популяции, в которой до загрязнения среды преобладала светлоокрашенная форма. При симпатрическом видеообразовании хорошо прослеживается смена направлений отбора. Вначале действием дезруптивного отбора создается внутрипопуляционный полиморфизм, а затем происходит его разрушение или перестройка транзитивным отбором на основе сохранения одной или немногих форм, обладающих селективным преимуществом.

Выделяется еще один способ видеообразования, который называется **экологическим**.

Экологическое видеообразование осуществляется через формирование экотипов и их последующее обособление вплоть до генетической изоляции с другими экологическими расами и материнским видом. Факторами экологического обособления рас являются различные способы экологической изоляции. В одних случаях факторами экологического расообразования выступают почвенные, климатические и другие физические условия ареала вида (биотическая изоляция). На примере образования экотипов у ястребинки было показано, каким образом этот процесс связан с особенностями абиотической среды.

Исходный вид ястребинок *Hieracium umbellatum* распался на экологические расы, обитающие на песчаных дюнах побережий, на скалистых склонах, засоленных почвах и т. д. В других случаях расообразование обусловлено различиями сроках размножения (сезонная изоляция). Процесс видообразования идет по двум принципиально противоположным путям: *разъединению* исходного вида на отдельные формы с последующей их *репродуктивной изоляцией* (*сегрегациогенез*) и *объединению* разных видов в новый вид на основе гибридизации (*синтезогенез*).

**5 Три типа видообразования – сегрегациогенез, синтезогенез, филетическое видообразование.** Появление нового вида представляет собой конечный итог микрэволюции, протекающей на основе адаптивных преобразований популяций одного вида или гибридизации разных видов под контролем естественного отбора. Из этого определения видно что образование видов происходит тремя принципиально разными путями: первый из них – преобразование существующих видов (один вид А в ходе эволюции превращается в вид В). Такой процесс получил название **филетического** видообразования и не предполагает изменение числа видов. Второй путь наиболее распространенный – дивергенция материнского вида на два и более дочерних вида. Такой путь видообразования называют **дивергентным (сегрегациогенезом)** (лат. Segredo – разделять, genus – порождать). Дифференциация вида на самостоятельные единицы (экоэлементы, популяции, расы), приводящая в дальнейшем к возникновению видов, – закономерный итог внутривидовых противоречий, разрешаемых естественным отбором. Процесс этот зарождается в недрах популяции и идет постепенно. В целом он протекает по схеме: экоэлемент, затем популяция, затем экологическая (или географическая) раса, затем вид. Другой путь видообразования – объединение в одной форме двух разных генотипов при *гибридизации* видов – **гибридогенный (синтезогенез)** (лат. Synthesis – объединять). Если новая гибридная форма оказывается конкурентоспособной и фертильной (способной к размножению), в дальнейшем под действием отбора она превращается в самостоятельный вид. Этот тип видообразования менее распространен в природе вследствие трудности преодоления генетической изоляции между разными видами и преобладающей стерильности гибридного потомства.

## 1.15 Лекция № 15 (2 часа)

Тема: «Критика синтетической теории эволюции».

### 1.15.1 Вопросы лекции:

1. Появление недарвиновских течений.
2. Неоламаркизм.
3. Финализм.
4. Сальтационизм и макромутационизм.
5. Неокатастрофизм.
6. Эволюция при участии чужеродных генов.

### 1.15.2 Краткое содержание вопросов:

**1 Появление недарвиновских течений.** Многие биологи-эволюционисты были не удовлетворены дарвинизмом, поскольку он не охватывал всей совокупности жизненных явлений. Они ясно видели, что из поля зрения дарвинистов и синтетистов практически выпал ряд фундаментально важных для эволюционной теории вопросов, для решения которых ее как раз и создавали. В их числе необходимо, прежде всего, отметить причины сохранения в историческом развитии системного единства организма, механизмы включения в эволюционный процесс онтогенетических перестроек, неравномерность темпов эволюции, причины макро- и прогрессивной эволюции, крупномасштабные события в эпохи биотических кризисов, проблему вымирания видов.

**2 Неоламаркизм.** Само название «неоламаркизм» ввел в научный обиход американский палеонтолог А. Пакард (1888). Им охватывается совокупность весьма разнородных эволюционных концепций, но имеющих общий источник – эволюционное учение Ламарка.

Прогресс биологии заставил навсегда отказаться от веры в самопроизвольное зарождение, от флюидов, от отрицания фактов вымирания видов, от формообразующего действия волевых усилий и многих других наивных суждений Ламарка. Все эволюционисты, кого стали называть неоламаркистами, в той или иной мере отклонились и от основных его постулатов, и многие – очень значительно. В ряде теорий были развиты или модернизированы отдельные стороны доктрины Ламарка (или несколько его положений в том или ином сочетании с новыми идеями), и они дали начало автономным направлениям проламарковской ориентации. Однако в большинстве новых концепций можно обнаружить по крайней мере два постулата, соответствующих законам Ламарка: *признание адекватной изменчивости, возникающей под непосредственным или косвенным влиянием среды и создающей приспособление, и унаследование приобретенных в индивидуальной жизни признаков*. Общей отличительной чертой неоламаркизма является либо полное отрицание какой-либо эволюционной роли естественного отбора, либо рассмотрение его как вспомогательного инструмента. Неоламаркизм занял принципиально отличные от дарвинизма позиции по таким кардинальным вопросам, как объект, материал, движущие силы и направленность эволюции.

**3 Финализм.** Начнем рассмотрение отличительных особенностей финалистического понимания эволюции с хорошо известных примеров.

К. Бэра почти единодушно считают одним из столпов телеологического направления в эволюционизме. По его мнению, современный органический мир, как и Вселенная в целом, есть результат прогрессивного развития, охватывающего всю материю. Во всех живых существах заложено некое «стремление к известной цели», а именно к сохранению вида путем согласования совокупности жизненных процессов, упорядоченности и целенаправленности развития. Эта целенаправленность (*Zielstrebigkeit*) представляет собой всеобщий закон природы, в силу которого в ней осуществляется неуклонный прогресс – переход от простого к сложному, от менее гармоничного к более гармоничному. Конечной целью развития является возникновение рода человека, призванного взять на себя заботу о духовном прогрессе.

Бэр придерживался убеждения, что стремление к подобным «высшим целям» совершается с «абсолютной необходимостью», которая диаметрально противоположна случайности. Отсюда понятно, что дарвинизм, *не признававший наличия в природе предопределенных целей и выводивший эволюцию из суммирования случайностей*, казался Бэру *совершенно не выдерживающим критики*. Что касается источника целенаправленности развития, то Бэр видел его в едином духовном начале (Творце) – первопричине всех законов природы.

**4 Сальтационизм и макромутационизм.** Слово «сальтация» (от лат. *saltatio* – скачок, прыжок) в пояснении не нуждается. Сальтационизм, бросив вызов исходным эволюционным теориям, стал главным антиподом градуализма. Спор между этими альтернативными представлениями заполнил весь ХХ в. Можно сказать, что популярность и обыденность самого определения «сальтационный» – символ тех уступок, на которые пришлось пойти СТЭ. И сегодня сальтационными называют в равной мере скачкообразное возникновение изменчивости, внезапное образование новых форм и таксонов, резкую смену биот в геологическом прошлом.

Критики сальтационизма называют это течение также макромутационизмом, макрогенезом, а одно из его направлений – неокатастрофизмом.

Важнейшими эмпирическими и идеальными предпосылками формирования сальтационизма явились отсутствие в палеонтологической летописи переходных форм между крупными таксонами; факты, создающие впечатление внезапного вымирания групп в конце геологических периодов и столь же внезапного появления новых форм в их начале. Сальтационистские взгляды были высказаны некоторыми натурфилософами (Л. Монпертои, Ш. Бонне) еще в додарвиновский период. Истоки современного сальтационизма берут начало с выступлений Э. Зюсса (1863), А. Келликера (1864), О. Геера (1868) и С. Майварта (1871), составивших первую волну сальтационизма.

Зюсс и Геер считали, что новые виды образуются в результате внезапной перечеканки форм, вызываемой физико-географическими (климатическими) факторами и охватывающей

большинство представляющих их особей. Периоды массовых перечеканок кратки, и они чередуются с длительными периодами стабильности. Келликер назвал свою гипотезу теорией гетерогенного размножения. Он также высказался за скачкообразные эволюционные преобразования и противопоставил их принципу постепенности, но при этом в отличие от Зюсса и Геера усматривал в скачкообразных превращениях таксонов проявление внутреннего закона развития. Очагом превращений Келликер считал внезапные изменения, совершающиеся на ранних стадиях эмбриогенеза. Таким образом, Келликер предугадал важнейшее концептуальное завоевание эволюционизма XX в. и явился одним из родоначальников идеи об аналогии между эволюцией и онтогенезом. Его преемником стал В. Вааген, предложивший для обозначения продукта эксплозивного «инорождения» термин «мутация».

Прямой предшественницей мутационной теории Г. де Фриза (1901 – 1903) явилась гипотеза гетерогенеза русского ботаника С.И. Коржинского (1899). В своей неоконченной работе он уверенно писал, что новые формы и новые таксоны у растений возникают посредством внезапных гетерогенных отклонений и вне всякой связи с внешними условиями. Естественный отбор скорее препятствует их сохранению. Согласно представлениям Коржинского, вновь возникшие формы остаются стабильными до появления следующего отклонения. С именами Коржинского и де Фриза связана вторая волна сальтационизма.

Третья волна зародилась в Советском Союзе в 20-е годы XX в. С гипотезой эксплозивной эволюции на основе крупных мутаций выступил автор «Номогенеза», крупнейший ихтиолог Л.С. Берг (1922). Его идеи поддержали Д.Н. Соболев (1924), А.А. Любищев (1925) и Ю.А. Филипченко (1926). В это же время во Франции соображения о тератологическом характере эволюции в свете мутационной теории развивал Э. Гийено.

В качестве исходного момента Гийено принимает положение, что только мутации как единственный тип наследственных изменений лежат в основе эволюции. Сообразно различной амплитуде вызываемых ими морфологических изменений мутации могут различаться по величине. Мелкие мутации определяют формирование рас, разновидностей и подвидов, крупные дают начало новым видам, родам и даже отрядам. Эту гипотезу Гийено обосновывает, во-первых, сравнением способов гистологических изменений в эмбриогенезе уродов, и, прежде всего, частей скелета, со сравнительно-анатомическими рядами ископаемых и современных позвоночных, усматривая между ними глубокую аналогию; во-вторых, тем, что одни и те же уродства у некоторых групп беспозвоночных (например, иглокожих) выступают то как случайные индивидуальные особенности, то как постоянные признаки видов, родов и семейств.

По мнению Гийено, именно тератологическая гипотеза позволяет объяснить происхождение многих узкоспециализированных форм, которые в силу своего уродства оказались обреченными на единственный образ жизни в условиях ограниченного биотопа. Например, Гийено так же, как и мы сейчас, рассматривает исчезновение способности к полету у многих птиц открытых пространств (страусов, казуаров; ископаемых Apteryx, Dinornis, Aepyornis) не как эволюционное новшество, связанное с приспособлением к бегу, а как катастрофическое уродство. Выживание этих птиц зависело от отсутствия врагов. Одни виды окончательно исчезли, другие находятся на пути к исчезновению. Никак нельзя считать «нормальными» формами муравьев и ленивцев, лапы которых имеют столь несуразное строение, что первые лишь с трудом передвигаются по земле, а вторые вовсе не покидают кроны деревьев. Подробно анализируя в этом плане организацию неполнозубых и китообразных, Гийено называет их живой «коллекцией уродов».

Продолжая рассуждения в том же направлении, Гийено замечает, что строение любого животного можно было бы описать, используя язык тератологии. Организация самого человека уродлива в сравнении со строением его четвероногих предков. На первый взгляд может показаться несуральным признавать за уродствами какое-либо эволюционное значение. Но подобное ходячее представление, по мнению Гийено, совершенно ошибочно, ибо различие между нормальным и ненормальным весьма относительно и несет печать антропоморфизма.

**Идея системных мутаций Р.Гольдшмидта.** Видный немецкий цитолог и генетик Рихард Гольдшмидт известен как автор классических исследований по генетике пола у

непарного шелкопряда, по цитологии простейших, а также как один из основателей физиологической генетики. В 1936 г., будучи не в состоянии примириться с нацистским режимом, установившимся в Германии, Гольдшмидт эмигрировал в США, где занял должность профессора Калифорнийского университета. Еще находясь в Германии, он на протяжении двух десятилетий успешно разрабатывал проблемы микроэволюции, оставаясь убежденным дарвинистом. Однако в итоге изучения изменчивости непарного шелкопряда он пришел к заключению, что географические расы и подвиды вовсе не являются зачинающими видами. На этом основании, как пишет сам Гольдшмидт в автобиографии

(Goldschmidt, 1960. P. 318), он примерно к 1932 г. радикально изменил свои взгляды на механизмы образования видов и всех надвидовых систематических категорий, встав на позиции макромутационизма.

В 1940 г. в Нью-Хавене вышла его широко известная книга «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1940), более половины которой посвящено генетическим причинам макроэволюции. Она подвела итог его соображениям по этой проблеме, высказывавшимся им в 1920–30-е годы, и всем своим содержанием была направлена против дарвинизма. Гольдшмидт делит мутации по степени их влияния на организм на две категории – микромутации и системные мутации, проводя между ними резкую грань. Под первой категорией он подразумевает обычные генные, или точковые, мутации. Они изменяют лишь отдельные признаки организма, производя вариации частного, поверхностного характера. Результатом накопления микромутаций является микроэволюция, или эволюция в пределах вида. Основным механизмом микроэволюции он считает постепенную аккумуляцию микромутаций, которые лишь в отдельных случаях могут дополняться случайными локальными макромутациями или их полиморфными рекомбинациями. Согласно определению Гольдшмидта, «микроэволюция через накопление микромутаций – мы можем также сказать "неодарвиновская эволюция" – это процесс, который ведет к диверсификации строго в пределах вида и обычно, если не исключительно, осуществляется ради адаптации вида к особым условиям, существующим на территории, которую он в состоянии занять» (Goldschmidt, 1940. P. 183). Различия между подвидами носят обычно клинальный характер, но совокупность подвидов (иначе говоря, биологический вид) отделена от другой совокупности (или другого вида) четким разрывом, который, как это особо подчеркивает Гольдшмидт, не может быть заполнен обычными генными мутациями. Отсюда Гольдшмидт делает вывод: «Подвиды поэтому на самом деле не являются ни зарождающимися видами, ни моделью для возникновения видов. Они являются более или менее разнообразными тупиками внутри видов. Решительный шаг в эволюции, первый шаг к макроэволюции, шаг от одного вида к другому требует иного эволюционного метода, отличного от простой аккумуляции микромутаций» (*ibid.*). Этому «иному эволюционному методу» посвящена вторая часть книги, озаглавленная «Макроэволюция». В чем же он состоит?

**Понятие онтомутации А.Далька.** Бельгийский зоолог Альбер Дальк, один из крупнейших специалистов XX в. в области эмбриологии и биологии развития, подошел к проблеме эволюции с точки зрения тех различий в путях достижения дефинитивной организации, которые наблюдаются в эмбриогенезе у представителей ныне существующих типов животных. Опираясь на доскональное знание течения морфогенетических процессов, Дальк пришел к выводу, что два-три десятка основных планов строения (или архетипов), известных, по крайней мере, с кембрия, должны были установиться путем «радикальных трансформаций» самых ранних стадий эмбрионального развития. Соответственно, ключ к пониманию возникновения фундаментальных различий в организации главных групп животных нам может дать только эмбриология: в ней «наша единственная надежда узнать способ, посредством которого (возможно) архетип кишечнополостных дал начало различным основным группам».

**5 Неокатастрофизм.** Термин "неокатастрофизм" был предложен Н. С. Шатским (1937) в заметке, посвященной критическому анализу доктрины Г. Штилле (Stille, 1924) о "геологических революциях". Позже Д. Л. Степанов (1959) резюмировал возрождение в палеонтологии уже на эволюционной основе основных постулатов катастрофизма. Неокатастрофизмом он нарек представления о непредвиденных вмешательствах в процессы

эволюции моментов и первопричин, прекрасных от ныне действующих. Аналогичные представления первый раз были высказаны Э. Зюссом в виде альтернативы униформистским воззрениям на моменты и первопричины эволюции (Suess, 1863). Приспособливая мысли катастрофизма Кювье к свежим денькам, Зюсс оценивал органическую эволюцию как чередование геологически продолжительных периодов что же касается устойчивого состояния таксонов с недолгими периодами их групповых перечеканок. Первопричину последних он видел в действии неких физико-географических и климатических агентов, непредвиденно воздействующих на органический мир.

