

БИОЛОГИЯ

Под редакцией академика РАН,
профессора В.Н. Ярыгина

УЧЕБНИК
В ДВУХ ТОМАХ

Министерство образования и науки РФ

Рекомендовано ГОУ ВПО «Первый Московский государственный
медицинский университет имени И.М. Сеченова» в качестве учебника
для студентов учреждений высшего профессионального образования,
обучающихся по специальностям 31.05.01 «Лечебное дело»
и 31.05.02 «Педиатрия» по дисциплине «Биология»

Регистрационный номер рецензии 261 от 01 июля 2011 года
ФГУ «Федеральный институт развития образования»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2014

БИОЛОГИЯ

Под редакцией академика РАН,
профессора В.Н. Ярыгина

УЧЕБНИК

ТОМ 1



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	15
Список аббревиатур	20
Раздел I. ЖИЗНЬ КАК ЯВЛЕНИЕ МАТЕРИАЛЬНОГО МИРА	23
Глава 1. Введение в биологию	25
1.1. Биология — область естествознания, комплекс научных дисциплин о жизни во всех ее проявлениях	25
1.2. История представлений о мире жизни. Научный базис биологии.....	32
1.3. Определение и фундаментальные свойства жизни.....	38
1.4. Происхождение жизни	45
1.4.1. Гипотеза панспермии	45
1.4.2. Гипотеза абиогенеза	47
1.4.3. Геохимическая гипотеза	49
1.4.4. Жизнь возникает как сообщество.....	51
1.4.5. От преджизни к жизни: оформление потока биологической информации	54
1.4.6. Узловые пункты исторического развития жизни	57
1.5. Стратегия жизни. Приспособление и прогресс, согласованная эволюция, принцип экосистемы	58
1.6. Иерархическая система жизни. Понятие об уровнях организации	65
1.7. Проявление главных свойств жизни по уровням ее организации	72
1.8. Проявление общебиологических закономерностей у людей. Биосоциальная природа человека	74
1.9. Современная система мира живых существ.....	75
1.10. Эукариотическая клетка: шанс прогрессивной эволюции	80
1.11. Многоклеточность: прогрессивная составляющая стратегии жизни получает импульс.....	86
1.12. Экологические кризисы в истории земной жизни.....	91
Вопросы для самоконтроля.....	94

Раздел II. КЛЕТОЧНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ..... 95

Глава 2. Клеточный уровень организации жизни – основа жизнедеятельности и развития живых форм всех типов структурно-функциональной организации.

Биология клетки.....	97
2.1. Клетка — элементарная единица живого	98
2.2. Клеточная теория	98
2.3. Типы клеточной организации.....	100
2.4. Принципы структурно-функциональной организации клетки многоклеточного животного организма	104
2.4.1. Структурно-функционально-метаболическая внутриклеточная компартментация. Биологическая мембрана. Немембранные способы компартментации.....	104
2.4.2. Клеточная оболочка	107
2.4.2.1. Макромолекулярный полиморфизм: механизмы и функциональные следствия.....	111
2.4.3. Клеточное ядро	112
2.4.3.1. Ядерная оболочка	113
2.4.3.2. Ядерный матрикс.....	116
2.4.3.3. Ядрышко	116
2.4.3.4. Хроматин (хромосомы)	119
2.4.3.4-а. Химический состав хроматина (хромосом) эукариотической клетки	120
2.4.3.4-б. Структурная организация эукариотической хромосомы	124
2.4.3.4-в. Гетерохроматин и эухроматин интерфазных хромосом	130
2.4.3.4-г. Теломерные участки молекул ДНК: организация и репликация. Функциональный аспект.....	132
2.4.3.4-д. Функционально-генетическая организация ДНК. Проект «Геном человека». От структурной геномики к геномике функциональной и сравнительно-эволюционной	133
2.4.3.4-е. Эволюция генома.....	137

