

# БИОЛОГИЯ

---

Под редакцией академика РАН,  
профессора В.Н. Ярыгина

УЧЕБНИК

ТОМ 1



Москва  
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА  
«ГЭОТАР-Медиа»  
2023

УДК 574/578  
ББК 28.0  
Б63

**Авторы** — сотрудники Российского национального исследовательского медицинского университета имени Н.И. Пирогова:

*В.Н. Ярыгин* — д-р мед. наук, проф., акад. РАМН;

*В.В. Глинкина* — д-р мед. наук, проф., зав. кафедрой гистологии и эмбриологии лечебного факультета;

*И.Н. Волков* — канд. мед. наук, доцент кафедры биологии;

*В.В. Синельщикова* — канд. мед. наук, доцент кафедры биологии;

*Г.В. Черных* — канд. мед. наук, доцент кафедры биологии, кафедры биологии человека и животных Московского государственного технического университета им. Н.Э. Баумана.

**Б63 Биология** : учебник : в 2 т. / под ред. В. Н. Ярыгина. — Москва : ГЭОТАР-Медиа, 2023. — Т. 1. — 736 с. : ил.

ISBN 978-5-9704-7494-5 (т. 1)

ISBN 978-5-9704-7493-8 (общ.)

В учебнике изложен курс биологии для студентов медицинских вузов. Охарактеризованы сверхновые биологические (биомедицинские) дисциплины — геномика, протеомика, метаболомика, биология живых систем, освещены основные свойства жизни, приведены основные гипотезы происхождения жизни. Биологические основы жизнедеятельности и развития живых форм, включая человека, рассмотрены в соответствии со всеобщими уровнями организации жизни. Определены принципиальные события, обуславливающие эволюционный процесс на молекулярно-генетическом, клеточном, онтогенетическом (1-й том), популяционно-видовом и биогеоценотическом (2-й том) уровнях организации жизни. Изложены особенности проявления общебиологических закономерностей в индивидуальном развитии и популяциях людей, их значимость для медицинской практики.

Особое внимание уделено биосоциальной сущности человека и его роли во взаимоотношениях с природой, а также вопросам общей экологии и экологии человека. В области частной экологии детально обсуждены вопросы медицинской паразитологии.

Рассмотрены современные представления об антропогенезе, человеческих расах и расогенезе, об адаптивных (экологических) типах людей.

Учебник предназначен студентам медицинских вузов.

УДК 574/578

ББК 28.0

*Права на данное издание принадлежат ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа». Воспроизведение и распространение в каком бы то ни было виде части или целого издания не могут быть осуществлены без письменного разрешения ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа».*

© Коллектив авторов, 2013

© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», 2023

© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа»,  
оформление, 2023

ISBN 978-5-9704-7494-5 (т. 1)  
ISBN 978-5-9704-7493-8 (общ.)

# ОГЛАВЛЕНИЕ

|   |           |
|---|-----------|
| Предисловие .....   | 15        |
| Список аббревиатур .....  | 20        |
| <b>Раздел I. ЖИЗНЬ КАК ЯВЛЕНИЕ МАТЕРИАЛЬНОГО МИРА .....</b>   | <b>23</b> |
| <b>Глава 1. Введение в биологию .....</b>   | <b>25</b> |
| 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.