## 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

### 2.1 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 1 (2ч.)

**Тема:** Принципиальные отличия прокариотических и эукариотических живых систем.

**Цель занятия:** Изучить особенности строения прокариотических и эукариотических клеток, отметить их морфофункциональное сходство и различие, и объяснить их с эволюционных позиций.

**Наглядные пособия и оборудование:** таблицы, микроскопы, микропрепараты.

#### ЗАДАНИЕ

1. Изучите готовый препарат «Кишечная палочка» под микроскопом при малом и большом увеличении.
2. Сделайте схематичный рисунок бактерии, указав органоиды, характерные для прокариотических клеток.
3. Рассмотрите готовый гистопрепарат животной и растительной клетки.
4. Схематично зарисуйте эукариотическую клетку и подпишите рисунок.
5. Отметьте отличительные признаки про- и эукариотических клеток, и сведите их в таблицу:

Таблица 1.

#### Основные различия между про- и эукариотами

Характеристика	Прокариоты	Эукариоты

6. Сделать выводы: 1) о происхождении прокариотических организмов; 2) на что указывает сходство в строении растительных и животных клеток.

**Контрольные термины:** pro, karion, eu, бактерии, сине-зеленые водоросли, слизевики, Protista, Monera, эубактерии, капсула, слизистый слой; инкапсулированные, некапсулированные штаммы; клеточная стенка, грамположительные, грамотрицательные, муреин, лизоцим, жгутики, лизосомы, фотосинтезирующие мембранны, геном, кольцевая одноцепочечная ДНК, ЭПР, митохондрии, ядро, кариолемма, лизосомы, вакуоли, хлоропласты, гликокаликс, плазмолемма, цитоплазма.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Современная классификация живых организмов.
2. Особенности строения прокариотических клеток.
3. Особенности строения эукариотических клеток.
4. В чем выражается более высокий уровень организации эукариотов.
5. На что указывает общий план строения растительных и животных клеток.
6. Современное представление о происхождении эукариот.

## **ЛИТЕРАТУРА**

### **Основная:**

1. Мамонтов С.Г., Захаров В.Б., Козлова Т.А. Биология. М.: «ИЦ Академия», 2008г.
2. Ярыгин В.Н. Биология в 2-х томах. М.: «Высшая школа», 2010 г.

### **Дополнительная:**

1. Грин Н., Старт У., Тейлор Д. Биология. Т.1. М., 1990.
2. Основы общей биологии. / Под ред. Э.Либертса. М., 1982.
3. Райков И.Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л., 1978.

## **2.2 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 2 (2ч.)**

### **Тема: Живые системы разного уровня организации.**

**Цель занятия:** Изучить особенности строения ценобластических организмов, ценобий, агрегационных объединений, колоний. Определить черты более высокого эволюционного уровня организации. Изучить особенности организации многоклеточных организмов без истинных тканей и с истинными тканями. Обосновать их филогенетическое положение.

**Наглядные пособия и оборудование:** таблицы, микроскопы, готовые микропрепараты, лупы, макропрепараты.

### **ЗАДАНИЕ**

- 1.На препаратах и таблицах изучить особенности организации сифоновых водорослей и слизистых грибов. Описать особенности строения этих организмов и сделать схематичные рисунки.
- 2.При большом увеличении микроскопа рассмотреть на готовых микропрепаратах ценобии микроорганизмов. Зарисовать и подписать рисунки.
- 3.При малом увеличении микроскопа рассмотреть материнские и дочерние колонии Volvox. Зарисовать наблюдаемое.
- 4.При большом увеличении микроскопа рассмотреть поверхностные клетки колонии (жгутиковые).
- 5.Отметить черты более высокого уровня развития у колониальных простейших.
- 6.Сделать вывод, касающейся обоснования положения колониальных жгутиковых в филогенетическом древе организмов.
- 7.На макропрепаратах и таблицах рассмотреть строение таллофитов. Зарисовать нитчатые и плоские таллофиты, отметить отличия.
- 8.Изучить строение губок, отметить прогрессивные черты организации данных организмов.
- 9.Изучить многоклеточные растения с истинными тканями (Сигнориффа и Вгуориффа).
- 10.На готовых гистопрепаратах изучить основные черты строения животных тканей: эпителиальной, соединительной, мышечной, нервной. Сделать схематичные рисунки.
- 11.Заполнить таблицу 1.

**Контрольные термины:** ценобласти, энергиды, сифоновые водоросли, плазмодии, ценобии, агрегационные объединения, колонии, слизистые грибы, миксомицеты, дифференцировка, студенистый матрикс, репродуктивные, соматические клетки, гаметы, вегетативное тело, таллом, полярная дифференцировка, базальный конец, ризоид, мицелий, гифы регенерация, плектенхима, псевдопаренхима, кормус, папоротникообразные ( Pteridophyta), семенные растения (Spermatophyta), мхи (Bryophyta), образовательные ткани (меристемы), постоянные ткани, основные ткани (паренхима), покровные ткани (эпидермис, пробковые), всасывающие, проводящие ткани, механические ткани (склеренхима), выделительные ткани (железы),

репродуктивные ткани (спорообразующие, пыльцеобразующие), эпителиальные, соединительные (хрящевые, костные), мышечные, нервные ткани, межклеточное вещество.

#### **Контрольные вопросы:**

- 1.Какие организмы имеют ценобластическую организацию?
- 2.В чем особенности строения организмов - ценобластов?
- 3.Какие объединения клеток Вы знаете?
- 4.Особенности строения и образа жизни колониальных форм простейших (на примере организмов порядка Volvocales).
- 5.Какие черты организации Volvox указывают на более высокий уровень организации по сравнению с неколониальными простейшими?
- 6.Какое положение в филогенетическом древе занимают ценобласти, ценобии, колонии?
- 7.Таллофиты. Особенности строения.
- 8.Губки. Особенности строения. Способность к регенерации.
- 9.Растения с истинными тканями. Виды растительных тканей.
- 10.Histozoa. Виды животных тканей.
- 11.Филогенетическое положение организмов без истинных тканей и с истинными тканями.

Таблица 1

#### **Виды тканей**

растения	животные

На основании полученной информации обосновать положение данных организмов в филогенетическом древе.

#### **ЛИТЕРАТУРА**

##### **Основная:**

1. Мамонтов С.Г., Захаров В.Б., Козлова Т.А. Биология. М.: «ИЦ Академия», 2008г.
2. Ярыгин В.Н. Биология в 2-х томах. М.: «Высшая школа», 2010 г.

##### **Дополнительная:**

1. Гилберт С. Биология развития. М., 1993.
2. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М., 1975.
3. Крылов М.В. Новые представления о системе одноклеточных животных.// В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: Б.и., 1980.
4. Основы общей биологии /Под ред. Либберта Э. М., 1982.
5. Серавин Л.Н. Простейшие... Что это такое? Л., 1984.
6. Вельш У., Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М., Мир, 1975.

### **2.3 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 3 (2ч.)**

**Тема: Клетка как самовоспроизводящаяся система.**

**Цель занятия:** Изучить особенности бесполого размножения путем митоза на примере растительных и животных клеток.

**Наглядные пособия и оборудование:** таблицы, микроскопы, готовые микропрепараты.

#### **ЗАДАНИЕ:**

1. Изучите краткое изложение вопроса.

2. С помощью микроскопа изучите препарат «Митоз растительной клетки: корешок лука», «Митоз животной клетки: краевая зона печени аксолотля» под микроскопом при малом и большом увеличении и найдите клетки, находящиеся на разных стадиях митоза.

3. Схематично изобразите различные фазы митоза, рисунки подпишите.

4. Определите отличительные признаки митоза в растительных и животных клетках. Данную информацию внесите в таблицу.

### Краткая теория:

Развитие клеточной теории во второй половине XIX в. Создало основную предпосылку для признания законов Г. Менделя. Цитология обосновала роль ядра в наследственности.

Уже в 1855 г. Р. Вирхов (1821–1902) выдвинул фундаментальное положение “Omnis cellula e cellulae” – «всякая клетка от клетки», выразившее в концентрированной форме представление о самовоспроизведении клетки. Тем самым было положено начало пристальному изучению процесса клеточного деления – *кариокинеза* или *митоза*, как его называл Ф. Флемминг, подробно описавший деление ядра в клетках кожи саламандры. Этой работой Флемминг привлек внимание исследователей к поведению хромосом. Правда, сам термин «хромосома» был введен несколько позже – в 1883 г. В. Вальдейером.

Ф. Флемминг обнаружил, что при митозе хромосомы «делятся» вдоль, а Е. 44анн Бенеден (1883) обратил внимание на то, что дочерние хромосомы, распределяющиеся между дочерними клетками, до мельчайших деталей повторяют строение материнской хромосомы. Современники по достоинству оценили это важное открытие.

Именно в этот период сформировалась ядерная гипотеза наследственности (В. Ру, 1883; О. Гертвиг, Э. Страсбургер, 1884).

В 1896 г. вышло в свет первое издание сводки Э. Вильсона «Клетка в развитии и наследственности», где цитогенетика обособилась как наука.

**Клеточный цикл.** Всякая активно делящаяся клетка претерпевает ряд последовательных изменений, из которых складывается *клеточный цикл*.

**Клеточный цикл – это промежуток времени от рождения клетки до первого деления.** Он состоит из четырех периодов: *пресинтетический* (постмитотический) – G<sub>1</sub>, *синтетический* – S, *постсинтетический* (премитотический) – G<sub>2</sub> и *митоз* (рис. 3.1). Собственно митоз составляет не более 1/7 – 1/10 всего клеточного цикла, т.е. небольшую часть его. Длительность клеточного цикла у разных организмов и различных типов клеток различна (табл. 3.1).

В покоящейся клетке на стадии интерфазы различают сферическое ядро, окруженное двухслойной ядерной мембраной с порами диаметром 40 мкм. Хромосомы на этой стадии находятся в ядре в расправленном, растянутом состоянии и практически невидимы в световой микроскоп до начала митоза.

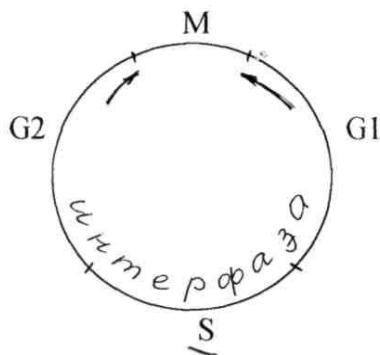


Рис. 1 – Круговая диаграмма, изображающая клеточный цикл с указанием четырех периодов

Таблица 1  
Длительность клеточного цикла у различных объектов

Организм	Длительность клеточного цикла, часы
1	2
Кукуруза – Zea mays	12–29
Бобы – Vicia faba	26–44
Лук – Allium сепа	13–23
Мышь – Mus musculus	

### Морфология митоза

**1. Профаза:** хромосомы спирализуются, укорачиваясь и утолщаясь. Каждая хромосома состоит из двух *хроматид*. Хроматиды тесно ассоциированы по длине и перекручены. К концу профазы эта ассоциация ослабевает. Исчезают ядрышки, растворяется ядерная мембрана и хромосомы оказываются в цитоплазме. Этот момент означает завершение профазы (рис.3.2).

**2. Прометафаза:** после растворения ядерной мембранны хромосомы движутся по направлению к экватору клетки. Прометафаза завершается, когда хромосомы достигают экваториальной плоскости.

**3. Метафаза:** появляются нити *ахроматинового* веретена. В животных клетках видны звездообразные фигуры у полюсов. Они образуются вокруг *центриолей*. Хромосомы (*центромеры*) выстраиваются в плоскости экватора, образуя *метафазную пластинку*. *Метафазная пластинка – своеобразный паспорт организма*. Число и форма хромосом характеризуют *кариотип* вида. Отчетливо выявляется парность хромосом. Парные, или *гомологичные*, хромосомы – обычно совершенно одинаковые по длине, расположению центромеры и другими деталями своего строения. Центромеры прикрепляются к нитям веретена деления.

**4. Анафаза:** начинается в момент деления центромер, удерживавших до этого вместе обе хроматиды каждой хромосомы. Все центромеры делятся одновременно. Хроматиды, ставшие теперь *дочерними хромосомами*, разъединяются и расходятся к противоположным полюсам по нитям веретена.

**5. Телофаза:** начинается завершением движения хромосом к полюсам. Вслед за этим происходит реконструкция *интерфазных* ядер, появляются *ядрышки*. Хромосомы, которые теперь состоят из одной нити каждая, становятся тоньше и длиннее, и становятся невидимыми. В это же время происходит *цитокинез* – разделение цитоплазмы. В животных клетках образуется перетяжка, постепенно разделяющая клетку на две. У растений деление клетки завершается формированием *фрагмопласта* – новой клеточной стенки между дочерними ядрами.

Если на митотически делящиеся клетки подействовать *колхицином – алкалоидом растительного происхождения*, блокирующим полимеризацию нитей веретена, то в результате хромосомы теряют способность передвигаться в плоскости веретена. Удвоенные хромосомы остаются вместе в одной клетке.

### Видоизменения митоза

**Эндомитоз** – увеличение числа всех хромосом ядра без разрушения ядрышка и без образования веретена деления. Результат – образование *полиплоидных* клеток (т.е. таких клеток, хромосомный набор которых увеличен кратно гаплоидному).

**Эндорепродукция** – удвоение одной или нескольких хромосом набора без дальнейшего преобразования ядра. Результат – образование *анеуплоидных* клеток (т.е. таких клеток, хромосомный набор которых некратен гаплоидному).

**Симметричный митоз** – дочерние клетки идентичны по количеству хромосом и количеству цитоплазмы.

**Асимметричный митоз** – дочерние клетки идентичны по количеству хромосом, но неидентичны по количеству цитоплазмы.

**Амитоз** – прямое деление ядра путем разделения ядрышка с последующим делением всего ядра без спирализации хромосом и образования ахроматинового веретена. Кариокинез может протекать путем почкования ядра, перетяжки ядра, фрагментации ядра. При амитозе не всегда за кариокинезом следует цитокинез. Если деления цитоплазмы не происходит, то в результате такого амитоза образуются многоядерные клетки. Если амитоз протекает с цитокинезом, то и в этом случае не обеспечивается равномерное распределение генетического материала между двумя дочерними клетками. Амитозом делятся некоторые простейшие, клетки высокоспециализированных тканей (хрящевая, соединительная), раковые клетки и др.

**Генетический контроль клеточного цикла.** Клеточный цикл и митоз находятся под генетическим контролем. Гены, контролируют последовательные стадии репликации ДНК, цитокинез, движение, спирализацию-деспирализацию хромосом и т.д. Мутации этих генов могут прерывать клеточный цикл на различных этапах.

**Контрольные термины и понятия:** клеточный цикл, пресинтетический (постмитотический) – G<sub>1</sub>-период; S-период; постсинтетический (премитотический) – G<sub>2</sub>-период; митоз, профаза, прометафаза, метафаза, анафаза, телофаза, кариокинез, цитокинез, хромосома, хроматида, репликация, центриоли, центромеры, центросома, астросфера, кариотип, гомологичные хромосомы, ахроматиновое веретено, колхицин, гиперплазия, регенерация, клонирование, симметричный и асимметричный митоз, синцитий, амитоз, эндомитоз, эндорепродукция.

Таблица 2

**Отличительные черты митоза растительной и животной клеток**

Растительная клетка	Животная клетка

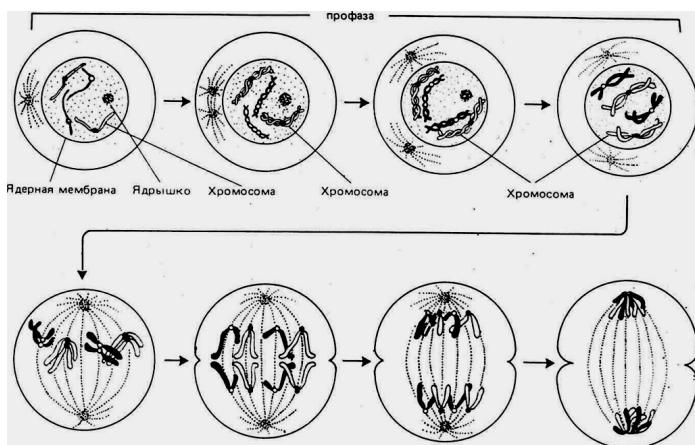
4. На основании полученной информации отметьте пути регуляции процессов размножения клеток.

