

# ПОМАГАЛО

ЗА ПОДГОТОВКА ЗА ДЪРЖАВЕН ИЗПИТ ПО

## БИОЛОГИЯ

за студентите от специалности

*Биология и химия*

*Биология и английски език*



УНИВЕРСИТЕТСКО ИЗДАТЕЛСТВО „ПАИСИЙ ХИЛЕНДАРСКИ“

Настоящото учебно помагало е предназначено за подготовка на студентите от специалности „Биология и химия“ и „Биология и английски език“, обучаващи се в професионално направление 1.3 Педагогика на обучението по..., за държавния изпит по Биология. То е синхронизирано с конспектите за държавния изпит по Биология на двете специалности и покрива учебното съдържание по всички въпроси от изпитната програма. Обемът на отделните въпроси е съобразен с продължителността на държавния изпит и включва базовата информация, която студентите трябва да представят за успешното му полагане. В написването на настоящото учебно помагало са включени преподаватели от всички катедри на Биологическия факултет, които участват в обучението на студентите от двете специалности по дисциплините от биологическия модул. Авторите нямат претенциите помагалото да бъде единствения възможен и достатъчен източник на информация за подготовка на студентите. Всеки, който проявява интерес и има амбицията за отлично представяне, може да допълни съдържанието на въпросите, като за целта е посочена и подходяща литература.

Авторският колектив изразява надежда, че помагалото ще улесни студентите при подготовката и ще повиши резултатите от представянето им на държавния изпит по Биология.

Помагалото би могло да се използва и от студенти, които се обучават в специалност „Обучение по природни науки в прогимназиалния етап на училищното образование“ от Физико-технологичния факултет.

*От авторите*

Авторски колектив (*авторите са подредени по академични длъжности и азбучен ред на собственото име*):

проф. д-р Велизар Гочев (обща редакция и структуриране)

проф. д-р Валентина Тонева (въпрос № 14)

проф. д-р Еленка Георгиева (въпрос № 8)

проф. д-р Иванка Димитрова-Дюлгерова (въпрос № 12)

проф. д-р Соня Костадинова (въпроси № 1 и № 9)

проф. д-р Теодора Стайкова (въпрос № 19)

доц. д-р Весела Митковска (въпрос № 16)

доц. д-р Делка Карагъзова – Дилкова (въпроси № 25, № 29, № 30, № 31)

доц. д-р Елена Апостолова – Кузева (въпрос № 3)

доц. д-р Емилия Андреевко (въпрос № 17)

доц. д-р Златка Ваклева (въпроси № 26, № 32, № 33, № 34)

доц. д-р Ивелин Моллов (въпрос № 21)

доц. д-р Красимир Тодоров (въпрос № 13)

доц. д-р Пенка Василева (въпроси № 7 и № 20)

доц. д-р Славей Петрова (въпрос № 22)

доц. д-р Стела Стоянова (въпрос № 6)

доц. д-р Теодора Коларова (въпроси № 23, № 24, № 27, № 28)

доц. д.н. Тихомир Върчев (въпрос № 4)

доц. д-р Тонка Василева (въпрос № 10)

гл. ас. д-р Веселин Биволарски (въпрос №11)

гл. ас. д-р Джемал Мотен (въпрос № 2)

гл. ас. д-р Десислава Арнаудова (въпрос № 15)

гл. ас. д-р Иван Стоянов (въпрос № 5)

гл. ас. д-р Младен Найденов (въпрос № 18)

© Авторски колектив, 2026

© Университетско издателство „Паисий Хилендарски“, 2026

ISBN 978-619-281-156-3

**КОНСПЕКТ ЗА ДЪРЖАВЕН ИЗПИТ ПО БИОЛОГИЯ**  
**СПЕЦИАЛНОСТ**  
**„БИОЛОГИЯ И АНГЛИЙСКИ ЕЗИК“**  
**ЗА ПРИДОБИВАНЕ НА ОБРАЗОВАТЕЛНО-КВАЛИФИКАЦИОННА СТЕПЕН**  
**„БАКАЛАВЪР“**  
**ПРОФЕСИОНАЛНА КВАЛИФИКАЦИЯ**  
**„УЧИТЕЛ ПО БИОЛОГИЯ“ и „УЧИТЕЛ ПО АНГЛИЙСКИ ЕЗИК“**