2.4.4. Цитоплазма клетки.....	139
2.4.4.1. Основное вещество	139
2.4.4.2. Цитоскелет.....	140
2.4.4.3. Цитоплазматические включения.....	141
2.4.4.4. Органеллы эукариотической клетки	141
2.4.4.4-а. Вакуольно-канальцевая система цитоплазмы	143
2.4.4.4-б. Пластинчатый комплекс Гольджи.....	144
2.4.4.4-в. Лизосомы	145
2.4.4.4-г. Микротельца.....	147
2.4.4.4-д. Митохондрии	147
2.4.4.4-е. Рибосома.....	149
2.4.4.4-ж. Микротрубочки.....	151
2.4.4.4-з. Микрофиламенты	153
2.4.5. Поток генетической информации: клеточный уровень.....	154
2.4.5.1. Макромолекулярная и надмолекулярная организация ДНК.....	155
2.4.5.2. Способы записи биологической информации. Генетический (биологический) код.....	159
2.4.5.3. Передача генетической информации в ряду клеточных поколений. Самокопирование или репликация ДНК.....	165
2.4.5.3-а. Защита и/или минимизация искажения генетической информации на уровне ДНК.....	172
2.4.5.4. Внутриклеточное движение биологической (генетической) информации. Необходимые условия.....	179
2.4.5.5. Внутриклеточное движение генетической (биологической) информации. Транскрипция и посттранскрипционные процессы. Транспорт и(м)РНК из ядра в цитоплазму.....	184
2.4.5.5-а. Регуляция генетической активности (транскрипции, экспрессии генов)	190
2.4.5.6. Внутриклеточное движение биологической (генетической) информации. Трансляция и посттрансляционные процессы. Рибосомный цикл биосинтеза белка	195

2.4.5.6-а. Механизмы регуляции продолжительности существования в цитоплазме зрелых и(м)РНК: цитофункциональный аспект	202
2.4.5.6-б. Биосинтез белков в прокариотической клетке	203
2.4.5.7. Надежность внутриклеточного потока биологической (генетической) информации. «Контроль качества» и(м)РНК и белков	205
2.4.6. Внутриклеточный поток энергии	207
2.4.6.1. Дыхательный обмен	207
2.4.6.2. Фотосинтез	211
2.4.7. Внутриклеточный поток веществ	214
2.4.8. Другие внутриклеточные механизмы общего значения....	215
2.4.9. Клетка как целостная структура. Понятие о биокolloиде	219
Вопросы для самоконтроля	220
Глава 3. Существование клетки во времени	221
3.1. Жизненный цикл клетки.....	221
3.1.1. Митотический (пролиферативный) цикл	222
3.1.1.1. Клетка в митотическом цикле. Интерфаза	224
3.1.1.2. Клетка в митотическом цикле. Митоз	227
3.1.2. Контроль количества клеток в многоклеточном организме. Апоптоз. Клеточный некроз	230
3.1.3. Клеточная дифференцировка.....	236
3.1.4. Онкотрансформация как одна из возможных составляющих жизненного цикла клетки	241
3.2. Клеточные тканевые системы (клеточные популяции). Регенеративная медицина	242
Вопросы для самоконтроля	247
Раздел III. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ	249
Глава 4. Молекулярно-генетический уровень организации жизни — реализация свойств наследственности и изменчивости. Структурно-функциональная организация клеточного аппарата наследственности и изменчивости (генетический аппарат).....	251
4.1. Наследственность и изменчивость — фундаментальные свойства живого	252
4.1.1. Формы биологической изменчивости.....	254