**Контрольные термины:** клеточный цикл, пресинтетический (постмитотический) G<sub>1</sub>-период; период синтеза ДНК – S-период; постсинтетический (премитотический) – G<sub>2</sub>-период; митоз, профаза, метофаза, анафаза, телофаза, цитокинез, хромосома, хроматида, репликация, центриоли, центромера, гомологичные хромосомы, ахроматиновое веретено, колхицин, гиперплазия, регенерация, клонирование, симметричный и асимметричный митоз, синцитий, амитоз, эндомитоз, эндорепродукция, политения.

**Вопросы и задания для самопроверки:**

- Если в клетке видны хромосомы, а ядерная оболочка и ядрышко отсутствуют, какая это стадия митоза?
- Какие две стадии митоза взаимно противоположны по протекающим в них процессам?
- Почему в результате митоза возникают клетки с идентичным набором хромосом?
- На какой стадии клеточного цикла происходит репликация ДНК?
- На какой стадии митоза видно веретено деления и все хромосомы находятся в одной плоскости?
- Дайте определение клеточному циклу.
- В чем разница понятий «клеточный цикл» и «митоз»?
- В чем отличие цитокинеза при митотическом делении клеток растений и животных?
- В основе каких процессов лежит митоз?

Рис. 2 – Схема стадий митоза животной клетки



## ЛИТЕРАТУРА

### Основная:

1. Мамонтов С.Г., Захаров В.Б., Козлова Т.А. Биология. М.: «ИЦ Академия», 2008г.
2. Ярыгин В.Н. Биология в 2-х томах. М.: «Высшая школа», 2010 г.

### Дополнительная:

1. Грин Н., Старт У., Тейлор Д. Биология, Т.3. М., 1990.
2. Де-Робертис Э., Новинский В., Сэс Ф. Биология клетки. М., 1973.
3. Мэзия Д. Митоз и физиология клеточного деления. М., 1963.
4. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М., 1980.

## 2.4 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 4 (2 ч.)

### Тема: Клетка как открытая и высокоупорядоченная система. Ферменты, принцип их функционирования.

**Цель:** сформировать представление о клетке как о высокоупорядоченной, открытой, саморегулируемой системе, используя для этого информацию о работе ферментов, о способах регулирования их активности.

**Материал и оборудование:** методические разработки, таблицы, учебные слайды.

### Ход занятия:

1. Изучите краткую теорию по данному вопросу.
2. Ответьте на контрольные вопросы и тесты.

### Краткая теория:

Наиболее важным свойством ферментов в обеспечении процессов жизнедеятельности является способность осуществлять присущие им функции со скоростью, соответствующей потребностям клетки. Для осуществления этой способности белковые молекулы должны иметь специальные механизмы, с помощью которых они воспринимают сигналы из окружающей среды и реагируют на них изменением характера функционирования.

**РЕГУЛЯЦИЯ СУБСТРАТОМ РЕАКЦИИ** Одним из относительно простых способов регуляции активности ферментов является регуляция с помощью изменения концентрации веществ, подвергающихся превращениям, то есть субстратов реакции: чем больше в распоряжении фермента имеется молекул веществ, превращения которых он осуществляет, тем выше (до определенных пределов) скорость процесса. При насыщении всех молекул фермента субстратом скорость реакции достигает максимального уровня. В дальнейшем скорость реакции может понизиться по мере исчерпания запасов субстрата и вновь возрасти при его восстановлении.

Слишком большая концентрация субстрата также может понижать скорость ферментативной реакции. Этот феномен носит название субстратного торможения. В качестве примера субстратного торможения можно привести фермент, расщепляющий биологически активное вещество ацетилхолин - ацетилхолинэстеразу (АХЭ). К активному центру АХЭ субстрат (ацетилхолин) присоединяется двумя концами молекулы одновременно. При увеличении концентрации ацетилхолина с одной молекулой фермента могут одновременно реагировать две молекулы субстрата, но разными концами. В этом случае реакция, суть которой заключается в разрыве сложноэфирной связи в середине молекулы ацетилхолина (с образованием холина и уксусной кислоты), оказывается невозможной, и молекулы ацетилхолинэстеразы, нагруженные субстратом, оказываются тем не менее лишенными активности. Уменьшение концентрации ацетилхолина в среде приведет к диссоциации неактивного комплекса и снимет торможение. Этот механизм имеет важное физиологическое значение для регуляции концентрации ацетилхолина, который выполняет в нервной системе и мышцах роль медиатора, передающего возбуждение с одной клетки на другую.

Регуляция ферментативной активности, осуществляемая в центре присоединения субстрата (этот центр называют активным центром фермента), носит название изостерической в отличие от аллостерической, осуществляющейся в дополнительном центре.

**МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ЦЕПИ** Обычно ферментативные реакции в клетке организованы в метаболические цепи или циклы, где самая медленная стадия лимитирует скорость всей цепи (то есть последовательность реакций, объединяемых общими субстратами). В таких цепях нередко наблюдается так называемая регуляция по типу обратной связи. Она служит для того, чтобы скорректировать работу цепи с потребностями клетки в конечном продукте. Принцип регуляции заключается в том, что ферменты, стоящие в начале цепи, обладают способностью ингибироваться отдаленными метаболитами или конечными продуктами.

Для того чтобы такая обратная связь могла осуществляться, надо предусмотреть наличие специальных участков на "теле" фермента, специфическое связывание с которыми конечных продуктов приведет к обратному торможению активности. Такая регуляция чаще всего происходит по аллостерическому типу (allos - иной), когда молекула регулятора связывается с ферментом в специальном регуляторном центре. Аллостерические ферменты часто выполняют ключевую роль в регуляции обмена веществ, поскольку обладают способностью определять количество важных метаболитов и изменять в соответствии с этим свою активность.

Примером аллостерического фермента является аспартат-карбамоил-трансфераза - фермент, обеспечивающий образование карбамоиласпартата, одного из промежуточных продуктов синтеза цитидинтрифосфата (ЦТФ). В нормальных условиях два субстрата этой реакции - аспарагиновая кислота и карбамоилфосфат - связываются с молекулой фермента кооперативно, вызывая взаимное увеличение сродства фермента друг к другу. Из-за этого зависимость активности от концентрации аспартата выглядит как сигмоида (рис. 1). Биологическое значение кооперативного связывания заключается в том, что оно включает фермент в работу только при наличии в среде обоих субстратов реакции.

Протекание реакции во времени приводит в конце концов к появлению ЦТФ, конечного продукта этой метаболической цепи. ЦТФ обладает способностью аллостерического модификатора: при его связывании с ферментом сродство к субстратам снижается и, хотя максимальная скорость остается неизменной, в этих условиях фермент включается в работу только при гораздо больших концентрациях субстрата. АТФ конкурирует с ЦТФ и может устранять его ингибирующее действие. Таким образом, снятие запрета на образование пиrimидиновых нуклеотидов в условиях "энергетического благополучия" клетки является сигналом для подготовки синтеза предшественников образования нуклеиновых кислот. Видно, что регуляция является обратимой и при изменении в клетке концентрации АТФ или ЦТФ скорость работы фермента изменяется. Так фермент обеспечивает постоянное присутствие в клетке нужных количеств цитидинтрифосфата.

**ХИМИЧЕСКАЯ МОДИФИКАЦИЯ МОЛЕКУЛ ФЕРМЕНТА** Существуют и более сложные механизмы регуляции активности белков-ферментов, связанные с химической модификацией их молекул. Эта модификация осуществляется специальными ферментами,

которые, в свою очередь, зависят от других ферментных систем. *Многоэтапная регуляция функций ферментов при всей ее сложности, по-видимому, оправдывается той согласованностью отдельных реакций метаболизма, которая достигается в ее результате.*

Химическая модификация белков осуществляется за счет присоединения к аминокислотным остаткам в молекуле белка определенных групп: фосфатной группы (при участии протеинкиназ), остатка жирной кислоты (с помощью ацилтрансфераз), углеводных компонентов (гликозил-трансферазы, гликозидазы). Недавно обнаружено, что модифицировать некоторые ферменты может производное АТФ - АДФ-рибоза, присоединяющаяся ковалентно к модифицируемой белковой молекуле с помощью специального фермента АДФ-рибозил-трансферазы.

Белки, как правило, имеют лабильную структуру, упаковка которой сильно зависит от свойств химических групп, входящих в состав молекулы. Поэтому присоединение к молекуле белка дополнительных группировок существенно влияет на структуру, а следовательно, и на ферментативную активность молекулы. *Такая регуляция носит приспособительный (адаптационный) характер. Ниже мы рассмотрим проявление адаптационной регуляции на конкретном примере.*

Известно, что в клетках имеются различные протеинкиназы, которые в состоянии покоя находятся в неактивной форме. Обычно они представлены олигомерными (повторенными несколько раз), часто димерными (повторенными дважды) молекулами, в которых регуляторная субъединица (R) подавляет активность каталитической субъединицы (C). Регуляторная субъединица обладает специфическим средством к специальным информационным молекулам, образуемым клеткой в ответ на внешний сигнал. По этой причине внешний сигнал называют первичным посланником (информатором, мессенджером), а образующуюся в клетке в ответ на появление первичного мессенджера молекулу-информатор - вторичным мессенджером.

Таким образом, первичные мессенджеры чаще всего влияют на клеточный метаболизм не проникая внутрь клетки. Так действуют большинство гормонов. Они разносятся с током крови по всем тканям и взаимодействуют с мембранными рецепторами тех клеток, ткани которых чувствительны к данным гормонам. В результате образуется гормон-рецепторный комплекс, который активирует специальный фермент, локализованный в мембране и ответственный за синтез вторичного мессенджера. Вторичный мессенджер появляется внутри клетки в ответ на внеклеточную аппликацию гормона. Этим достигаются одновременно и специфичность гормональной регуляции и сохранение целостности внутриклеточной среды.

Примером регулирующего действия является эффект адреналина на ткани, обладающие рецепторами для этого гормона (рис. 2). В условиях, требующих мобилизации организма (страх, нервное напряжение), надпочечники выбрасывают в кровь порцию адреналина. С током крови этот гормон достигает сердечной мышцы (один из органов, клетки которого содержат его рецепторы). Взаимодействие рецепторов с этим первичным мессенджером приводит к активации фермента аденилатциклазы и синтезу вторичного мессенджера - циклического АМФ (цАМФ). Он и является активатором одной из протеинкиназ (протеинкиназы А), которая в присутствии цАМФ начинает фосфорилировать белки-мишени.

**ДЕЙСТВИЕ ПРОТЕИНКИНАЗ** Покажем на конкретном примере, что происходит в результате этой активации. Два белка управляют интенсивностью начальных процессов энергетического обеспечения клеток - гликолиза: гликоген-фосфорилаза (обеспечивает начальную реакцию распада гликогена на пути анаэробного окисления углеводов - гликолиза) и гликоген-синтетаза (приводит к наращиванию углеводных цепей гликогена, увеличивая его запасы). Оба фермента являются мишенью для протеинкиназы А. При этом фосфорилирование гликоген-фосфорилазы обеспечивает ее активацию, а гликоген-синтетазы - угнетение (см. рис. 2). Так адреналин мобилизует энергетические возможности сердечной ткани для лучшего ее функционирования.

Фосфорилирование - распространенный способ изменить свойства некоторых клеточных белков. Так, при фосфорилировании компонентов цитоскелета (комплекса структурных белков, обеспечивающих поддержание прочности и функционирования клетки) изменяются

прочность его взаимодействия с мембраной и форма клеток. Фосфорилирование белков - регуляторов сокращения активирует сократительную реакцию мышцы. Описано более десяти различных протеинкиназ, активируемых различными вторичными мессенджерами.

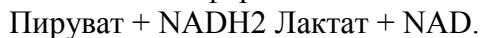
Регуляция с помощью химической модификации белка приводит к долговременным последствиям: модифицированные молекулы сохраняют свои функции измененными до тех пор, пока специальные ферменты не отщепят модифицирующую белок химическую группу и не вернут его в исходное состояние.

**ИЗОФЕРМЕНТЫ** Известен еще один вид регуляции, связанный с увеличением синтеза (экспрессией) того или иного белка в клетке. При этом возрастание количества синтезируемых молекул может обеспечивать лучшее (более быстрое) выполнение функции, а смена программы синтеза одних белков на другие может привести к появлению новых свойств клеток.

Некоторые белки в тканях представлены в виде набора изоферментов (изозимов). Изозимы - семейство близких по структуре белков, выполняющих одну и ту же функцию, но отличающихся своей устойчивостью к расщеплению, термостабильностью или средством к субстрату реакции. Таким образом, изоферменты могут отличаться как характером выполняемых функций, так и разной чувствительностью к внешним факторам. По этой причине замена одного изофермента другим в ходе развития организма сообщает органу (клетке) способность реагировать на эти факторы.

Известно, например, что  $\text{Na}^+ / \text{K}^+$ -активируемая аденоциантифосфатаза ( $\text{Na}^+ / \text{K}^+$ -АТФаза - фермент, выкачивающий из клеток животных ионы натрия и аккумулирующий ионы калия) представлена в тканях несколькими изоформами, отличающимися своей первичной структурой и чувствительностью к первичным мессенджерам. В ткани сердца млекопитающих обнаружены две изоформы этого фермента, из которых в ходе развития одна сменяет другую. Первая (филогенетически более древняя) не обладает чувствительностью к гормону, регулирующему обмен углеводов, - инсулину, вторая (филогенетически более молодая) способна активироваться инсулином. Тот факт, что в ходе онтогенеза первая форма фермента постепенно сменяется второй (в сердце взрослого животного  $\text{Na}^+ / \text{K}^+$ -АТФаза на 70% представлена инсулинчувствительной формой), позволяет предположить, что усложнение метаболизма выражается все большим подчинением ферментов регулирующему действию гормонов.

Другой пример регуляции за счет изменения изоферментного спектра тканей дает фермент лактатдегидрогеназа. Она катализирует последнюю стадию процесса гликолиза - обратимое восстановление пировиноградной кислоты с образованием лактата. В реакции принимает также участие переносчик водорода - никотинамидадениндинуклеотид (NAD) в восстановленной форме



Фермент представляет собой тетramer, состоящий из четырех субъединиц. В разных тканях набор субъединиц различен: в скелетных мышцах тетрамер представлен четырьмя одинаковыми субъединицами "мышечного" типа (M<sub>4</sub>); в сердце - четырьмя одинаковыми субъединицами "сердечного" типа (C<sub>4</sub>); в других тканях тетрамеры лактатдегидрогеназы имеют смешанный состав.

Тканевая специфичность фермента, по-видимому, связана с различным средством изозимов к субстратам реакции. Наиболее демонстративно это выявляется при сравнении фермента из сердца и скелетных мышц. Первый имеет большее средство к пирувату и склонен катализировать приведенную выше реакцию слева направо, второй - справа налево. Для энергетического обмена мышц разных типов это свойство имеет решающее значение: скелетные мышцы предпочитают избавляться от конечных продуктов гликолиза, выбрасывая их в кровь, поскольку в скелетной мускулатуре дальнейшее превращение этих соединений почти не осуществляется. Сердечная мышца, напротив, способна активно перерабатывать лактат и в дополнение к собственному (эндогенному) лактату может даже поглощать его из крови, а затем превращать в пировиноградную кислоту и подвергать дальнейшему окислению для пополнения запасов АТФ.

Интересно, что соотношение разных форм лактатдегидрогеназы в тканях не является постоянным, но изменяется в соответствии с меняющимися условиями обитания. Изменения изозимного спектра описаны как при адаптации к меняющимся условиям среды, так и в ходе онтогенеза. Эмбрионы всех млекопитающих проходят стадию развития, когда митохондрии еще не готовы к окислению субстратов. В этих условиях особенно велика роль анаэробного гликолиза. Как показано для развивающихся мышей, на стадии эмбриона основной формой фермента является тетramer типа M4. После рождения постепенно нарабатываются другие формы лактатдегидрогеназы, и к периоду, соответствующему взрослому организму, устанавливается соотношение разных изоформ, типичное для каждой ткани. Эта закономерность показана на рис. 3 для почек, которые в эмбриональном состоянии имеют пять изоформ фермента, в то время как во взрослом организме лактатдегидрогеназа представлена в основном двумя изоформами (рис. 3).

**КРАТКОСРОЧНЫЕ И ДОЛГОСРОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ** Описанные способы регуляции активности клеточных белков выступают во времени как краткосрочные (субстратное торможение, регуляция по типу обратной связи) или долгосрочные (изменение изоферментного спектра). В последнем случае изменение характера функционирования белков сохраняется на период, гораздо более длительный, чем время превращения одной молекулы субстрата.