1. Организация на прокариотната клетка. Бактериална клетъчна стена. Цитоплазмена мембрана и вътреклетъчни мембранни системи. Бактериална цитоплазма. Включения. Нуклеоид. Капсула и слизести слоеве. Фимбрии, пили, флагелуми. Бактериални ендоспори.
2. Структурна организация на еукариотната клетка. Едномембранни клетъчни органели – структура и функция.
3. Генетичен материал и ДНК репликация. Нуклеинови киселини – първична и вторична структура на ДНК и РНК, денатурация и ренатурация. Репликация на ДНК – репликационен, ДНК полимеризиращ, основни етапи. Особенности при прокариоти и еукариоти.
4. Реализация на генетичната информация. Транскрипция – транскрипционна единица, РНК полимеризиращ, основни етапи. Транслация – генетичен код, рибозоми, основни етапи. Особенности при прокариоти и еукариоти.
5. Хромозомите – клетъчни структури, носители на наследствеността. Морфология и молекулен строеж. Кариотип.
6. Мъжки и женски полови клетки – образуване и видове. Етапи на ембрионалното развитие при животните.
7. Генетика на пола. Детерминиране на пола при мъжка и женска хетерогаметност. Половосвързана наследственост.
8. Типове тъкани при животните – произход, функция, устройство, класификация (с кратка характеристика на подвидовете).
9. Ферментации – алкохолна, млечнокисела, мравченокисела, маслено-кисела, пропионово-кисела. Представители, биохимизъм, приложение.
10. Метаболизъм на въглехидрати. Гликолитичен обменен път. Цикъл на лимонената киселина, глиоксалатен цикъл и пентозо-фосфатен цикъл. Биосинтеза на гликоген. Регулация на въглехидратния метаболизъм.
11. Катаболизъм на белтъци и α-аминокиселини. Дезаминиране, трансаминиране, декарбоксилиране. Разграждане на въглеродния скелет. Орнитинов цикъл.
12. Растителна клетка – специфични структури. Цитологична характеристика, местоположение и функции на растителните тъкани. Растителни органи.
13. Обща характеристика и класификация на талусни и кормусни растения.
14. Растителни пигменти – физични и химични свойства, физиологична роля.
15. Тип Мешести. Обща характеристика. Морфологични и биологични особености на типични представители. Размножаване и развитие. Класификационна характеристика на типа.
16. Обща характеристика и класификация на хордовите животни. Излизане на сушата и адаптации за сухоземен начин на живот.
17. Основни принципи в структурата и организацията на нервната система. Краен мозък – външно описание и вътрешен строеж на хемисферите. Цито- и миелоархитектоника на мозъчната кора. Локализация на функциите в кората.
18. Морфологичен строеж на сърцето. Физиологични свойства на миокарда. Сърдечен цикъл. Основни показатели на работата на сърцето. Регулация на сърдечната дейност.