4.2. История представлений об организации и функционировании генетического аппарата	258
4.3. Уровни организации генетического аппарата эукариот	262
4.3.1. Генный уровень организации генетического аппарата. Определение гена. Признак как генетическое понятие	263
4.3.1.1. Свойства гена. Среда как генетическое понятие	266
4.3.1.2. Аллельное состояние генов. Формы взаимодействия аллельных генов	269
4.3.1.3. Изменения нуклеотидных последовательностей ДНК. Генные мутации	273
4.3.1.4. Функционально-генетическая классификация генных мутаций	283
4.3.1.5. Биологическое значение генного уровня организации генетического аппарата	285
4.3.2. Хромосомный уровень организации генетического аппарата	285
4.3.2.1. Хромосомная теория наследственности. Основные положения	287
4.3.2.2. Изменения структурной организации хромосом. Хромосомные мутации	289
4.3.2.3. Биологическое значение хромосомного уровня организации генетического аппарата	295
4.3.3. Геномный уровень организации генетического аппарата	296
4.3.3.1. Формы взаимодействия неаллельных генов	299
4.3.3.2. Функционально-генетическая характеристика нуклеотидных последовательностей ДНК (сайтов, генов)	303
4.3.3.3. Геномный уровень и биологическая изменчивость. Геномные мутации	308
4.3.3.4. Биологическое значение геномного уровня организации генетического аппарата	316
4.3.4. Понятие о кариотипе	317
4.3.5. Клеточные механизмы, определяющие типы наследования признаков, контролируемых ядерными генами	320
4.3.5.1. Моногенное независимое наследование: аутосомное и сцепленное с полом	322

4.3.5.2. Еще раз о независимом наследовании. Соотносительное наследование нескольких признаков. Сцепленное наследование	324
4.3.5.3. Еще раз о наследовании признаков, развитие которых обусловлено взаимодействием неаллельных генов	333
4.3.5.3-а. Наследование при полимерном взаимодействии неаллельных генов.....	333
4.3.5.3-б. Наследование при комплементарном взаимодействии неаллельных генов.....	334
4.3.5.3-в. Наследование при эпистатическом взаимодействии неаллельных генов.....	334
4.3.6. Наследование признаков, обусловливаемое внеядерными генами. Цитоплазматическая наследственность.....	340
4.3.7. Фенотип организма. Роль наследственности и среды в формировании фенотипа.....	342
4.3.7.1. Участие генетических и внегенетических (средовых, эпигенетических) факторов в развитии фенотипических признаков пола особи	345
Вопросы для самоконтроля	354

Глава 5. Молекулярно-генетические и клеточные механизмы обеспечения свойств наследственности и изменчивости у людей как проявление биологического наследства человека. Введение в генетику человека.....	356
5.1. Наследственность и биологическая изменчивость у человека	358
5.2. Генетика человека как научно-практическая дисциплина	363
5.2.1. Человек как объект генетического анализа.....	363
5.2.2. Методы, используемые в генетике человека	365
5.2.2.1. Генеалогический метод (метод родословных) генетического анализа человека	367
5.2.2.1-а. Родословные при аутосомно- доминантном типе наследования.....	369
5.2.2.1-б. Родословные при аутосомно- рецессивном типе наследования	372
5.2.2.1-в. Родословные при доминантном Х-сцепленном типе наследования	372

5.2.2.1-г. Родословные при рецессивном Х-сцепленном типе наследования	374
5.2.2.1-д. Родословные при Y-сцепленном типе наследования	374
5.2.2.2. Близнецовый метод генетического анализа человека	376
5.2.2.3. Цитогенетический метод генетического анализа человека	379
5.2.2.3-а. Неинвазивные методы генетического анализа человека: научно-практическое наследие классической генетики.....	383
5.2.2.3-б. Молекулярно-цитогенетический метод генетического анализа человека	384
5.2.2.3-в. Молекулярно-генетические методы генетического анализа человека (ДНК-диагностика)	386
5.2.2.3-г. Современные тенденции в ДНК-диагностике. Использование полиморфных генетических маркеров.....	388
5.2.2.4. Метод генетики соматических клеток	390
5.2.2.5. Биохимический подход в генетическом анализе человека.....	392
5.2.2.6. Иммунохимический подход в генетическом анализе человека	392
5.2.2.7. Популяционно-статистический подход в генетическом анализе людей.....	393
5.2.2.8. Медико-генетическое консультирование.....	395
5.2.2.8-а. Генетический груз как биомедицинское явление: популяционный и индивидуально- семейный аспекты. Евгеника в исторический период молекулярно- генетических и геномных технологий.....	402
Вопросы для самоконтроля	407