Оба способа регуляции характерны как для растворимых (цитоплазматических), так и связанных с клеточной мембраной белков. Однако последние обладают в дополнение к названным еще одним типом регуляции, который имеет принципиальное отличие: он обеспечивает тонкие механизмы настройки ферментативной активности на период, который по времени сравним со скоростями самих ферментативных реакций. Этот сверхкраткосрочный механизм регуляции обеспечивает, по-видимому, коррекцию метаболизма в соответствии с текущими изменениями окружающей среды. На этом способе регуляции мы остановимся подробнее.

**МОНОМЕРНЫЕ И ОЛИГОМЕРНЫЕ БЕЛКИ** Длинные белковые цепи состоят зачастую более чем из 1000 аминокислотных остатков, среди которых имеются как полярные, так и неполярные (гидрофильные и гидрофобные) радикалы. Последние предпочитают взаимодействовать не с водой, а друг с другом. В результате этого белковые молекулы принимают компактную форму с наименьшей площадью поверхности. Этому требованию при заданном объеме отвечает сфера. Таким образом, если число гидрофильных аминокислотных остатков достаточно велико для того, чтобы покрыть поверхность сферического гидрофобного ядра, белковая молекула будет иметь сферическую (глобулярную) форму. Если их число больше минимально необходимого, глобула принимает форму эллипсоида. Если же, напротив, гидрофильных радикалов не хватает, чтобы защитить гидрофобное ядро молекулы от водной атаки, в ней остаются незащищенные участки. Такие белковые молекулы имеют тенденцию образовывать надмолекулярные ассоциаты, и в дополнении ко вторичной и третичной структурам белки приобретают четвертичную структуру. Это положение впервые было высказано Э. Фишером и в первом приближении находится в хорошем соответствии с практикой.

**МЕМБРАННЫЕ БЕЛКИ** Согласно Фишеру, предельное количество гидрофобных аминокислотных радикалов для глобулярного белка не должно превышать 40%. Даже при этом ограничении такие молекулы могут быть стабилизированы лишь в виде громоздких октамеров - ансамблей, содержащих восемь субъединиц. Однако ряд белков имеют гораздо больше гидрофобных аминокислот в своем составе. Стабильно функционировать эти белки могут лишь будучи погружеными в гидрофобные мембранные структуры клетки - такие белки называют мембранными (или мембраносвязанными).

Мембранные белки в подавляющем большинстве также образуют надмолекулярные ансамбли, хотя внутри мембранныго бислоя в их образовании нет структурной необходимости - гидрофобные белки целиком погружены внутрь мембранныго бислоя и легко перемещаются в латеральном направлении (рис. 4). Поэтому специалистов, изучающих такие белковые системы, всегда занимал вопрос о биологическом значении олигомерных ансамблей, образуемых мембранными белками. Олигомерные ансамбли, или ассоциаты, могут состоять из

нескольких одинаковых молекул (то есть являться гомоолигомерами) или включать в состав различные по структуре и функции белки (в последнем случае ассоциаты называют гетероолигомерами).

**Контрольные вопросы и тесты:**

1. Структуры клетки, принимающие участие в образовании первичной структуры белка (трансляции).

- 1) и-РНК
- 2) ДНК
- 3) рибосомы
- 4) т-РНК
- 5) лизосомы

2. Назовите фактор, который снижает активность фермента и скорость ферментативной реакции при *продуктном ингибиравании*.

- 1) концентрация субстрата
- 2) концентрация ионов водорода (рН)
- 3) концентрация фермента
- 4) концентрация кофермента
- 5) концентрация конечного продукта

3. Последовательность процессов ингибиравания активности ферментов способом «продуктное ингибиравание» следующая:

- 1) изменение конфигурации активного центра последнего фермента
- 2) синтез достаточного количества конечного продукта
- 3) влияние конечного продукта на центр ингибиравания последнего фермента
- 4) прекращение последней реакции многоступенчатого биохимического процесса
- 5) неспособность последнего фермента осуществлять соединение с субстратом

4. Установите правильную последовательность процессов биосинтеза белка.

- 1) образование и-РНК
- 2) процесс транскрипции
- 3) синтез белковой молекулы
- 4) образование комплекса и-РНК и рибосом
- 5) перемещение и-РНК из ядра в цитоплазму

5. Тип ингибиравания биохимической реакции, при котором конечный продукт подавляет активность *первого фермента*, называется...

6. Фактором, который снижает активность фермента и скорость ферментативной реакции при *ретроингибиравании* является концентрация...

- 1) фермента
- 2) ионов водорода (рН)
- 3) субстрата
- 4) конечного продукта

7. Катализаторы белковой природы – это...

8. Структурный компонент клетки как прокариот, так и эукариот.

- 1) аппарат Гольджи
- 2) эндоплазматическая сеть
- 3) митохондрии
- 4) наружная плазматическая мембрана
- 5) лизосомы
- 6) рибосомы

9. Слой, расположенный поверх клеточной стенки бактерии, защищающий её от лизоцима, – это...

- 1) углеводный
- 2) белковый
- 3) липидный
- 4) полисахаридный

10. Свойство ферментов...

- 1) в ходе реакции количество фермента уменьшается
- 2) активность фермента снижается со временем
- 3) субстратная специфичность
- 4) фермент может катализировать любую биохимическую реакцию
- 5) активность фермента зависит от состава субстрата
- 6) специфичность действия

11. Последовательность процессов ингибирования активности ферментов способом «ретроингибиование» следующая:

- 1) изменение конфигурации активного центра первого фермента
- 2) синтез достаточного количества конечного продукта
- 3) влияние конечного продукта на центр ингибиования первого фермента
- 4) прекращение первой реакции многоступенчатого биохимического процесса
- 5) неспособность первого фермента осуществлять соединение с субстратом

12. Метаболизм – это ....

13. Катаболизм – это...

14. Анаболизм – это ...

15. Дайте определение ферментам.

16. Каковы свойства ферментов?

17. Как называется энергия, необходимая для вступления субстратов в реакцию?

18. От чего зависит активность ферментов?

19. Суть гипотезы «ключа и замка».

20. Что присоединяет фермент в области активного центра?

21. Суть гипотезы индуцированного соответствия.

## 2.5 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 5 (2ч.)

**Тема: Оплодотворение, основные этапы онтогенеза.**

**Цель:** раскрыть две функции оплодотворения – генетическую и активационную.

**Материал и оборудование:** методические разработки, таблицы, учебные слайды.

### **Ход занятия:**

1. Изучите краткую теорию по данному вопросу.
2. Ответьте на контрольные вопросы и тесты.

### **Краткая теория:**

Оплодотворение – это процесс слияния пронуклеусов половых клеток. Оплодотворение выполняет две функции: генетическую и активационную. В результате оплодотворения образуется диплоидная клетка – зигота, это начальный этап развития нового организма. Оплодотворению предшествует выделение половых продуктов, т. е. осеменение. Существует два типа осеменения:

1) наружное. Половые продукты выделяются во внешнюю среду (у многих пресноводных и морских животных);

2) внутреннее. Самец выделяет половые продукты в половые пути самки (у млекопитающих, человека).

Оплодотворение состоит из трех последовательных стадий: сближения гамет, активации яйцеклетки, слияния гамет (сингамии), акросомной реакции.

**Сближение гамет** Обусловлено совокупностью факторов, повышающих вероятность встречи гамет: половой активностью самцов и самок, скоординированной во времени, соответствующим половым поведением, избыточной продукцией сперматозоидов, крупными размерами яйцеклеток. Ведущий фактор – выделение гаметами гамонов (специфических веществ, способствующих сближению и слиянию половых клеток). Яйцеклетка выделяет гиногамоны, которые обуславливают направленное движение к ней сперматозоидов (хемотаксис), а сперматозоиды выделяют андрогамоны.

Для млекопитающих также важна длительность пребывания гамет в половых путях самки. Это необходимо для того, чтобы сперматозоиды приобрели оплодотворяющую способность (происходит так называемая капацитация, т. е. способность к акросомной реакции).

**Акросомная реакция** Акросомная реакция – это выброс протеолитических ферментов (главным образом, гиалуронидазы), которые содержатся в акросоме сперматозоида. Под их влиянием происходит растворение оболочек яйцеклетки в месте наибольшего скопления сперматозоидов. Снаружи оказывается участок цитоплазмы яйцеклетки (так называемый бугорок оплодотворения), к которому прикрепляется только один из сперматозоидов. После этого плазматические мембранные яйцеклетки и сперматозоида сливаются, образуется цитоплазматический мостик, сливаются цитоплазмы обеих половых клеток. Далее в цитоплазму яйцеклетки проникают ядро и центриоль сперматозоида, а его мембрана встраивается в мембрану яйцеклетки. Хвостовая часть сперматозоида отделяется и рассасывается, не играя какой-либо существенной роли в дальнейшем развитии зародыша.

**Активация яйцеклетки** Активация яйцеклетки происходит закономерно в результате контакта ее со сперматозоидом. Имеет место кортикальная реакция, защищающая яйцеклетку от полиспермии, т. е. проникновения в нее более одного сперматозоида. Она заключается в том, что происходят отслойка и затвердевание желточной оболочки под влиянием специфических ферментов, выделяющихся из кортикальных гранул.

В яйцеклетке изменяется обмен веществ, повышается потребность в кислороде, начинается активный синтез питательных веществ. Завершается активация яйцеклетки началом трансляционного этапа биосинтеза белка (так как м-RНК, т-RНК, рибосомы и энергия в виде макроэргов были запасены еще в овогенезе).

**Слияние гамет** У большинства млекопитающих на момент встречи яйцеклетки со сперматозоидом она находится в метафазе II, так как процесс мейоза в ней заблокирован с помощью специфического фактора. У трех родов млекопитающих (лошадей, собак и лисиц) блок осуществляется на стадии диакинеза. Этот блок снимается только после того, как в яйцеклетку проникает ядро сперматозоида. В то время как в яйцеклетке завершается мейоз, ядро проникшего в нее сперматозоида приобретает другой вид – сначала интерфазного, а затем и профазного ядра. Ядро сперматозоида превращается в мужской пронуклеус: в нем удваивается количество ДНК, набор хромосом в нем соответствует  $n2c$  (содержит гаплоидный набор редуплицированных хромосом).

После завершения мейоза ядро превращается в женский про-нуклеус и также содержит количество наследственного материала, соответствующее  $n2c$ .

Оба пронуклеуса проделывают сложные перемещения внутри будущей зиготы, сближаются и сливаются, образуя синкарион (содержит диплоидный набор хромосом) с общей метафазной пластинкой. Затем формируется общая мембрана, возникает зигота. Первое митотическое деление зиготы приводит к образованию двух первых клеток зародыша (blastomerov), каждая из которых несет диплоидный набор хромосом  $2n2c$ .

#### **Контрольные вопросы и тесты:**

- Процесс оплодотворения выполняет две функции – это \_\_\_\_\_ и \_\_\_\_\_.
- Сперматозоиды выделяют в окружающую среду вещества \_\_\_\_\_ и \_\_\_\_\_.

3. Соответствие признаков, характеризующих 1) гермафродитизм, 2) раздельнополость и 3) вегетативное размножение.

- 1) наличие полового диморфизма
- 2) мужские и женские половые продукты образуются в одном организме
- 3) потомки генетически идентичны материнскому организму

4. Последовательность процессов, происходящих в клетке во время мейоза-І следующая:

- 1) разрушается ядерная мембрана, исчезают ядрышки
- 2) хромосомы из каждой пары гомологов расходятся к противоположным полюсам
- 3) конъюгация гомологичных хромосом, кроссинговер
- 4) хромосомы располагаются по экватору клетки
- 5) реконструкция гаплоидного ядра
- 6) хроматиды расходятся к разным полюсам
- 7) интерфаза
- 8) образуются четыре гаплоидных ядра

5. Форма размножения организма, когда из *группы соматических клеток* исходного материнского организма формируется дочерний организм, полностью идентичный материнскому, называется...

- 1) копуляция
- 2) партеногенез
- 3) вегетативное размножение
- 4) трансформация
- 5) трансдукция
- 6) шизогония

6. К полицитогенному бесполому размножению относятся следующие виды размножения:

- 1) митоз, простое деление надвое
- 2) почкование
- 3) конъюгация
- 4) фрагментация
- 5) шизогония

7. Среди перечисленных понятий *модификацией полового размножения* является...

- 1) живорождение
- 2) андрогенез
- 3) гаметогенез
- 4) откладывание яиц
- 5) неотения

8. Последовательность процессов при оплодотворении у млекопитающих следующая...

- 1) встреча сперматозоида и ооцита
- 2) проникновение сперматозоида в ооцит
- 3) слияние мужского и женского пронуклеусов
- 4) овуляция ооцита
- 5) превращение ооцита в яйцеклетку
- 6) образование зиготы

9. Кmonoцитогенному бесполому размножению относятся следующие виды размножения:

- 1) митоз, простое деление надвое
- 2) почкование
- 3) конъюгация
- 4) фрагментация
- 5) шизогония

10. Функция эмбрионального индуктора...
- 1) изменение генетической информации клеток
  - 2) помогает выбрать путь дифференцировки клетки, ткани
  - 3) подавление уровня дифференцировки клеток, тканей
  - 4) подавление метаболических процессов в клетках и тканях
  - 5) вызывает гибель клетки
11. Установите соответствие признаков разных видов бесполого размножения. 1) Monoцитогенное; 2) Полицитогенное; 3) Половое
- 1) характерно бинарное деление надвое
  - 2) дочерний организм развивается из зиготы
  - 3) размножение путём фрагментации
12. Установите соответствие процессов, происходящих при разных видах полового процесса бактерий. 1) Конъюгация; 2) Трансдукция; 3) Трансформация.
- 1) перенос части генома происходит при помощи бактериофага
  - 2) для переноса части генома не требуется непосредственного контакта между клетками
  - 3) перенос части наследственной информации с помощью половых пили
13. Процесс проникновения в яйцеклетку в норме нескольких сперматозоидов называется физиологической \_\_\_\_\_.

## 2.6 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 6 (2ч.)

**Тема:** Биологическое значение метаморфоза и неотении.

**Цель:** Систематизировать знания о биологическом значении метаморфоза и эволюционном значении неотении.

**Материал и оборудование:** методические разработки, таблицы, учебные слайды.

### Ход занятия:

1. Изучите краткую теорию по данному вопросу.
2. Ответьте на контрольные вопросы и тесты.

### Краткая теория:

**Неотenia** Процесс, ведущий к своеобразному недоразвитию особи в эволюции и раннему наступлению половой зрелости (омоложению), называется неотенией. При неотении особи приобретают способность к размножению на сравнительно ранних стадиях онтогенеза. Для неотенических форм характерно преждевременное созревание. Особи, достигающие половой зрелости, сохраняют при этом ювенильный облик.

Неотения бывает постоянной и факультативной. У обыкновенного аксолотля (*Ambistoma mexicanum*) личинки, не претерпевая метаморфоза, становятся половозрелыми. Они всю жизнь могут сохранять наружные жабры и хвостовой плавник, хотя аксолотль еще не потерял способности к метаморфозу. У постоянножаберных амфибий, в том числе у сирены (*Sirena lacertina*), способность к метаморфозу полностью утрачена и половозрелость всегда наступает в личиночной стадии, что закреплено наследственно.

Неотения могла иметь исключительную роль в эволюции крупных систематических групп. Предполагается, что путем неотении насекомые произошли от личинок многоножек, хордовые — от личинок иглокожих, травянистые растения — от древовидных. Происхождение травянистых растений путем неотении не вызывает сомнения. Травы возникли путем ярусной неотении, т. е. выпадения стадии верхних ярусов и передачи функции размножения нижним

(первоначально ювенильным) ярусам древовидных форм. У трав ювенильные признаки деревьев закреплены как дефинитивные (окончательные). Этот процесс в данном случае способствовал сокращению продолжительности жизненного цикла, ограничению вторичного роста и уменьшению камбальной активности трав, но усилинию функции размножения. Травы, видимо, возникли как жизненные формы, приспособленные к суровым условиям высокогорья или к аридному климату, где сокращение срока жизни и увеличение репродуктивной способности очень важны. Косвенно это подтверждается тем, что среди примитивных покрытосеменных (*Magnoliales*, *Trochodendrales*) травянистые формы встречаются редко, тогда как в филогенетически молодых ветвях (*Asterales*, *Lamiales*, *Poales*) это господствующие формы.