19. Елементарни еволюционни сили (генен дрейф, мутационен натиск, потокот гени и естествен отбор) и влиянието им върху генотипната структура на популациите.
20. Начини на видообразуване. Обща теория на видообразуването.
21. Закономерности на влиянието на факторите на средата върху живите организми.
22. Екосистема – същност, трофична структура и поток на енергията, екологични пирамиди.
23. Цели на обучение, възпитание и развитие по биология. Интерпретация на целите във философски, психолого-педагогически и методически аспект. Таксономичен подход за определяне на целите – когнитивна, афективна и психомоторна таксономия. Стандартите и учебните програми като нормативен модел на целите. Конкретизация на целите на обучение по биология.
24. Биологичното образование в средното училище. Съдържание на образованието – обща характеристика. Основни нормативни документи за съдържание на образованието. Учебният план, стандартите и учебните програми като модел на съдържанието на биологичното образование в средното училище. Учебно-методически комплекс (УМК).
25. Подходи на обучение по биология: същност на понятието „подход на обучение“; методическа характеристика на основни подходи на обучение по биология – обяснително- илюстративен, евристичен, проблемно- изследователски.
26. Методи на обучение по биология: същност на понятието „метод на обучение“; класификация на методите на обучение по биология; характеристика на основни методи на обучение по биология.
27. Форми на обучение по биология. Класно-урочни и класно неурочни форми. Урокът по биология: същност и характеристика на урока; класификация на уроците – типове и видове уроци; методическа характеристика на основни типове и видове уроци по биология. Извънкласни и извънучилищни форми на обучение.
28. Учебно-познавателната задача в обучението по биология. Същност и структура на учебно- познавателната задача. Класификация на учебните задачи в обучението по биология. Формиращи възможности на учебната задача по отношението на уменията.
29. Оценяването като дейност на учителя в процеса на обучение. Същност, цели, функции и видове оценяване. Таксономии на оценяване – таксономия на когнитивните цели на Б. Блум и Андерсън. Източници на субективизъм при оценяването и преодоляването им.
30. Типология на дидактическите тестове – стандартизирани и нестандартизирани, нормативни и критериални. Основни етапи при създаване на дидактическите тестове – определяне на целта, разработване на тест- спецификация, изготвяне на банка от въпроси и задачи, съставяне на теста, априорен и апостериорен анализ.
31. Класификация на тестови въпроси и задачи. Основни правила за конструиране на тестови въпроси и задачи – със свободен отговор, с ограничена свобода на отговора и със структуриран отговор.
32. Система от компетентности в образованието: понятието компетентности, класификация на компетентностите, ключови компетентности в обучението, компетентности и референтните рамки.
33. Формиране на ключови компетентности за устойчиво развитие и здравословен начин на живот (КУРЗНЖ): понятията устойчиво развитие и здравословен начин на живот в контекста на училищното обучение, мястото и ролята на КУРЗНЖ в учебните планове, програми и учебното съдържание, дидактически технологии за приложение в учебния процес.
34. Иновации в образованието: понятието иновация, обект и предмет на иновациите в образованието; същност, характеристики и методологичен анализ на образователните иновации.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алексиева, Е. 2002. Разработване на тестове за проверка и оценка на знания. Софттрейд, София.
2. Бечев, Д. 2010. Морфология и систематика на насекомите. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
3. Богоев В., А. Кенарова. 2009. Основи на екологията. Пенсофт, София. Влахов, С. 2006. Микробиология. Акад.изд. „Проф.М.Дринов“, София.
4. Ваклева, З. (2022) Иновации в образованието. УИ „Паисий Хилендарски.
5. Ваклева, З. (2011) Екологично образование – визия за бъдещето. Макрос 2000.
6. Воденичаров, Д. 2000. Систематика на растенията. Част I. Прокариотни водорасли и талусни растения. Пенсофт, София.
7. Георгиева Е. 2022, Обща хистология, УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
8. Георгиева Е. 2022. Ръководство по обща ембриология, УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
9. Джамбазов Б., Бацалова Т. 2010. Практически занятия по клетъчна биология. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
10. Димитрова, И., Коев, К., Нинова, Д. 2003. Ръководство по Анатомия и морфология на растенията. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
11. Донев, А., А. Стоянова, П. Бояджиев. 2009. Ръководство за лабораторни упражнения по зоология на безгръбначните. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
12. Иванова Е. 2003. Генетика във въпроси и отговори. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
13. Иванова Е., Стайкова Т., Андреев Е. 2011. Генетика с биологични основи на поведението и психогенетика. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
14. Карагъзова-Дилкова, Д. 2007. Личностноориентирани стратегии в обучението по биология. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
15. Косекова, Г., Митев, В., Алексеев, А., Николов, Т. 2010. Лекции по биохимия, 2ро преработено издание, Централна медицинска библиотека, София.
16. Костадинова П., И. Велчева, К. Кузмова. 2004. Основи на екологията, Изд. АУ, Пловдив.
17. Минков И. 1992. Молекулярна биология, УИ „Св. Кл. Охридски“.
18. Митев, Д. 2010. Зоология на гръбначните животни. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
19. Младенов Р, Чешмеджиев И, Димитрова-Дюлгерова И, Белкинова Д, Тенева И, Радукова Т, Стоянов П. 2017. Фармацевтична ботаника. Част 2, – Университетско издателство „Паисий Хилендарски“, стр. 388. ISBN 978-619-202-241-9.
20. Младенов Р, Чешмеджиев И, Димитрова-Дюлгерова И, Белкинова Д, Тенева И., Радукова Т, Стоянов П. 2018. Фармацевтична ботаника. Част 1, – Университетско издателство „Паисий Хилендарски“, стр. 128. ISBN 978-619-202-313-3.
21. Младенов Р, Тенева И. 2011. Фикология. – Университетско издателство „Паисий Хилендарски“, стр. 210. ISBN 978-954-423-675-5.
22. Николова, М. 2011. Анатомия на човека. „Макрос“ ООД, Пловдив.
23. Николова, М., Е. Андреев. 2012. Учебно пособие за тестова проверка върху нервна система. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
24. Николова, М., С.Тинешев. 2011. Учебно пособие за тестова проверка върху опорно-двигателен апарат. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
25. Нинова, Д., 2003. Анатомия и морфология на растенията. Изд. ПУ, Пловдив.
26. Панайотова, М. 2007. Съвременни аспекти на здравното възпитание чрез обучението по биологичните дисциплини. Монография. Пловдив, Макрос.
27. Петков П. 2003. Цитология, обща хистология и ембриология. Изд. „Знание“.
28. Пирьова, Б., Начев, Н. Физиология на човека. 2006. Изд. Арсов, София.
29. Попов П. 1999. Теория на еволюцията. УИ „Климент Охридски“, София.
30. Попов Н., Томова Е., Джамбазов Б. 2008. Цитология, хистология и ембриология. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
31. Попов П., Ирикова Т, 2003. Обща генетика. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.