Раздел IV. ОРГАНИЗМЕННЫЙ ИЛИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ

409

Глава 6. Размножение в живой природе

411

6.1. Способы и формы размножения

412

6.2. Бесполое размножение	412
6.3. Половое размножение	414
6.4. Чередование поколений с бесполом и половым размножением	418
6.5. Половые клетки (гаметы)	418
6.5.1. Генетический материал (хромосомы, хроматин, ДНК) гамет и соматических клеток. Клонирование многоклеточных животных	421
6.5.2. Гаметогенез.....	425
6.5.2.1. Мейоз	427
6.5.3. Первичные половые клетки	435
Вопросы для самоконтроля	437
Глава 7. Периодизация онтогенеза	438
7.1. Этапы, периоды и стадии онтогенеза.....	438
7.2. Морфофизиологические и эволюционные особенности яиц хордовых.....	440
7.2.1. Происхождение яйцеклеток	440
7.2.2. Специфика и значение химического состава цитоплазмы яйцеклетки	442
7.2.3. Размер яиц и их роль в эволюции. Типы яйцеклеток.....	443
7.2.4. Полярность яйцеклеток	445
7.2.5. Яйцевые оболочки	446
7.3. Оплодотворение и партеногенез	449
7.4. Эмбриональное развитие	453
7.4.1. Дробление.....	453
7.4.1.1. Сущность стадии дробления	453
7.4.1.2. Морфология дробления.....	454
7.4.1.3. Особенности молекулярно-генетических и биохимических процессов при дроблении.....	455
7.4.2. Гастрюляция.....	458
7.4.2.1. Сущность стадии гастрюляции	458
7.4.2.2. Морфология гастрюляции.....	459
7.4.2.2-а. Гастрюляция ланцетника.....	459
7.4.2.2-б. Гастрюляция у земноводных	461
7.4.2.2-в. Гастрюляция у птиц.....	462
7.4.2.2-г. Гастрюляция у млекопитающих.....	465
7.4.2.3. Особенности стадии гастрюляции.....	465
7.4.3. Образование органов и тканей	466
7.4.3.1. Сущность стадии органогенеза	466

7.4.3.2. Нейруляция	467
7.4.3.3. Дифференцировка мезодермы	468
7.4.3.4. Производные зародышевых листков	470
7.4.4. Провизорные органы зародышей позвоночных	470
7.5. Эмбриональное развитие млекопитающих	476
7.5.1. Периодизация и раннее эмбриональное развитие	476
7.5.2. Примеры органогенезов человека, отражающих эволюцию вида	489
Вопросы для самоконтроля	508

Глава 8. Закономерности индивидуального

развития организмов	510
8.1. Основные концепции в биологии индивидуального развития	510
8.2. Элементарные клеточные механизмы онтогенеза.....	512
8.2.1. Деление клеток	512
8.2.2. Клеточные перемещения	520
8.2.3. Сортировка и слипание клеток	528
8.2.4. Гибель клеток.....	534
8.2.5. Дифференцировка клеток	540
8.2.5.1. Роль генетического материала в дифференцировке клеток.....	541
8.2.5.2. Локальные механизмы дифференцировки и детерминации.....	549
8.2.6. Гетерогенность яйцеклетки как основа дифференцировки.....	558
8.2.7. Межклеточные взаимодействия	564
8.2.8. Эмбриональная индукция.....	568
8.2.9. Нервная и гуморальная регуляция развития	582
8.2.10. Контроль развития	584
8.2.10.1. Генетический контроль развития.....	584
8.2.10.2. Средовой контроль развития.....	601
8.3. Целостность онтогенеза	602
8.3.1. Детерминация в ходе развития.....	603
8.3.2. Эмбриональная регуляция.....	609
8.3.3. Морфогенез.....	612
8.3.4. Рост.....	629
8.4. Регенерация	639
8.5. Старость и старение. Смерть как биологическое явление	657