Важным эволюционным последствием неотении является «снятие» результатов узкой специализации. При неотении происходит потеря взрослых и, как правило, более специализированных этапов онтогенеза.

В свою очередь это облегчает возможность образования новых приспособлений в изменившихся условиях среды. Следовательно, неотения способствует повышению эволюционной пластичности группы.

Итак, важнейший результат эволюции жизни – усиление эмбрионизации онтогенеза. Усиление эмбрионизации привело к большей защите процессов размножения и стабилизации развития в онтогенезе, но еще большую устойчивость процесс развития получает при автономизации онтогенеза.

**Механизм неотении.** Гетерохронические изменения в развитии амфибий особенно хорошо поддаются экспериментальному исследованию, потому что такие изменения встречаются часто и их легко охарактеризовать по отношению к нормальным процессам метаморфоза у родственных форм. Кроме того, метаморфоз амфибий, несмотря на всю свою сложность, регулируется относительно простой последовательностью гормональных процессов. В 1912 г. Гудернач (*Gudernatsch*) показал, что главная роль в регуляции метаморфоза у амфибий принадлежит гормонам щитовидной железы. Регуляция функции самих этих гормонов у амфибий, по-видимому, сходна с ее регуляцией у млекопитающих, о чем писали в своем недавнем обзоре Додд и Додд (*Dodd, Dodd*). Гипоталамус млекопитающих вырабатывает тиреотропин-рилизинг-гормон (ТРГ), который переносится к гипофизу, где он вызывает секрецию тиреотропного гормона (ТТГ), стимулирующего активность щитовидной железы. В свою очередь тиреотропин действует на щитовидную железу, стимулируя выделение в кровь тироксина. У амфибий тироксин оказывает далекоидущие воздействия на многочисленные ткани-мишени и индуцирует разного рода морфологические и биохимические изменения, в том числе резорбцию хвоста и жабер, изменения в структуре покровов, в системах пищеварения, дыхания, кровообращения, выделения, размножения и в нервной системе. У амфибий, так же как и у млекопитающих, гипоталамус регулирует активность гипофиза, а следовательно, и щитовидной железы. Сами гормоны, выделяемые этими железами, могут несколько различаться в некоторых отношениях, поскольку, хотя амфибии реагируют на ТТГ и тироксин, однако, как показали Таурог (*Taugrog*) и его сотрудники, ТРГ млекопитающих не оказывает действия на амфибий.

Наиболее последовательную гипотезу гормональной регуляции метаморфоза у амфибий выдвинул Эткин (*Etkin*). В отношении гормональной активности личиночное развитие можно разделить на три периода: ранний период личиночного развития - преметаморфоз - ТТГ и тироксин находятся на низком уровне; следующий период - прометаморфоз - быстрое повышение уровней ТТГ и тироксина; и наконец, после кратковременного климакса, соответствующего метаморфозу, быстрое снижение уровней гормонов. В основе этой гипотезы лежит допущение, что в период преметаморфоза щитовидная железа личинки секретирует небольшое количество тироксина, которое по принципу обратной связи подавляет выработывание ТТГ гипофизом. Гипофиз секретирует также большие количества другого гормона - пролактина, который действует и как гормон роста, и как ингибитор, подавляющий реакцию тканей-мишеней на тироксин. Сначала вплоть до позднего преметаморфоза гипоталамус, по-видимому, не оказывает никакого регулирующего действия на гипофиз. Однако к концу преметаморфоза гипоталамус начинает реагировать на низкий уровень

тироксина, активизируется и, следовательно, начинает стимулировать гипофиз к секреции больших количеств ТТГ. Уровень тироксина повышается, и наступает метаморфоз.

Принимая во внимание гормональную основу метаморфоза, вряд ли можно удивляться тому, что изучение причин неотении у хвостатых амфибий было сосредоточено главным образом на исследовании функции щитовидной железы. Дент (Dent) разбил неотенических хвостатых амфибий на три группы. Эти группы не совпадают с таксономическим разделением, потому что неотенические формы возникли в нескольких семействах хвостатых амфибий. К первой группе относятся формы, перманентно пребывающие в личиночном состоянии: у них нельзя вызвать метаморфоз даже путем введения им тироксина. Их ткани, по-видимому, неспособны реагировать на тироксин. В 1931 г. Нобль (Noble) рассмотрел ряд морфологических признаков, таких как развитие конечностей и верхнечелюстных костей, утрата жабер и редукция жаберных дуг, и обнаружил, что между этими перманентно неотеническими формами существуют различия в отношении стадий нормального метаморфоза, которым они соответствуют. Так *Siren* (название которого создает совершенно неверное представление о его внешнем облике) походит на раннюю личиночную стадию, *Proteus* - на более позднюю стадию преметаморфоза, *Cryptobranchus* - на личинку в начале метаморфоза, а *Andrias* (*Megalobatrachus*) сходен по своему строению с особью, почти завершившей метаморфоз.

Вторая группа педоморфных видов состоит из форм, устойчиво неотенических в естественных условиях, но которых можно заставить метаморфизировать в лаборатории. К этой группе относится аксолотль. Исследования, проведенные на аксолотле и на сходных с ним неотенических формах, показали, что их ткани нормально реагируют на тироксин, а щитовидная железа и гипофиз способны функционировать у них так же, как у ненеотенических форм. Неотения представляет собой, по-видимому, результат нарушения механизмов выделения гипоталамусом рилизинг-факторов. Эту мысль подтверждают данные Норриса и Герна (Norris, Gern) о возможности индуцировать метаморфоз у неотенических *Ambystoma tigrinum*, вводя им в гипоталамус небольшие количества тироксина и активизируя тем самым ось гипоталамус-гипофиз-щитовидная железа, что приводит к повышению секреции тироксина. Этот довольно простой эндокринный механизм согласуется с генетическими данными Хамфри (Humphrey), которые обсуждает Томпkins (Tompkins), о том, что неотения у видов *Ambystoma* контролируется двумя аллелями одного гена.

Наконец, к третьей группе относятся виды хвостатых амфибий, которые обычно проделывают метаморфоз, но при некоторых условиях среды оказываются неотеническими в природе. Например, хвостатые амфибии, которые метаморфизируют в теплых водоемах, могут стать неотеническими в холодных водоемах, таких как горные озера. Как указывает Дженкин (Jenkin), это может быть вызвано задержкой развития оси гипоталамус-гипофиз-щитовидная железа под действием холода или же, как предполагает Дент, тем, что ткани этих амфибий, возможно, не реагируют на тироксин при низких температурах. Возможно, что в этих случаях участвуют также генетические факторы, потому что в горной местности с ее низкими температурами неотеническое состояние явно дает хвостатым амфибиям селективное преимущество.

Становится очевидным, что гетерохрония у амфибий более разнообразна, чем неотения с ее очень простой эндокринной основой. Например, роль тироксина в прямом развитии саламандры *Plethodon* и лягушки *Eleutherodactylus* изучали Линн, а также Линн и Пидон (Peadon), подавлявшие действие тироксина у этих амфибий при помощи тиомочевины. *Plethodon* завершал развитие, хотя жабры у него не рассасывались. Зародыши *Eleutherodactylus*, обработанные тиомочевиной, также развивались почти нормальным образом, если не считать того, что у них не происходило дегенерации пронефроса, резорбции хвоста и утраты яйцевого зуба. Противоположное воздействие - введение зародышам *Eleutherodactylus* тироксина - приводило к преждевременной резорбции пронефроса и хвоста, практически не вызывая других изменений. Таким образом, у видов с прямым развитием тироксин все еще контролирует сохранившиеся у них метаморфизирующие признаки, почти не влияя на последовательность большинства событий, из которых слагается прямое развитие.

Потенциальные возможности эволюционных изменений в процессах, контролируемых гормонами и приводящих к гетерохрониям, не ограничиваются теми из этих процессов, которые связаны с тироксином; однако на примере системы тироксина можно хорошо показать все эти возможности. Так, изменяя время активизации гипоталамуса тироксином, можно регулировать размеры тела при наступлении метаморфоза, а также продолжительность времени, в течение которого происходит развитие анатомических признаков в период преметаморфоза. Гетерохронические эффекты могут возникать также в результате изменения относительной чувствительности отдельных тканей к гормонам. В сущности, изменение реактивности тканей, не сопровождающееся существенными изменениями в системе гипоталамус-гипофиз-щитовидная железа, по-видимому, представляет собой обычный способ. Возможно, что при этом происходит изменение чувствительности отдельных тканей к активности пролактина как гормона роста, а тем самым и к изменению относительных скоростей роста. Возможно также изменение чувствительности тканей к антагонистическим эффектам пролактина и тироксина. Наконец, может изменяться и относительная чувствительность различных тканей к самому тироксину. Например, потребность в более высоких уровнях тироксина может вызвать задержку какого-либо зависящего от тироксина события или даже вовсе исключить его из всей последовательности процессов развития. Действие тироксина на клеточном уровне является сложным, а поэтому вполне возможно, что изменения чувствительности к тироксину связаны с разобщением разного рода тонких процессов, происходящих в клетках. Бакстер и др. (Baxter et al.) рассмотрели действие тироксина на культуру клеток гипофиза. Эти клетки синтезируют пролактин и гормон роста, и тироксин вызывает у них изменения клеточной поверхности и индуцирует синтез гиалуронидазы и гормона роста. Гиалуронидаза синтезируется в клетках хвоста головастика под действием тироксина и участвует в разрушении гиалуроновой кислоты при резорбции хвоста. Параллель с клетками, выращиваемыми в культуре, поразительна.

В процессе развития разные ткани приобретают клеточные рецепторы для тироксина и чувствительность к его действию в разные сроки и реагируют на этот гормон биохимически различными способами. Так, в ответ на введение тироксина ткани хвоста дегенерируют (см., например, работы Beckingham-Smith и Tata), а другие ткани изменяют свои функции. Например, кожа превращается из характерной для личинки в характерную для взрослой особи. Частично это превращение состоит в замене личиночных кератинов кератинами взрослых особей. Как показал Ривс (Reeves), у Xenopus кожа личинок реагирует на тироксин, синтезируя кератиновую мРНК взрослой особи и образуя - путем трансляции этой мРНК - белок, свойственный взрослой особи. Кожа личинки приобретает способность реагировать таким образом на тироксин за 20-24 дня до того, как в результате нормального повышения уровня тироксина запускается синтез «взрослых» кератинов при метаморфозе.

Разобщенность биохимических и морфогенетических процессов, сопровождающих метаморфоз, совершенно очевидная у некоторых неотенических форм, свидетельствует о том, что педоморфоз не сводится к развитию личинок гигантских размеров; неотенические личинки обладают смесью ювенильных признаков и признаков взрослых особей, что может создавать новые эволюционные возможности. Как показал Дучибелла (Ducibella), у аксолотлей, сохраняющих морфологию, характерную для личинок, происходят такие же изменения в свойствах эритроцитов, в сывороточных белках и гемоглобинах, как и у родственных им неотенических видов во время метаморфоза. У других неотенических форм, таких как *Friturus helveticus*, обнаружена более сложная биохимическая ситуация: как установили Карделлини (Cardellini) и его сотрудники, они содержат и личиночные гемоглобины, и гемоглобины, типичные для взрослых особей, проделавших метаморфоз. Как предполагает Дучибелла, поскольку неотенические аксолотли продуцируют небольшие количества тироксина, возможно, что порог чувствительности к тироксину у тканей, ответственных за биохимические изменения, гораздо ниже, чем у тканей, создающих анатомические изменения, характеризующие метаморфоз.

#### **Контрольные вопросы и тесты:**

1. Влияние одной детерминированной ткани на другую недетерминированную, вызывая в ней

новую дифференцировку, называется\_\_\_\_\_.

2. Объясните результат опыта: если головастику в пищу добавлять тироксин, то метаморфоз идет быстрее.

- 1) явление эмбриональной индукции
- 2) гормоны щитовидной железы управляют метаморфозом
- 3) проявление лабильной детерминации
- 4) явление ограничения генетических потенций
- 5) явление неограниченных генетических потенций

3. Значение развития с метаморфозом...

- 1) выше выживаемость особей
- 2) снижает конкуренцию между взрослым организмом и личинкой
- 3) способствует распространению данного вида
- 4) повышается приспособляемость особей
- 5) размножение на стадии личинки

4. Парадоксальное выражение антрополога Болька: «Человек – это половозрелый зародыш обезьяны» указывает на явление...

- 1) гомологию
- 2) параллелизм
- 3) преемственность
- 4) неотению
- 5) аналогию

5. Значение развития с метаморфозом:

- 1) снижение конкуренции
- 2) усиление естественного отбора
- 3) обострение борьбы за выживание
- 4) размножение на стадии личинки
- 5) расселение вида

6. Для майского жука развитие с метаморфозом имеет большое значение...

- 1) на стадии личинки идет размножение
- 2) личиночная стадия позволяет пережить сезонные неблагоприятные условия
- 3) личиночная стадия способствует расширению ареала
- 4) личиночная стадия служит пищей для имаго

## 2.7 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 7 (2ч.)

**Тема: Биологическое старение организма – закономерный процесс.**

**Цель:** углубить и систематизировать знания по вопросам старения организма.

**Ход занятия:**

1. Занятие проходит в форме семинара.

2. Необходимо к занятию подготовить рефераты и сообщения по вопросам:

**Подготовить рефераты на тему:**

1. Введение. Старение и онтогенез
2. Биологические признаки старения на различных уровнях организации живого. Старение у животных, растений и человека. Продолжительность жизни - отражение процесса старения. Противодействие старению
3. Современные теории старения. Теории старения Медавара и Захера.

#### 4. Теории старения Шмальгаузен и Биддера. Проблемы сравнительной геронтологии.

Подготовить сообщения по вопросам:

1. Изучение биологии и жизненных циклов возможно большего числа представителей животного и растительного мира. Разработка точных методов определения возраста основных представителей животного и растительного мира, нахождение критериев старения у изучаемых видов.
2. Выявление стареющих и нестареющих видов животных, растений и микроорганизмов. Выяснение причин отсутствия признаков старости у многих диких видов (или потому, что они не стареют, или потому, что они умирают раньше, чем у них разовьются заметные старческие изменения).
3. Изучение механизмов старения у стареющих видов. Определение зависимости процессов старения от особенностей индивидуального развития, размножения и роста организмов. Изучение эволюции конкретных проявлений процессов старения у определенных групп животных. Выявление связи между работой генетического аппарата живых существ различной высоты организации и процессами старения.
4. Исследование общих и видовоспецифических механизмов старения у организмов, стоящих на различных ступенях эволюционной лестницы.

### 2.8 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 8 (4ч.)

**Тема: Свободноживущие и паразитические простейшие.**

**Цель:** изучить морфологические особенности и жизненные циклы различных представителей простейших

**Материал и оборудование:** методические разработки, таблицы, микроскопы, предметные, покровные стекла, пипетки, готовые микропрепараты.

#### Задание:

1. Изучить устройство микроскопа и правила работы с ним, записать название основных частей.
2. Освоить правила работы с микроскопом на малом, большом и иммерсионном увеличении. Рассмотреть и зарисовать строение нитей марли па малом ( $xS$ ,  $\times 10$ ) и каплю культуры на большом ( $\times 40$ ) увеличении.
3. Рассмотреть на малом и большом увеличении микроскопа препараты амёбы - протей, эвглены зеленой, вольвокса.
4. Зарисовать названных в п.3 простейших, отметить все органоиды и определить функцию каждого.
5. Изучив строение и жизнедеятельность подцарства Простейшие, заполните таблицу 1.
6. На большом увеличении микроскопа рассмотреть микропрепарат мазка крови больного малярией. Найти все стадии развития малярийного плазмодия (молодой, амёбовидный, многоядерный, взрослый шизонты, гамонты).

**Таблица 1 – Характеристика представителей подцарства Простейшие**

Класс	Строение	Питание	Дыхание	Выделение	Размножение
Саркодовые					
Жгутиконосцы					
Кокцидиообразные					
Ресничные (инфузории)					

**Основные термины:** пелликула, сократительная вакуоль, автотрофное питание, гетеротрофное, анигамия, сапрофитное, миксотрофное питание, циноцитоз, фагоцитоз, стигма, зоогамия, анизогамия, гетерогамия, оогамия, копуляции, псевдоподии, хроматофор, половой процесс, пищеварительная вакуоль, спора, природная очаговость, трансмиссивные заболевания, протозойные заболевания, организмы-носители, инвазия, инфекция, патогенность, вирулентность, ундулирующая мембрана, кинетосома, кинетопласт, промастигота, трипаносомоз, кожный и висцеральный лейшманиоз, шизогония, шизонты, мерозоиты, гаметогония, ооциста, спороциста, спорогония, спорозоиты, основной и промежуточный хозяин.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Мамонтов С.Г., Захаров В.Б., Козлова Т.А. Биология. М.: «ИЦ Академия», 2008г.
2. Ярыгин В.Н. Биология в 2-х томах. М.: «Высшая школа», 2010 г.