32. Попова, М., Чешмеджиев, И., Терзийски, Д. 2012. Систематика на растенията. Академично издателство на Аграрния университет, Пловдив.
33. Ставрева, Г. 2010. Методика на обучението по биология. УИ „П. Хилендарски“.
34. Тачев, Ат. 2010. Физиология на човека и животните, УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
35. Тенева И. 2025. Фикология. – Второ преработено и допълнено издание. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
36. Терзийски, Д., Попова, М., Чешмеджиев, И. 2012. Анатомия и морфология на растенията. Акад. изд на АУ-Пловдив.
37. Физиология на животните, под ред. на Авр. Петков, 2000. Колос, Хасково.
38. Яхубян Г., Основи на молекулярната биология, 2025, УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
39. Allison L. A. 2011. Fundamental Molecular Biology (Course smart). Blackwell Publishing, ISBN-10: 1118059816
40. <https://www.mon.bg/obshto-obrazovanie/kompetentnosten-podhod/kompetentnosten-podhod-2/>
41. Leninger, A., Nelson, DL., Cox, MM. 2008. Leninger Principles of Biochemistry, 5th ed., Plagrave Macmillan.
42. Willey, J., Sherwood, L., Woolverton, C. 2008. Prescott, Harley, Klein's Microbiology. 7th Ed., McGraw-Hill Higher Education.