8.5.1. Изменение органов и систем органов в процессе старения	659
8.5.2. Проявление старения на молекулярном, субклеточном и клеточном уровнях.....	665
8.6. Зависимость проявления старения от генотипа, условий и образа жизни.....	668
8.6.1. Генетика старения.....	669
8.6.2. Влияние на процесс старения условий жизни	674
8.6.3. Влияние на процесс старения образа жизни	681
8.6.4. Влияние на процесс старения экологической ситуации.....	685
8.7. Гипотезы, объясняющие механизмы старения.....	685
8.8. Введение в биологию продолжительности жизни людей.....	689
8.8.1. Статистический метод изучения закономерностей продолжительности жизни.....	690
8.8.2. Вклад социальной и биологической компонент в общую смертность в историческом времени и в разных популяциях	691
Вопросы для самоконтроля	693
Глава 9. Роль нарушений механизмов онтогенеза в патологии человека	695
9.1. Критические периоды в онтогенезе человека	695
9.2. Классификация врожденных пороков развития.....	698
9.3. Значение нарушения механизмов онтогенеза в формировании пороков развития	701
Вопросы для самоконтроля	709

ВВЕДЕНИЕ В БИОЛОГИЮ

1.1. БИОЛОГИЯ — ОБЛАСТЬ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ, КОМПЛЕКС НАУЧНЫХ ДИСЦИПЛИН О ЖИЗНИ ВО ВСЕХ ЕЕ ПРОЯВЛЕНИЯХ

Термин «**биология**» (греч. *bios* — жизнь, *logos* — слово, учение, наука) предложен в начале XIX в. Ж.-Б. Ламарком и Г. Тревиранусом для обозначения науки о жизни как особом природном явлении. За минувшие два столетия биология проделала плодотворный путь развития. В настоящее время она представляет комплекс дисциплин. Предметом изучения одних остается **жизнь** как явление окружающего мира, других — **проявления жизни** на том или ином уровне организации или в том или ином ее сегменте, то есть все **живое** на планете **в его конкретном пространственно-временном воплощении**.

Каждая биологическая дисциплина характеризуется **предметом исследования (познания)**, преимущественно используемыми **методами научного анализа, идеями общего порядка**, оформленными в виде теорий или гипотез, и **методологическими подходами**, отражающими отношение исследователя к предмету познания (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Процесс научного познания: предмет, методы, идеи общего порядка и методологические принципы

А. Предмет познания:					
Жизнь как явление материального мира	Закономерности структурно-функциональной организации живых систем разного уровня	Морфофункциональные характеристики представителей групп организмов (таксонов): вида, рода и др.	Сообщества организмов: популяции, биогеоценозы, экосистемы, включающие людей	Человек	Биотехнологические конструкции
Примеры сегментов фундаментальной и медицинской биологии, связанных с соответствующим предметом познания:					
Общая биология Системная биология Биология систем Систематика	Биология гена Биология клетки	Биология песка Биология малярийного плазмодия Биология отряда приматов	Факторы риска разной природы	Антропобиология Медицинская биология Биомедицина	Генные конструкции Клеточный продукт
Б. Методы познания:					
Наблюдение		Эксперимент		Моделирование	
Невооруженный глаз Лупа, световой микроскоп, электронный микроскоп Методы молекулярной биологии Методы прижизненной визуализации Полевые наблюдения (в природных условиях)		На животных (<i>in vivo</i>) На живых объектах вне организма (<i>in vitro</i>) Опыты, «поставленные жизнью» (генные болезни, пороки развития) Методы молекулярной биологии		Математическое моделирование Экспериментальное моделирование (хирургическое, токсикологическое, аллельное) Генетическое моделирование («knock out», «knock in»)	