|   |     |
|---|-----|
| <b>Биология клетки</b> .....  | 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. Вакуолярно-канальцевая система<br>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<br>организация ДНК.....  | 155 |
| 2.4.5.2. Способы записи биологической информации.<br>Генетический (биологический) код.....  | 159 |
| 2.4.5.3. Передача генетической информации в ряду<br>клеточных поколений. Самокопирование<br>или репликация ДНК.....   | 165 |
| 2.4.5.3-а. Защита и/или минимизация искажения<br>генетической информации на уровне<br>ДНК.....  | 172 |
| 2.4.5.4. Внутриклеточное движение<br>биологической (генетической) информации.<br>Необходимые условия.....   | 179 |
| 2.4.5.5. Внутриклеточное движение генетической<br>(биологической) информации. Транскрипция<br>и посттранскрипционные процессы.<br>Транспорт и(м)РНК из ядра в цитоплазму..... | 184 |
| 2.4.5.5-а. Регуляция генетической активности<br>(транскрипции, экспрессии генов) .....  | 190 |
| 2.4.5.6. Внутриклеточное движение биологической<br>(генетической) информации. Трансляция<br>и посттрансляционные процессы.<br>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 биоколлоиде .....   | 219        |
| Вопросы для самоконтроля .....   | 220        |
| <b>Глава 3. Существование клетки во времени .....</b>  | <b>221</b> |
| 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        |
| <b>Раздел III. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ .....</b>  | <b>249</b> |
| <b>Глава 4. Молекулярно-генетический уровень организации жизни – реализация свойств наследственности и изменчивости. Структурно-функциональная организация клеточного аппарата наследственности и изменчивости (генетический аппарат).....</b> | <b>251</b> |
| 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.<br>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 |

|   |            |
|---|------------|
| <b>Глава 5. Молекулярно-генетические и клеточные механизмы обеспечения свойств наследственности и изменчивости у людей как проявление биологического наследства человека. Введение в генетику человека.....</b> | <b>356</b> |
| 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<br>Х-сцепленном типе наследования .....  | 374 |
| 5.2.2.1-д. Родословные при Y-сцепленном<br>типе наследования .....  | 374 |
| 5.2.2.2. Близнецовый метод генетического<br>анализа человека .....  | 376 |
| 5.2.2.3. Цитогенетический метод<br>генетического анализа человека .....   | 379 |
| 5.2.2.3-а. Неинвазивные методы генетического<br>анализа человека: научно-практическое<br>наследие классической генетики.....  | 383 |
| 5.2.2.3-б. Молекулярно-цитогенетический метод<br>генетического анализа человека .....   | 384 |
| 5.2.2.3-в. Молекулярно-генетические методы<br>генетического анализа человека<br>(ДНК-диагностика) .....   | 386 |
| 5.2.2.3-г. Современные тенденции<br>в ДНК-диагностике. Использование<br>полиморфных генетических маркеров.....  | 388 |
| 5.2.2.4. Метод генетики соматических клеток .....   | 390 |
| 5.2.2.5. Биохимический подход в генетическом<br>анализе человека.....   | 392 |
| 5.2.2.6. Иммунохимический подход<br>в генетическом анализе человека .....   | 392 |
| 5.2.2.7. Популяционно-статистический подход<br>в генетическом анализе людей.....  | 393 |
| 5.2.2.8. Медико-генетическое консультирование.....  | 395 |
| 5.2.2.8-а. Генетический груз как биомедицинское<br>явление: популяционный и индивидуально-<br>семейный аспекты. Евгеника<br>в исторический период молекулярно-<br>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<br>и половым размножением .....   | 418        |
| 6.5. Половые клетки (гаметы) .....  | 418        |
| 6.5.1. Генетический материал (хромосомы,<br>хроматин, ДНК) гамет и соматических клеток.<br>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        |
| <b>Глава 7. Периодизация онтогенеза .....</b>   | <b>438</b> |
| 7.1. Этапы, периоды и стадии онтогенеза.....  | 438        |
| 7.2. Морфофизиологические и эволюционные<br>особенности яиц хордовых.....   | 440        |
| 7.2.1. Происхождение яйцеклеток .....   | 440        |
| 7.2.2. Специфика и значение химического состава<br>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<br>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,<br>отражающих эволюцию вида .....     | 489        |
| Вопросы для самоконтроля .....   | 508        |
| <b>Глава 8. Закономерности индивидуального<br/>развития организмов .....</b> | <b>510</b> |
| 8.1. Основные концепции в биологии<br>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<br>в дифференцировке клеток.....       | 541        |
| 8.2.5.2. Локальные механизмы дифференцировки<br>и детерминации.....          | 549        |
| 8.2.6. Гетерогенность яйцеклетки как основа<br>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<br>как биологическое явление .....          | 657        |

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