## 2.9 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 9 (2ч.)

**Тема: Особенности строения и образ жизни свободноживущих и паразитических червей.**

**Цель:** изучить особенности организации плоских червей; особенности внешнего и внутреннего строения трематод в связи с эндопаразитическим образом жизни; жизненные циклы трематод; особенности морфологии и организации систем органов в связи с эндопаразитизмом в кишечнике позвоночных животных.

**Материал и оборудование:** методические разработки, таблицы, микроскопы, готовые гистопрепараты.

### Задание:

1. На малом увеличении рассмотреть тотальный препарат молочной планарии. Зарисовать схему строения систем органов молочной планарии.
2. На малом увеличении рассмотреть тотальные препараты печеночного сосальщика и ланцетовидной двуустки. Рассмотреть системы внутренних органов, изучить их строение.
3. Зарисовать сосальщика со всеми системами органов и схему жизненного цикла. Ознакомиться с разнообразием и морфологическими особенностями дигенетических сосальщиков.
4. Используя таблицы, изучить особенности внутреннего строения и жизненные циклы свиного цепня и эхинококка. Зарисовать головку, незрелые, гермафродитные и зрелые членики бычьего и свиного цепней.
5. Зарисовать схемы жизненного цикла свиного цепня и широкого лентеца.
6. Заполнить таблицу.

## ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ТРЕМАТОД

1. Определение терминов, используемых при описании жизненного цикла трематод  
При описании жизненного цикла трематод употребляются специфические названия различных стадий. Эти термины приведены в таблице 1.

**Таблица 1 Название различных стадий жизненного цикла трематод**

<i>Термин</i>	<i>Определение</i>
Марита	
Мирацидий	
Спороциста	
Дочерняя спороциста	
Редия	
Церкарий	
Адолескарий	
Метацеркарий	
Партениты	
Гетерогония	

## 2. Характеристика жизненных циклов трематод

Жизненные циклы трематод протекают по одинаковой главной схеме, но характеризуются различными вариантами ее осуществления.

**Таблица 2 Возможные пути развития яйца**

<b>Какая стадия производит</b>	<b>Название стадии</b>	<b>Возможные варианты развития</b>	<b>Примеры</b>
марита	яйцо		

**Таблица 3 Возможные пути развития церкария**

Название стадии	Название стадии	Возможные варианты развития	Примеры
спороциста	церкарий		

## 3. Характеристика различных стадий жизненного цикла трематод

Как было показано ранее, жизненный цикл трематод весьма сложен и включает разные стадии, способные к размножению, личиночные стадии, к размножению не способные.

**Таблица 4 Характеристика стадий жизненного цикла трематод, способных к размножению**

<i>Название стадии</i>	<i>Особенности морфологии и биологии</i>	<i>способ размножения</i>
марита		
спороциста		
дочерняя спороциста		
редия		

**Таблица 5 Характеристика личиночных стадий жизненного цикла трематод**

Признаки	Мирацидий	Церкарий
Способность к движению		
Органы, обеспечивающие движение		
Эволюционный статус органов движения		
Питание		

#### 4 Жизненные циклы разных видов трематод

Жизненные циклы разных видов трематод различаются не только по набору и строению стадий жизненного цикла, но и пол набору хозяев (окончательный, первый и второй промежуточные). Жизненные циклы некоторых охарактеризованы в таблице

**Таблица 6 Жизненные циклы некоторых видов трематод**

Вид трематод	Окончат. хозяин	Локализация мариты	Первый промежут. хозяин	Где инцистируется церкарий	Второй промежут. хозяин	Путь заражения окончат. хозяина
<i>Fasmola hepatica</i>						
<i>Opisthorchis feltoeus</i>						
<i>Dicrocoelium lanceatum</i>						
<i>Schistosoma haematobium</i>						

**Основные термины:** билатеральная симметрия, мезодерма, кожномускульный мешок, ортогон, протонефридии, мерцательные клетки, желточники, партеногенез, мирадиций, спороциста, редия, церкария,adolескарий, метацеркарий, марина, гетерогония, фасциолез, описторхоз, шистосоматоз, половой диморфизм, сколекс, шейка, проглоттиды, ботрии, стробила, финна, финнозное мясо, вооруженный и невооруженный цепень.

#### Ход работы:

1. Ознакомьтесь с краткой теорией.
2. Согласно описанию проведите вскрытие свиной аскариды.
3. Зарисуйте вскрытую аскариду. На рисунке должны быть обозначены: 1) рот; 2) кишечник; 3) выделительные каналы; 4) нервный ствол; 5) части половой системы самки (яичники, яйцеводы, матки, влагалище).

**Внешнее строение аскариды свиной (*Ascaris suum*).** Половозрелая свиная аскарида по внешнему и внутреннему строению чрезвычайно сходна с аскаридой человеческой, а потому является удобным объектом для изучения на лабораторных занятиях.

Тело аскариды имеет цилиндрическую форму, заострено на переднем и заднем концах; длина тела самки 30-40 см, самца – 15-25 см.

Сначала определите пол паразита. Отличительным признаком самца служит задний конец тела, загнутый на брюшную сторону.

У самки на границе передней трети тела можно видеть узкий кольцевидный желобок (рис. 69). На брюшной стороне в желобке расположено наружное половое отверстие (его следует рассмотреть с помощью ручной лупы). Определение центральной стороны тела паразита, а также переднего и заднего конца тела очень важно для последующего вскрытия. Боковые стороны найти легче. По боковым сторонам вдоль тела от переднего конца до заднего просвечивают выделительные каналы в виде двух тонких темных полос.

**Внутренне строение аскариды.** Изучение внутреннего строения вскрытой аскариды начните с пищеварительной системы. В передней части тела аскариды найдите короткий пищевод в виде плотной трубы беловатого цвета. За ним следует кишечник, сплющенный в виде ленты буроватой окраски.

Кишечник оплетают закрученные в клубки трубочки белого цвета неодинакового диаметра; это различные отделы половой системы.

На внутренней стороне кожно-мускульного мешка найдите боковые валики гиподермы с проходящими в них каналами выделительной системы. Валики имеют вид двух тонких продольных полос, идущих от переднего до заднего конца тела; они выделяются на окружающем фоне более темной окраской.

С помощью препаровальных игл осторожно распутайте клубок трубок половой системы. У самки найдите яичники, яйцеводы, матки и влагалище. Сначала найдите начальные отделы половой системы – яичники, которые представлены наиболее тонкими нитевидными трубочками, слепо заканчивающимися. Яичников у аскариды только два, но вследствие значительной длины они настолько переплетаются, что выделить каждый из них не представляется возможным. Затем найдите трубкообразные яйцеводы, которые отличаются от яичников несколько большим диаметром; на уровне задней четверти длины тела яйцеводы переходят в маточные отделы. Матки найти легко, они имеют наибольший диаметр и тянутся по центральной стороне параллельно друг другу от заднего конца тела к переднему. На уровне передней трети тела обе матки соединяются в непарное короткое влагалище, открывающееся наружным половым отверстием на брюшной стороне.

При вскрытии самца соответственно найдите семенник, семяпровод и семязвергательный канал.

После изучения половой системы ОСТОРОЖНО отведите половые трубы в сторону (за пределы тела), затем удалите часть кишечника и тогда под ним увидите брюшной нервный ствол в виде тонкой нити беловатого цвета. Нервный ствол тянется вдоль и внутри центрального гиподермального валика.

### **Вскрытие свиной аскариды**

Положите аскариду брюшной (!) стороной книзу в ванночку, залитую воском. Передний и задний конец тела фиксируйте с помощью булавок. При прокалывании аскариды булавками и последующем вскрытии соблюдайте осторожность, поскольку в теле аскариды находится полостная жидкость под большим давлением. При неосторожном вскрытии она может брызнуть в лицо.

Для вскрытия используйте препаровальные иглы и глазные ножницы. Разрез обязательно (!) следует вести в направлении от заднего конца тела к переднему, иначе можно повредить внутренние органы, сосредоточенные в передней половине тела. При рассечении кожно-мускульного мешка не следует глубоко погружать в ткани препаровальные иглы. В противном случае можно повредить целостность внутренних органов.

Сделав разрез, прикрепите края стенки кожно-мускульного мешка булавками к дну ванночки (булавки ставят в шахматном порядке).

Если аскарида зафиксирована в формалине, то налейте в ванночку немножко воды из колбы, чтобы уменьшить ломкость тканей.

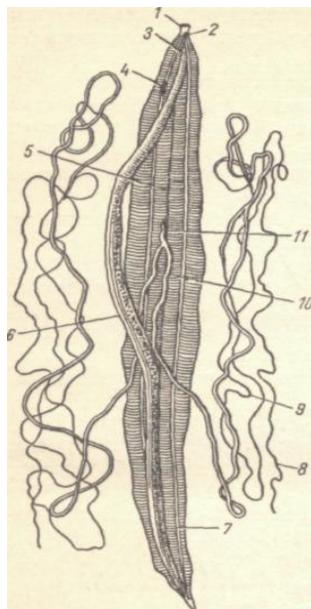


Рис. 1 Внутреннее строение аскариды (самка).

1 – губы; 2 – глотка; 3 – пищевод; 4 – фагоцитарные клетки; 5 – брюшной нервный ствол; 6 – средняя кишка;  
7 – выделительный канал; 8 – яичник; 9 – яйцевод; 10 – матка; 11 – влагалище.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Мамонтов С.Г., Захаров В.Б., Козлова Т.А. Биология. М.: «ИЦ Академия», 2008г.
2. Ярыгин В.Н. Биология в 2-х томах. М.: «Высшая школа», 2010 г.

## 2.10 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 10 (4ч.)

**Тема: Особенности строения и образ жизни представителей класса рыб и земноводных.**

**Цель занятия:** Изучить особенности внешнего и внутреннего строения рыб и земноводных, указав на особенности структуры и регуляции физиологических функций организма как пути адаптации его к условиям среды; отметить черты сходства и различия хрящевых и костных рыб; научиться идентифицировать представителей различных отрядов (Бесхвостые, Хвостатые, Безногие) класса Амфибии; обосновать их эволюционное и медицинское значение.

**Наглядные пособия и оборудование:** 1. Методические разработки, таблицы: систематика типа хордовых; «Скелет акулы», «Череп акулы», «Скелет конечностей и их поясов», «Скелет костистой рыбы», «Строение туловищного и хвостового позвонков», «Схема строения черепа и рисунок черепа костистой рыбы», «Скелет конечностей и их поясов», строение лягушки; развитие лягушки; схема кровеносной системы амфибий. 2. Макропрепараты: вскрытая лягушка, органы дыхания и пищеварения лягушки; головной мозг лягушки, мочеполовая система лягушки (самец и самка). Скелет лягушки. 3. Раздаточный материал: лягушки, усыпленные эфиром. 4. Набор инструментов: ножницы обычные, глазные, пинцеты глазные, булавки, препаровальные иглы, ванночки для вскрытия.

## ЗАДАНИЕ:

1. Ознакомьтесь с краткой теорией, посвященной строению хрящевых и костных рыб,

особенностям строения земноводных.

2. Зарисуйте: 1) череп хрящевой и костной рыбы (вид сбоку); 2) плечевой пояс со скелетом грудного плавника; 3) тазовый пояс со скелетом брюшного плавника.

3. Зарисовать в альбоме схему кровеносной системы амфибий.

4. Ответить на тестовые вопросы исходного и итогового контроля.

### Краткая теория

**Скелет хрящевых рыб. Вводные замечания.** Скелет хрящевых рыб образован хрящевой тканью и разделяется на следующие отделы: осевой скелет, включающий мозговую часть черепа и позвоночника, висцеральный скелет, скелет парных конечностей (плавников) и их пояса, скелет непарных плавников. У хрящевых рыб по сравнению с круглоротыми скелет более совершенный. Мозговой череп у них более прочный, имеет не только дно и бока, образованные слиянием капсул органов чувств с дном, но и почти полностью сформированную крышу. В последней сохраняется лишь широкое отверстие – фонтанель, прикрытая соединительно-тканной пленкой. Появляется позвоночный столб, который почти полностью вытесняет хорду. Висцеральный скелет более дифференцирован: помимо расчлененных жаберных дуг обособляются челюстная и подъязычная дуги.

**Строение осевого скелета.** Осевой скелет представлен мозговой частью черепа и позвоночником, образованным хрящевыми позвонками. Хорда в значительной степени редуцирована. Она сохраняется в виде относительно тонкого тяжа, пронизывающего тела позвонков и расширяющегося в местах соединения двух соседних позвонков.

**Позвоночник.** Позвоночник подразделяется на два отдела: *туловищный* и *хвостовой*. Позвоночник акулы прочно соченен с затылочным отделом мозгового черепа и от затылочной части черепа продолжается до конца хвоста, заходя в его верхнюю лопасть.

Каждый позвонок состоит из тела позвонка, имеющего цилиндрическую форму. Передняя и задняя поверхности тела позвонка вогнуты. Такие позвонки называются двояковогнутыми, или амфицельными. Пространство, образованное вогнутыми поверхностями тел соседних позвонков, заполнено хордой.

В центре тел позвонков имеется узкий сквозной продольный канал, также заполненный хордой. Каждый туловищный позвонок состоит из тела позвонка, верхней и нижней дут. От верхнебоковых поверхностей тел позвонков отходят парные выросты, вверху смыкающиеся друг с другом и образующие верхние дуги. В местах соединения соседних позвонков между верхними дугами имеются хрящевые вставочные пластинки. В спинномозговом канале, образованном верхними дугами и вставочными пластинками, располагается спинной мозг. Нижние дуги позвонков туловищного отдела коротки, и образуют короткие поперечные отростки, к которым причленяются очень короткие хрящевые ребра. Нижние дуги позвонков хвостового отдела смыкаются и образуют гемальный канал, в котором располагаются хвостовые артерии и вены.

**Череп.** Череп акулы состоит из двух отделов: *осевого (мозгового)* черепа, или мозговой коробки, и *висцерального* – скелета ротового и жаберного аппаратов.

#### ХОД РАБОТЫ:

Содержание. 1. Изучение внешнего строения лягушки. 2. Вскрытие и изучение внутреннего строения лягушки. 3. Изучение кровеносной системы лягушки.

**Внешнее строение лягушки (*Rana temporaria*).** Голова лягушки, имеющая треугольную форму, постепенно переходит в короткое и широкое туловище. Шейный отдел не выражен, но благодаря наличию *одного шейного позвонка* голова обладает некоторой подвижностью (определите, в какой плоскости).

Потрогайте кожу: она влажная от покрывающей ее слизи, мягкая, не имеет чешуйчатого покрова.

Найдите на голове выпуклые глаза, снабженные веками и мигательной перепонкой. Кпереди от глаз найдите ноздри, а позади глаз – отверстие среднего уха, затянутое барабанной перепонкой.

Затем раскройте лягушке рот и рассмотрите хоаны и отверстия слуховых труб (в верхних углах ротовой полости). Проведите пальцем по челюстям и небу – это поможет обнаружить зубы амфибий. Возьмите пинцетом язык и познакомьтесь с особенностями его прикрепления. Рассмотрите передние и задние конечности. Передние конечности имеют только четыре пальца, задние – пять, между пальцами натянута перепонка.

Отличительным внешним признаком самцов служит строение большого пальца передней конечности, на котором находится утолщение, или «мозоль».

**Вскрытие лягушки.** Усыпленную эфиром (или хлороформом) лягушку положите в ванночку для вскрытия брюшной стороной вверх и зафиксируйте булавками конечности.

Пинцетом приподнимите кожу в нижней части живота и ножницами сделайте сначала небольшой поперечный разрез, затем разрез кожи по средней линии живота до нижней челюсти. На уровне передних конечностей сделайте второй поперечный разрез в обе стороны и отверните кожные лоскуты, приковав их булавками. Обратите внимание на многочисленные разветвления кровеносных сосудов в коже.

После этого сделайте разрезы мышечной стенки: сначала поперечный разрез внизу живота, затем продольный – по средней линии, до грудины. Грудину осторожно приподнимите пинцетом и отделите от подлежащих тканей, затем осторожно перережьте ее и доведите разрез до нижней челюсти. Сейчас же за грудиной сделайте разрезы вправо и влево; отведите мышечные лоскуты в стороны, так же как кожные, и изучите внутреннее строение.