*Приет с решение на ФС Протокол № 312 от 25.11.2025 г.*

# КОНСПЕКТ ЗА ДЪРЖАВЕН ИЗПИТ ПО БИОЛОГИЯ

## СПЕЦИАЛНОСТ „БИОЛОГИЯ И ХИМИЯ“

### ЗА ПРИДОБИВАНЕ НА ОБРАЗОВАТЕЛНО-КВАЛИФИКАЦИОННА СТЕПЕН

#### „БАКАЛАВЪР“

#### ПРОФЕСИОНАЛНА КВАЛИФИКАЦИЯ

#### „УЧИТЕЛ ПО БИОЛОГИЯ“

#### „УЧИТЕЛ ПО ХИМИЯ“

1. Организация на прокариотната клетка. Бактериална клетъчна стена. Цитоплазмена мембрана и вътреклетъчни мембранни системи. Бактериална цитоплазма. Включения. Нуклеоид. Капсула и слизести слоеве. Фимбрии, пили, флагелуми. Бактериални ендоспори.
2. Структурна организация на еукариотната клетка. Едномембранни клетъчни органели – структура и функция.
3. Генетичен материал и ДНК репликация. Нуклеинови киселини – първична и вторична структура на ДНК и РНК, денатурация и ренатурация. Репликация на ДНК – репликон, ДНК полимерази, основни етапи. Особености при прокариоти и еукариоти.
4. Реализация на генетичната информация. Транскрипция – транскрипционна единица, РНК полимерази, основни етапи. Транслация – генетичен код, рибозоми, основни етапи. Особености при прокариоти и еукариоти.
5. Хромозомите – клетъчни структури, носители на наследствеността. Морфология и молекулен строеж. Кариотип.
6. Мъжки и женски полови клетки – образуване и видове. Етапи на ембрионалното развитие при животните.
7. Генетика на пола. Детерминиране на пола при мъжка и женска хетерогаметност. Половосвързана наследственост.
8. Типове тъкани при животните – произход, функция, устройство, класификация (с кратка характеристика на подвидовете).
9. Ферментации – алкохолна, млечнокисела, мравченокисела, масленокисела, пропионовокисела. Представители, биохимизъм, приложение.
10. Метаболизъм на въглехидрати. Гликолитичен обменен път. Цикъл на лимонената киселина, глиоксалатен цикъл и пентозо-фосфатен цикъл. Биосинтеза на гликоген. Регулация на въглехидратния метаболизъм.
11. Катаболизъм на белтъци и  $\alpha$ -аминокиселини. Дезаминиране, трансаминиране, декарбоксилиране. Разграждане на въглеродния скелет. Орнитинов цикъл.
12. Растителна клетка – специфични структури. Цитологична характеристика, местоположение и функции на растителните тъкани. Растителни органи.
13. Обща характеристика и класификация на талусни и кормусни растения.
14. Растителни пигменти – физични и химични свойства, физиологична роля.
15. Тип Мешести. Обща характеристика. Морфологични и биологични особености на типични представители. Размножаване и развитие. Класификационна характеристика на типа.
16. Обща характеристика и класификация на хордовите животни. Излизане на сушата и адаптации за сухоземен начин на живот.
17. Основни принципи в структурата и организацията на нервната система. Краен мозък – външно описание и вътрешен строеж на хемисферите. Цито- и миелоархитектоника на мозъчната кора. Локализация на функциите в кората.
18. Морфологичен строеж на сърцето. Физиологични свойства на миокарда. Сърдечен цикъл. Основни показатели на работата на сърцето. Регулация на сърдечната дейност.