Окончание табл. 1.1

В. Идеи общего порядка:			
Клеточная теория	Принцип индивидуального развития	Принцип исторического развития (эволюционное учение)	Принцип экосистемы
Клетка – элементарная структурная, функциональная и генетическая единица жизни	Живые системы (клетка, организм, популяция, вид) организованы во времени и характеризуются определенным «жизненным циклом»	Жизнь как явление не может существовать вне процесса исторического развития, что при наличии приемлемых условий гарантирует ее сохранение во времени и распространение в пространстве	Жизнь представлена сообществом организмов, выполняющих в планетарных вещественно-энергетических круговоротах специфические функции
Г. Методологические принципы, отражающие отношение исследователя к предмету научного познания:			
Редукционистский	Интегративный	Системный	
Последовательный анализ структур и функций от высших к низшим уровням структурной организации объекта (организм → орган → ткань → клетка → субклеточные структуры → макромолекулы)	Объект есть целостность; данные о структурах и функциональных отправлениях на низших уровнях вносят ограниченный вклад в понимание того, как функционирует целое	Объект есть система, представленная совокупностью однотипных или различающихся элементов, закономерно связанных друг с другом пространственно и функционально; характеристики системы не сводимы к характеристикам элементов, из которых она построена; результат деятельности системы качественно отличен от результата деятельности отдельных элементов; специфичность результата действия системы определяется характером взаимодействия элементов	

В англоязычной учебной литературе называют еще 2 методологических подхода, характерные для современной биологии, — индуктивный и дедуктивный. **Индуктивный** подход — это обобщения, вытекающие из результатов изучения «частностей». В европейской науке он стал доминирующим с XVII в., что связано с именами Ф. Бэкона и И. Ньютона, заложившими в основание сформулированных ими законов результаты конкретных опытов (см. закон всемирного тяготения — «яблоко, упавшее с яблони на голову ученого»). **Дедуктивный** подход исходит из возможности предсказать «частности», имея представления об общих характеристиках объекта познания.

К классическим биологическим дисциплинам относятся **общая и системная биология, зоология, ботаника, микология, протистология, микробиология, вирусология, морфология (анатомия, гистология, цитология** — в зависимости от структурного уровня), **физиология, биохимия и биофизика, этология, биология развития (эмбриология, геронтология), палеонтология, антропология, генетика, экология.**

Осознание того, что живое представлено формами, объединенными в группы (**таксоны**), представители которых различаются по степени исторического родства или же не состоят в таком родстве вовсе, дало **систематику**. Последняя относит организм к определенному виду, роду, семейству, отряду, классу, типу, порядку. С появлением новых данных положение группы живых существ в системе органического мира пересматривается. Так, использование методов **макромолекулярной систематики («молекулярных часов»)** показало, что генетическое расстояние между орангутан(г)ом и африканскими человекообразными обезьянами (шимпанзе, горилла), относимыми приматологией к одному семейству *Pongidae*, превосходит названное расстояние между последними и человеком. Поставлен вопрос о выделении орангутан(г)а в отдельное семейство.

Закономерности исторического развития жизни в виде ее отдельных форм или их природных совокупностей изучаются в рамках **эволюционного направления (эволюционной теории или учения).**

В масштабе реального времени жизнь организована в виде сменяющихся поколений организмов. Механизмы, обеспечивающие указанное явление, изучает **репродуктивная биология.**

Вторая половина XX в. отмечена успехами в познании фундаментальных механизмов жизнедеятельности. Описан в деталях поток биологической информации в живых системах, в основных чертах поняты