**Внутреннее строение лягушки.** Прежде всего найдите сердце треугольной формы, лежащее за грудиной. Обычно оно продолжает сокращаться. Найдите темно-красные предсердия и более бледный желудочек, образующий вершину треугольника. Рассмотрите сосуды, выходящие из сердца.

По бокам и позади сердца найдите легочные мешки (их легко узнать по ячеистому строению) и осторожно вытяните пинцетом. Воздухоносные пути – трахея и бронхи – у амфибий не дифференцированы, что можно наглядно увидеть на макропрепарate органов дыхания и пищеварения лягушки.

Затем рассмотрите пищеварительную систему. Найдите желудок (наиболее широкий отдел), который, постепенно суживаясь, переходит в двенадцатиперстную кишку. Последняя образует петлю, в брыжейке которой видна поджелудочная железа желтоватого цвета. Двенадцатиперстная кишка переходит в тонкую кишку, свернутую в петли. Тонкая кишка впадает в резко расширенную толстую кишку. Осторожно перережьте глазными ножницами брыжейку кишечника и расправьте его по всей длине. Сравните длину тонкого и толстого кишечника, а также соотношение длины всего кишечника и тела лягушки. После этого сравните соотношение длины кишечника и тела у рыб и амфибий, а также степень дифференцировки пищеварительной трубы у этих двух классов.

Затем рассмотрите половую систему самца и самки. Половая система самца устроена просто. При вскрытии самца следует отодвинуть кишечник в сторону, за пределы тела. После этого можно видеть семенники, расположенные по бокам позвоночника. Они имеют вид желто-серых бобовидных тел. На верхнем полюсе каждой половой железы увидите жировое тело ярко-оранжевого цвета. Семяпроводы отсутствуют.

Половая система самок устроена значительно сложнее и в зависимости от того, произошло икрометание или нет, выглядит по-разному.

У самок, у которых не произошло икрометания, в середине полости тела увидите два крупных зернистых яичника в виде мешков черно-серого цвета, заполненных яйцеклетками. В боковых частях полости тела, справа и слева от пищеварительной системы, найдите яйцеводы, имеющие вид длинных, сильно извитых, полупрозрачных

трубок. Перережьте с одной стороны брыжейку яйцевода глазными ножницами, вынесите его за пределы тела и расправьте. Обратите внимание, что начало яйцевода (воронка) расположено на уровне легких. Найдите конечный отдел яйцевода, впадающий в нижний отдел толстой кишки, и обратите внимание на его диаметр и истонченность стенок. Он получил название «маточный» отдел, поскольку здесь скапливаются все яйцеклетки перед выметыванием их наружу. У некоторых лягушек часть яйцеклеток уже перешла из яичников в яйцеводы и скопилась в «маточном» отделе, но яичники еще содержат много половых клеток. У отдельных лягушек все яйцеклетки перешли из яичника в «маточный» отдел яйцевода; в этом случае яичники атрофируются и имеют вид спавшихся зеленоватых выростов небольшого размера. Яйцеводы, за исключением «маточных» отделов, также слегка атрофируются. И, наконец, если лягушка выметала икру, то атрофируются не только яичники, но и яйцеводы. Степень атрофии зависит от срока, прошедшего со временем икрометания.

Найдите орган выделения лягушки – почки. Для этого необходимо отвести кишечник, а у самца отвести и семенники в сторону. Почки лежат по бокам позвоночника в виде узких уплощенных лент темно-красного цвета. От почек начинаются протоки, по которым моча поступает в мочевой пузырь, а затем – в клоаку.

Зарисуйте внешнее и внутреннее строение лягушки. На рисунке должны быть обозначены: 1) сердце; 2) легкие; 3) желудок; 4) двенадцатиперстная кишка; 5) тонкий кишечник; 6) толстый кишечник; 7) печень; 8) поджелудочная железа; 9) клоака; 10) яичники и яйцеводы (у самки); 11) семенники (у самца); 12) мочеполовой проток (у самца); 13) почки; 14) мочевой пузырь.

**Кровеносная система лягушки.** Изучите по таблице или рисунку из методического пособия. Сравните с кровеносной системой рыб. Сделайте рисунок кровеносной системой.

#### **Тесты и вопросы для самопроверки:**

##### **Тесты:**

1. Назовите прогрессивные изменения скелета:

- а) появление шейного отдела позвоночника (один позвонок);
- б) появление пятипалых конечностей; в) появление крестцового позвонка;
- г) большая степень дифференцировки позвоночника.

2. Назовите органы дыхания амфибий:

- а) жабры; б) кожные покровы; в) легкие; г) альвеолы.

3. Назовите отделы органа слуха лягушки:

- а) внутреннее ухо; б) среднее ухо;
- в) наружная ушная раковина; г) наружный слуховой проход.

4. Сколько камер в сердце амфибий: а) 1; б) 2; в) 3; г) 4.

5. Какой тип почек у амфибий: а) головная;

б) предпочка; в) туловищная; г) тазовая.

##### **Вопросы:**

1. Какую группу рыб считают предками земноводных (а) и почему: б, в, г.

2. Назовите изменения в строении органа слуха у амфибий: а.

3. Перечислите компоненты среднего уха: а, б, в; г) его функцию.

4. Какие почки закладываются у амфибий: а, б; в) какие функционируют во взрослом состоянии.

5. Перечислите отделы мозга лягушки: а, б, в, г, д.

6. Назовите прогрессивные изменения в скелете земноводных: а, б, в.

## **ЛИТЕРАТУРА**

1. Мамонтов С.Г., Захаров В.Б., Козлова Т.А. Биология. М.: «ИЦ Академия», 2008г.
2. Ярыгин В.Н. Биология в 2-х томах. М.: «Высшая школа», 2010 г.

### **2.11 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 11 (2ч.)**

**Тема: Характерные особенности строения и образ жизни млекопитающих (Mammalia).**

**Цель:** изучить особенности организации и образа жизни млекопитающих, отметив черты более сложного и прогрессивного строения, выявить ароморфозы, идиоадаптации, позволившие занять млекопитающим определённое место в экосистеме.

**Оборудование:** 1. Таблицы: систематика позвоночных, внутреннее строение кролика, схема кровеносной системы млекопитающих, головной мозг различных позвоночных. 2. Макропрепараты: скелет кошки. 3. Гистопрепараты: почка крысы, семенник крысы, яичник кошки, вкусовые сосочки языка кролика, зародыш крысы.

**Ход занятия:**

1. Ответить на вопросы входного контроля.
2. Устные сообщения по пройденной теме с использованием мультимедийной установки.
3. Изучите предложенные макро- и микропрепараты, сделайте схематичные рисунки различных форм желудков млекопитающих, нефронов млекопитающих.
4. Выполните задания для самопроверки и закрепления материала.

**Контрольные термины и понятия:** гомойотермия, эпидермис, собственно кожа (кутикс), автотомия (аутотомия), пуховые волосы, остьевые волосы, вибриссы, щетины, иглы, феромоны, диафрагма, молоточек, наковальня, стремя, парнокопытные, непарнокопытные, предротовая полость (преддверие рта), защёчные мешки, гетеродонты, резцы (incisivi), клыки (canini), предкоренные (praemolares), коренные (molares), зубная формула, рубец, сетка, книжка, сычуг, метаболическая вода, кора переднего мозга, борозды коры, тазовые почки, нефронт, боуменовская капсула, мальпигиев клубочек, фильтрация, первичная моча, реабсорбция, проксимальный извитой каналец, петля Генле, дистальный извитой каналец, собирательные трубочки, почечные сосочки, лоханка почки, мочевина, мочеточник, мочевой пузырь, мочевой синус, мочеиспускательный канал, мошонка, паховый канал, придаточные половые железы, воронка яйцевода, фаллопиевые трубы (яйцеводы, маточные трубы), рога матки, двойная матка, двураздельная матка, двурогая матка, простая матка, плацента (детское место), аллантоис, серозная оболочка, хорион.

## **Задание для самопроверки и закрепления материала:**

<b>ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ</b>	
• ..... <i>покров</i>	• Внутриутробное развитие в .....
• ..... <i>сердце</i>	• Вскрмливание детенышшей .....
• ..... <i>дыхание</i>	• ..... <i>температура тела</i>
• Высокоразвитая центральная нервная система с ... <i>полушарий</i>	

### **2. Многообразие млекопитающих:**

#### **МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (4тыс. видов)**

Подкласс Яйцекладущие или Первозвани  
Отряд:

Подкласс Плацентарные

Отряды:

Подкласс Сумчатые

Представители:

### **3. Особенности строения кожных покровов:**

Кожа млекопитающих состоит из 2-х слоёв:

Функция волос:

Роговые производные эпидермиса кожи:

Кожные железы:

### **4. Особенности опорно-двигательной системы:**

- череп соченен с позвоночником ... суставами (мышцами),
- шейный отдел состоит из ... позвонков,
- крестцовые позвонки срастаются в одну кость – ...,
- вороньи кости исчезают, срастаюсь с ...,
- исходная конечность ..., но может уменьшаться до 1–2 пальцев (копытные).

### **5. Особенности пищеварительной системы млекопитающих:**

- имеются губы, функция:.....;
- зубы дифференцированы на ..... , располагаются в специальных лунках, функция:.....;
- характерны зубы (молочные и постоянные);
- слюна содержит пищеварительные ферменты, функция:.....;
- на границе тонкого и толстого кишечника располагается слепой вырост – ....., функция:.....;
- кишечник заканчивается .....

### **6. Дыхательная система:**

- Бронхи сильно ветвятся, переходят в бронхиолы, а те в свою очередь, заканчиваются гроздьями .....

- Механизм дыхания ..... – за счёт работы межреберных мышц и .....

### **7. Кровеносная система:**

- эритроциты ....., заполнены гемоглобином;
- .....камерное сердце;
- ..... круга кровообращения, в которых артериальная и венозная кровь полностью разделена.

- большой круг начинается в..... от которого отходит левая дуга ....., а заканчивается в правом предсердии двумя полыми венами.
- малый круг начинается в ..... и, пройдя через легкие, заканчивается в левом.....

### **8. Выделительная система:**

- органы выделения – ..... **почки**, в которых процесс образования мочи идет в две стадии: 1..... и 2....., имеется петля **Генле**, для всасывания воды;
- конечный продукт обмена азота — **мочевина**.

### **9. Нервная система:**

- сильно развиты большие полушария переднего мозга и мозжечка;
- сверху они покрыты.... Она является центром высшей нервной деятельности (осуществляется на основе условных рефлексов и способствует лучшему приспособлению к окружающей среде);
- от головного мозга отходят .... пар черепно-мозговых нервов, идущие к мышцам головы, органам чувств и внутренним органам.

### **10. Органы чувств:**

- имеется ..... **ухо** (ушная раковина и наружный слуховой проход);
- в среднем ухе расположены три **слуховые косточки** (....., ..... и .....);
- обоняние хорошо развито;
- органы осязания – ..... (чувствительные волоски на голове).

### **11. Половая система. Размножение и развитие:**

- половые железы парные (семенники и яичники); оплодотворение внутреннее (в яйцеводах самки);
- зародыш развивается в .....;
- наружная оболочка плода срастается со стенкой матки, образуя ....., через которую происходит газообмен, дыхание и выделение продуктов обмена зародыша;
- родившихся детенышей мать кормит .....

### **Происхождение**

Произошли от примитивных, мало специализированных **зверозубых рептилий** в триасе (230 млн. лет назад). Первые млекопитающие были яйцекладущими, затем возникли сумчатые виды, и в конце мезозойской эры – плацентарные.

### **ЛИТЕРАТУРА:**

1. Мамонтов С.Г., Захаров В.Б., Козлова Т.А. Биология. М.: «ИЦ Академия», 2008г.
2. Ярыгин В.Н. Биология в 2-х томах. М.: «Высшая школа», 2010 г.

## **2.12 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 12 (2 ч. )**

**Тема: Формирование эволюционной идеи. Эволюционная концепция Ж.Б.Ламарка.**

**Цель:** Выработать представление об учении Ж.Б.Ламарка как о первой научной эволюционной теории.

Занятия проводятся в виде семинара. Каждый студент знакомится со всеми темами рефератов и детально разрабатывает одну из них, основываясь на рекомендованной литературе и требованиях к исходному уровню знаний, изложенных в методической разработке. На занятии преподаватель в вводном слове раскрывает цель семинара. Далее студенты делают 8-10-минутные доклады. После этого доклады обсуждаются и дополняются остальными студентами. Преподаватель обобщает материалы докладов. Оценка занятия зависит от качества докладов и активности студентов при их обсуждении.

Рефераты должны быть оформлены следующим образом.

1. Титульный лист с указанием фамилии, имени и отчества студента, номера группы, факультета; фамилии, имени и отчества куратора темы (преподавателя).
2. План реферата (первая страница).
3. Изложение материала соответственно плану.
4. Список используемой литературы.

При изучении данной темы студенты знакомятся с историей формирования материалистического понимания происхождения жизни и ее развития и получают знания, необходимые для современного понимания учения об эволюции органического мира с позиций диалектического материализма.

**Задание для самоподготовки:**

**I. Эволюционная концепция Ж. Б. Ламарка:**

- 1.1 Представление Ламарка о причинах эволюции:
  - 1.1.1 «Закон прямого приспособления»,
  - 1.1.2 «Закон упражнения и неупражнения органов»,
  - 1.2.3 «Закон наследования приобретенных признаков»).
- 1.2 Представление Ламарка о виде.
- 1.3 Оценка эволюционной концепции Ламарка.

На основе знаний основных положений эволюционной теории Ч. Дарвина и рекомендованной литературы студент должен:

- 1) оценивать основные положения первой эволюционной теории Ж. Б. Ламарка с методологической и естественнонаучной точек зрения;
- 2) раскрыть прогрессивный характер и значение для развития естествознания теории Ж. Б. Ламарка;

## **2.13 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 13 (2ч.)**

**Тема: «Факторы и движущие силы эволюции согласно СТЭ».**

**Цель:** сформировать понятие изменчивости как всеобщего свойства живых систем, изучить природу этого свойства, связав с полученными знаниями из соответствующих разделов генетики. Указать связь изменчивости с эволюционным процессом. Сформировать понятие миграции и изоляции как свойства вида и основного этапа процесса видообразования. Изучить виды естественного отбора, отметив творческий характер данной причины эволюционного процесса.

**Оборудование:** 1. Таблицы, слайды, руководство к лабораторному занятию.

### **1. Изменчивость как фактор эволюции**

**Ход занятия:**

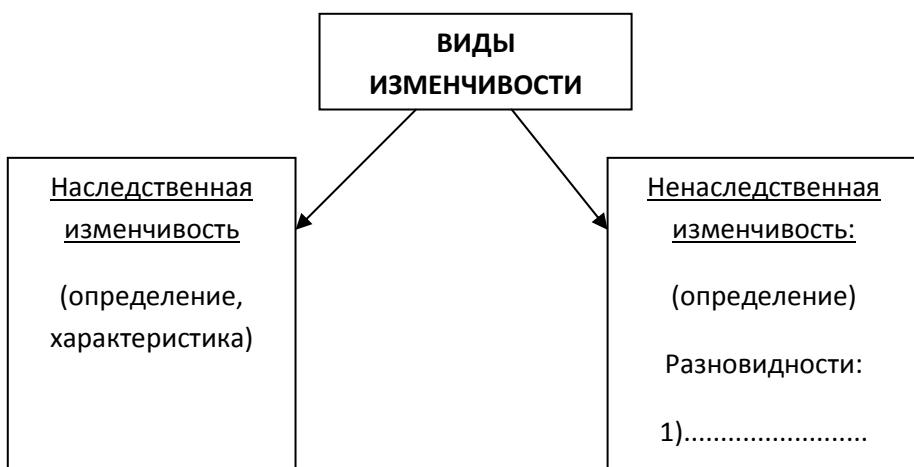
1. Ответить на вопросы входного контроля.
2. Устные сообщения, доклады по данной теме с использованием мультимедийной установки.
3. Выполните задания для самопроверки и закрепления материала.
4. Сформулируйте заключение, отметив сходство и принципиальное различие мутационной и модификационной изменчивости.
5. Сделайте вывод относительно роли среды в эволюционном процессе.

**Задания для самопроверки и закрепления материала:**

1. Наследственностью называется...
2. Причины подобия потомства своим предкам заключаются в...

3. Изменчивостью называют...