19. Елементарни еволюционни сили (генен дрейф, мутационен натиск, потокот гени и естествен отбор) и влиянието им върху генотипната структура на популациите.
20. Начини на видообразуване. Обща теория на видообразуването.
21. Закономерности на влиянието на факторите на средата върху живите организми.
22. Екосистема – същност, трофична структура и поток на енергията, екологични пирамиди.
23. Цели на обучение, възпитание и развитие по биология. Интерпретация на целите във философски, психолого-педагогически и методически аспект. Таксономичен подход за определяне на целите – когнитивна, афективна и психомоторна таксономия. Стандартите и учебните програми като нормативен модел на целите. Конкретизация на целите на обучение по биология.
24. Биологичното образование в средното училище. Съдържание на образованието – обща характеристика. Основни нормативни документи за съдържание на образованието. Учебният план, стандартите и учебните програми като модел на съдържанието на биологичното образование в средното училище. Учебно-методически комплекс (УМК).
25. Подходи на обучение по биология: същност на понятието „подход на обучение“; методическа характеристика на основни подходи на обучение по биология – обяснително- илюстративен, евристичен, проблемно- изследователски.
26. Методи на обучение по биология: същност на понятието „метод на обучение“; класификация на методите на обучение по биология; характеристика на основни методи на обучение по биология.
27. Форми на обучение по биология. Класно-урочни и класно неурочни форми. Урокът по биология: същност и характеристика на урока; класификация на уроците – типове и видове уроци; методическа характеристика на основни типове и видове уроци по биология. Извънкласни и извънучилищни форми на обучение.
28. Учебно-познавателната задача в обучението по биология. Същност и структура на учебно-познавателната задача. Класификация на учебните задачи в обучението по биология. Формиращи възможности на учебната задача по отношението на умениято.
29. Оценяването като дейност на учителя в процеса на обучение. Същност, цели, функции и видове оценяване. Таксономии на оценяване – таксономия на когнитивните цели на Б. Блум и Андерсън. Източници на субективизъм при оценяването и преодоляването им.
30. Типология на дидактическите тестове – стандартизирани и нестандартизирани, нормативни и критериални. Основни етапи при създаване на дидактическите тестове – определяне на целта, разработване на тест- спецификация, изготвяне на банка от въпроси и задачи, съставяне на теста, априорен и апостериорен анализ.
31. Класификация на тестови въпроси и задачи. Основни правила за конструиране на тестови въпроси и задачи – със свободен отговор, с ограничена свобода на отговора и със структуриран отговор.
32. Система от компетентности в образованието: понятието компетентности, класификация на компетентностите, ключови компетентности в обучението, компетентности и референтните рамки.
33. Формиране на ключови компетентности за устойчиво развитие и здравословен начин на живот (КУРЗНЖ): понятията устойчиво развитие и здравословен начин на живот в контекста на училищното обучение, мястото и ролята на КУРЗНЖ в учебните планове, програми и учебното съдържание, дидактически технологии за приложение в учебния процес.
34. Иновации в образованието: понятието иновация, обект и предмет на иновациите в образованието; същност, характеристики и методологичен анализ на образователните иновации.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алексиева, Е. 2002. Разработване на тестове за проверка и оценка на знания. Софттрейд, София.
2. Бечев, Д. 2010. Морфология и систематика на насекомите. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
3. Богоев В., А. Кенарова. 2009. Основи на екологията. Пенсофт, София. Влахов, С. 2006. Микробиология. Акад.изд. „Проф. М. Дринов“, София.
4. Ваклева, З. (2022) Иновации в образованието. УИ Паисий Хилендарски.
5. Ваклева, З. (2011) Екологично образование – визия за бъдещето. Макрос 2000.
6. Воденичаров, Д. 2000. Систематика на растенията. Част I. Прокариотни водорасли и талусни растения. Пенсофт, София.
7. Георгиева Е. 2022, Обща хистология, УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
8. Георгиева Е. 2022. Ръководство по обща ембриология, УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
9. Джамбазов Б., Бацалова Т. 2010. Практически занятия по клетъчна биология. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
10. Димитрова, И., Коев, К., Нинова, Д. 2003. Ръководство по Анатомия и морфология на растенията. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
11. Донеv, А., А. Стоянова, П. Бояджиев. 2009. Ръководство за лабораторни упражнения по зоология на безгръбначните. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
12. Иванова Е. 2003. Генетика във въпроси и отговори. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
13. Иванова Е., Стайкова Т., Андреев Е. 2011. Генетика с биологични основи на поведението и психогенетика. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
14. Карагъзова-Дилкова, Д. 2007. Личностноориентирани стратегии в обучението по биология. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
15. Косекова, Г., Митев, В., Алексеев, А., Николов, Т. 2010. Лекции по биохимия, 2ро преработено издание, Централна медицинска библиотека, София.
16. Костадинова П., И. Велчева, К. Кузмова. 2004. Основи на екологията, Изд. АУ, Пловдив.
17. Минков И. 1992. Молекулярна биология, УИ „Св. Кл. Охридски“.
18. Митев, Д. 2010. Зоология на гръбначните животни. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
19. Младенов Р, Чешмеджиев И, Димитрова-Дюлгерова И, Белкинова Д, Тенева И, Радуква Т, Стоянов П. 2017. Фармацевтична ботаника. Част 2, – Университетско издателство „Паисий Хилендарски“, стр. 388. ISBN 978-619-202-241-9.
20. Младенов Р, Чешмеджиев И, Димитрова-Дюлгерова И, Белкинова Д, Тенева И., Радуква Т, Стоянов П. 2018. Фармацевтична ботаника. Част 1, – Университетско издателство „Паисий Хилендарски“, стр. 128. ISBN 978-619-202-313-3.
21. Младенов Р, Тенева И. 2011. Фикология. Университетско издателство „Паисий Хилендарски“, стр. 210. ISBN 978-954-423-675-5.
22. Николова, М. 2011. Анатомия на човека. „Макрос“ ООД, Пловдив.
23. Николова, М., Е. Андреев. 2012. Учебно пособие за тестова проверка върху нервна система. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
24. Николова, М., С. Тинешев. 2011. Учебно пособие за тестова проверка върху опорно-двигателен апарат. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
25. Нинова, Д., 2003. Анатомия и морфология на растенията. Изд. ПУ, Пловдив.
26. Панайотова, М. 2007. Съвременни аспекти на здравното възпитание чрез обучението по биологичните дисциплини. Монография. Пловдив, Макрос.
27. Петков П. 2003. Цитология, обща хистология и ембриология. Изд. „Знание“.
28. Пирьова, Б., Начев, Н. Физиология на човека. 2006. Изд. Арсов, София.
29. Попов П. 1999. Теория на еволюцията. УИ „Климент Охридски“, София.
30. Попов Н., Томова Е., Джамбазов Б. 2008. Цитология, хистология и ембриология. Университетско издателство „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
31. Попов П., Ирикова Т, 2003. Обща генетика. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив
32. Попова, М., Чешмеджиев, И., Терзийски, Д. 2012. Систематика на растенията. Академично издателство на Аграрния университет, Пловдив.
33. Ставрева, Г. 2010. Методика на обучението по биология. УИ „П. Хилендарски“.