4. Заполните схему:



5. Ответьте на вопросы (письменно):

- 1) В чём проявляется связь модификационной изменчивости с генотипом?
- 2) Все ли модификации адаптивны?
- 3) Затрагивают ли модификационные изменения генотип?
- 4) Значение модификация для эволюционного процесса.
- 5) Виды мутаций.

Почему точковые мутации имеют первостепенное значение для эволюционного процесса?

## 2. Миграция и изоляция как фактор эволюции.

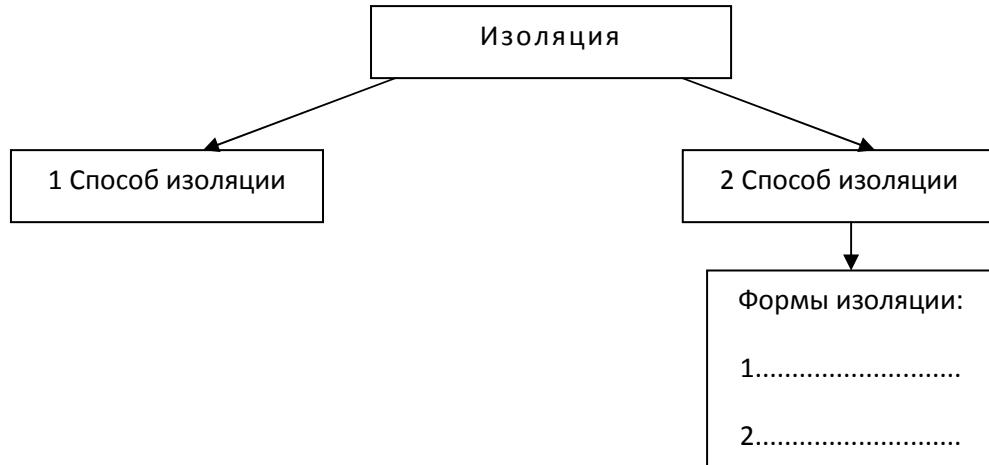
### Ход занятия:

1. Ответить на вопросы входного контроля.
2. Устные сообщения, доклады по данной теме с использованием мультимедийной установки.
3. Выполните задания для самопроверки и закрепления материала.
4. Сделайте заключение, отметив значение миграции и изоляции в поддержании целостности вида как надорганизменной живой системы.
5. Сформулируйте вывод относительно роли миграции и изоляции в видообразовании.

**Контрольные термины и понятия:** предпосылки или элементарные факторы эволюции, наследственная (индивидуальная) изменчивость, модификационная (групповая, ненаследственная) изменчивость, генотип, фенотип, фенотипическая, генотипическая, паратипическая изменчивость; мутационная, рекомбинационная (комбинативная) изменчивость, генные (точковые), хромосомные, геномные мутации; кроссинговер, независимое перераспределение хромосом при гаметогенезе, вредные, нейтральные, полезные мутации; норма реакции генотипа, адаптации, морфозы, модификационный полиморфизм, поток генов, интродукция генов, гибридная зона, «принцип основателя», инбридинг, географический способ изоляции, биологический способ изоляции, экологическая форма изоляции, морфофункциональная форма изоляции, этологическая форма изоляции, генетическая форма изоляции, панмиксия, селективное скрещивание, положительное ассортативное скрещивание (гомогамия), отрицательное ассортативное скрещивание (гетерогамия).

### Задания для самопроверки и закрепления материала:

1. Дополни схему текстом:



2. Значение изоляции в видообразовании.
3. Определение миграции.
4. Роль миграции в изменении генетического состава популяции (поток генов, интроверсия генов).
5. Значение интроверсивной гибридизации.
6. Принцип «основателя» и его роль в эволюционном процессе.
7. Значение миграции в поддержании устойчивости вида.
8. Сделайте заключение и вывод.

### **3. Виды естественного отбора.**

#### **Ход занятия:**

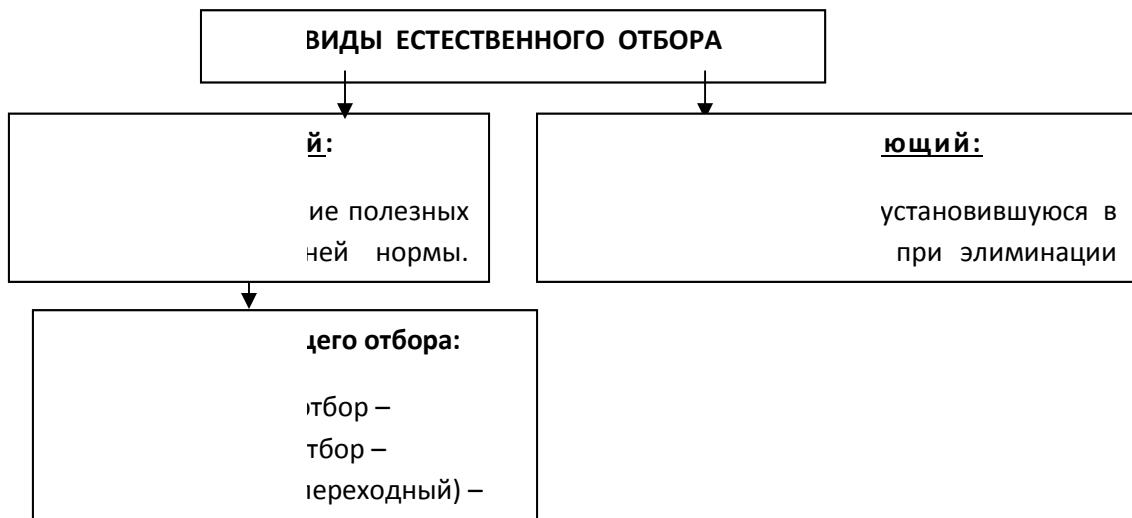
1. Ответить на вопросы входного контроля.
2. Устные сообщения, доклады по данной теме с использованием мультимедийной установки.
3. Выполните задания для самопроверки и закрепления материала.
4. Сделайте заключение, отметив принципиальное отличие разных видов естественного отбора
5. Сформулируйте вывод относительно противоположно направленного действия и противоположного значения для эволюционного процесса движущего и стабилизирующего отбора (внутренне противоречивая природа отбора).

**Контрольные термины и понятия:** поток генов, интроверсия генов, гибридная зона, «принцип основателя», инбридинг, географический способ изоляции, биологический способ изоляции, экологическая форма изоляции, морфофункциональная форма изоляции, этологическая форма изоляции, генетическая форма изоляции, панмиксия, селективное скрещивание, положительное ассортативное скрещивание (гомогамия), отрицательное ассортативное скрещивание (гетерогамия), движущий, стабилизирующий, направленный, диструктивный, транзитивный (переходный) отбор; «средняя норма», количественный и качественный признаки; фенотипическое проявление признака, адаптации, дивергенция, внутривидовой полиморфизм, элиминация.

#### **Задания для самопроверки и закрепления материала:**

*Естественным отбором называют процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными в данных условиях наследственными изменениями.*

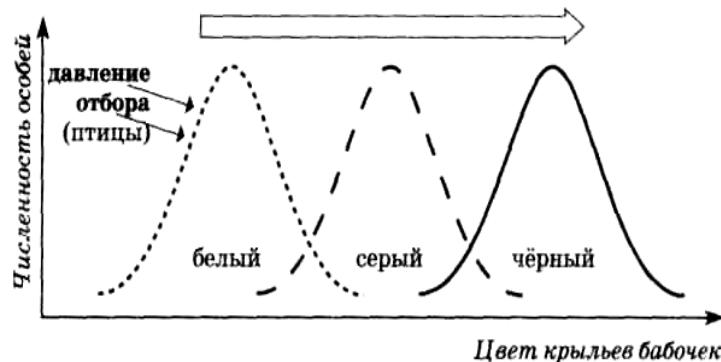
1. Перенесите данную схему в тетрадь, впишите краткую характеристику каждой форме движущего отбора.



2. Опишите последовательность событий движущего отбора на примере индустримального меланизма бабочки берёзовая пяденица.

3. Изменение цвета крыльев бабочки берёзовой пяденицы в связи с загрязнением окружающей среды можно проиллюстрировать следующим графиком:

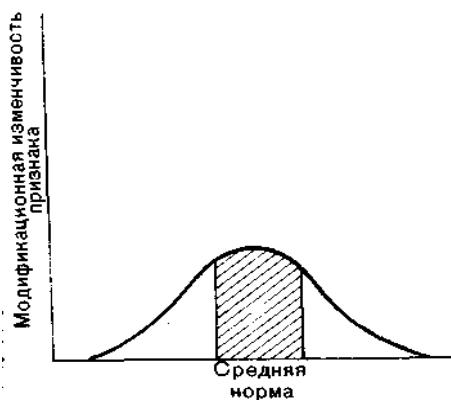
Рис. 1.



Напишите пояснение приведённому графику.

4. Какой вид естественного отбора иллюстрирует приведённый график?

Рис. 2. Модификационная изменчивость и её средняя норма (кривая Гаусса)



**5. Примеры стабилизирующего отбора:**

- 1) Гаттерия, кистепёрые рыбы – практически не изменились, т. К. условия жизни этих животных были стабильными на протяжении миллионов лет.
- 2) Длина шеи у жирафов не менялась на протяжении 5 миллионов лет, т.к. уменьшение длины шеи не позволит им доставать до листьев на высоких деревьях.
- 3) Приведите свой пример проявления стабилизирующего отбора.

**6. Пример дизруптивного отбора:**

- 1) Возникновение бескрылых и длиннокрылых насекомых на мелких океанических островах. Насекомых с нормальными крыльями уносило ветром в океан. Выжили насекомые, которые не имели крыльев и насекомые с длинными и мощными крыльями, позволяющие им возвращаться обратно на остров.
- 2) Приведите свой пример проявления дизруптивного отбора.

## **2.14 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 14 (2ч.)**

**Тема:** «Адаптации как результат эволюции. Адаптациогенез».

**Цель:** изучить типы адаптаций, подчеркнув относительный характер их.

**Оборудование:** таблицы, слайды, руководство к лабораторному занятию.

**Ход занятия:**

1. Ответить на вопросы входного контроля.
2. Устные сообщения, доклады по данной теме с использованием мультимедийной установки.
3. Выпишите определения адаптаций и адаптациогенеза, выполните задания для самопроверки и закрепления материала.
4. Сделайте заключение относительно природы адаптаций, свяжите предел адаптаций с нормой реакции. Отметьте тот факт, что эволюция адаптаций не может быть безграничной, она зависит не только от природы адаптаций, но и от внешних условий.
5. Сформулируйте вывод, указывающий на роль адаптаций в образовании новых видов, и свяжите адаптациогенез с прогрессивной эволюцией.

**Контрольные термины и понятия:** адаптации, адаптациогенез, жизнеспособность, конкурентоспособность, фертильность, покровительственная (криптическая) окраска, предостерегающая (апосематическая) окраска, маскировка, мимикрия, конгруэнции; репродуктивная, трофическая, конституциональная кооперации; внутривидовой полиморфизм.

### **Краткая теория:**

Сущность дарвинизма составляет положение, что эволюция есть процесс создания новых и усовершенствования уже приобретенных приспособлений.

Понятие **адаптация** означает способность организмов существовать и оставлять потомство в данной среде. Адаптация характеризуется жизнеспособностью, конкурентоспособностью, фертильностью организмов.

**Жизнеспособен** такой организм, который нормально развивается в типичной для него среде, т. Е. организм, генотип которого не подвергается существенным изменениям. Мутации же, как правило, снижают жизнеспособность, что может наблюдаться на всех стадиях онтогенеза (раннем и молодом возрасте, на стадии половой зрелости), и могут быть вообще летальными.

**Конкурентоспособность** – это способность организмов выдерживать борьбу за самые различные средства жизни (пищу, места обитания и размножения, партнера для спаривания и т. Д.). Адаптивными в данном случае будут организмы, успешно выдержавшие конкуренцию за средства жизни. Организм может быть жизнеустойчивым, но не конкурентоспособным. Известны случаи, когда заболевшие или ослабленные голодом животные выхаживаются человеком, в то время как в природных условиях они неминуемо погибли.

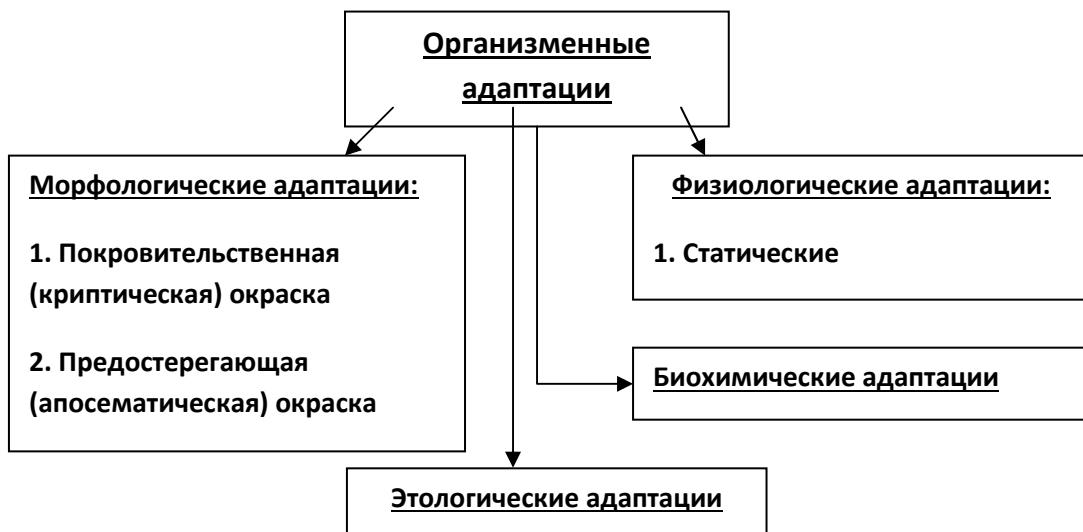
**Фертильность** – способность особей к нормальному размножению – решающее условие существования вида.

Все три компонента приспособленности составляют в совокупности исторически выработанную отбором адаптивную норму реакции, т. Е. являются результатом эволюции. Итак, любая адаптация – это **результат** эволюции.

**Эволюция адаптаций (адаптационез)** заключается в историческом изменении нормы реакции отдельного генотипа, так и вида в целом.

#### **Задания для самопроверки и закрепления материала:**

1. Перенесите данную схему в тетрадь, приведите примеры по каждому виду адаптаций.



2. Перенесите данную схему в тетрадь, приведите примеры по каждому виду адаптаций.



3. Примеры неадекватности, относительности приспособленности:
- 1) Тень на снегу от белой куропатки выдаёт её полярной лисе.
  - 2) Ночные бабочки летят на огонь, принимая его за цветы, и гибнут.
  - 3) При потеплении осенью растения начинают ростовые процессы, а затем при похолодании погибают.
  - 4) При искусственном затенении ствола картофеля образуются подземные клубни, которые в природных условиях подвергаются замерзанию зимой.

Приведите свои примеры относительности адаптивных приспособлений.

## **2.15 ЛАБОРАТОРНОЕ ЗАНЯТИЕ № 15 (2ч.)**

Тема: Современные недарвиновские концепции эволюции.

**Цель:** для пробуждения творческой мысли при изучении основных постулатов, законов дарвинизма, синтетической теории эволюции необходимо включить и критический материал, который, используя современные достижения генетики, молекулярной биологии, палеонтологии, позволяет усомниться в их истинности и поставить новые вопросы, требующие решения.

### **Вопросы для самоподготовки:**

- 1 Нейтрализм.
2. Направленность и ограниченность эволюционного процесса.
3. Монофилия и полифилия. Сетчатая эволюция.
4. Проблема вида.
5. Эволюция эволюционных представлений.
6. Современный сальтационизм.

### **В результате изучения данных вопросов студент должен:**

- 1) знать новые закономерности, частные случаи эволюционного процесса;
- 2) знать суть концепции «молекулярных часов»;
- 3) знать основные правила концепции «молекулярной эволюции», сформулированные М.Кимура;
- 4) знать суть гипотезы «молекулярного дрейфа»;
- 5) понимать, что молекулярный дрейф не является самостоятельным эволюционным фактором;
- 6) знать суть концепции «генетического груза»;
- 7) понимать, что отбор по многим аллелям и соотбор показывают, что нет мутаций нейтральных, вредных и полезных безотносительно к условиям;
- 8) знать правило гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И.Вавилова;
- 9) знать суть направленности эволюционного развития.

**3. МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ  
ПО ПРОВЕДЕНИЮ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ (не предусмотрено РУП)**

**4. МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ  
ПО ПРОВЕДЕНИЮ СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ (не предусмотрено РУП)**