34. Тачев, Ат. 2010. Физиология на човека и животните, УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
35. Тенева И. 2025. Фикология. – Второ преработено и допълнено издание. УИ „Паисий Хилендарски“, ISBN 978-619-281-020-7, Пловдив, 232 стр.
36. Терзийски, Д., Попова, М., Чешмеджиев, И. 2012. Анатомия и морфология на растенията. Акад. изд на АУ – Пловдив.
37. Физиология на животните, под ред. на Авр. Петков, 2000. Колос, Хасково.
38. Яхубян Г., Основи на молекулярната биология, 2025, УИ „П. Хилендарски“, Пловдив
39. Allison L. A. 2011. Fundamental Molecular Biology (Course smart). Blackwell Publishing, ISBN-10: 1118059816
40. <https://www.mon.bg/obshto-obrazovanie/kompetentnosten-podhod/kompetentnosten-podhod-2/>
41. Leninger, A., Nelson, DL., Cox, MM. 2008. Leninger Principles of Biochemistry, 5th ed., Plagrave Macmillan.
42. Willey, J., Sherwood, L., Woolverton, C. 2008. Prescott, Harley, Klein's Microbiology. 7th Ed., McGraw-Hill Higher Education.

*Приет с решение на ФС Протокол № 312 от 25.11.2025 г.*

## СЪДЪРЖАНИЕ

1. Организация на прокариотната клетка. Бактериална клетъчна стена. Цитоплазмена мембрана и вътреклетъчни мембранни системи. Бактериална цитоплазма. Включения. Нуклеоид. Капсула и слизести слоеве. Фимбрии, пили, флагелуми. Бактериални ендоспори .....	15
2. Структурна организация на еукариотната клетка. Едномембранни клетъчни органели – структура и функция .....	21
3. Генетичен материал и ДНК репликация. Нуклеинови киселини – първична и вторична структура на ДНК и РНК, денатурация и ренатурация. Репликация на ДНК – репликон, ДНК полимерази, основни етапи. Особенности при прокариоти и еукариоти .....	26
4. Реализация на генетичната информация. Транскрипция – транскрипционна единица. РНК полимерази, основни етапи, транскрипционни фактори. Особенности при прокариоти и еукариоти. Транслация – основни етапи, транслационни фактори .....	31
5. Хромозомите – клетъчни структури, носители на наследствеността. Морфология и молекулен строеж. Кариотип .....	37
6. Мъжки и женски полови клетки – образуване и видове. Етапи на ембрионалното развитие при животните .....	42
7. Генетика на пола. Детерминиране на пола при мъжка и женска хетерогаметност. Половосвързана наследственост .....	47
8. Типове тъкани при животните – произход, функция, устройство и класификация (с кратка характеристика на подвидовете).....	53
9. Ферментации.....	58
10. Метаболизъм на въглехидрати. Гликолитичен обменен път. Цикъл на лимонената киселина, глиоксалатен цикъл и пентозо-фосфатен цикъл. Биосинтеза на олиго- и полизахариди. Регулация на въглехидратния метаболизъм.....	63
11. Катаболизъм на белтъци и $\alpha$ -аминокиселини. Дезаминиране, трансаминиране, декарбоксилране. Разграждане на въглеродния скелет. Орнитинов цикъл.....	70
12. Растителна клетка – специфични структури. Цитологична характеристика, местоположение и функция на растителните тъкани. Растителни органи. ....	76
13. Обща характеристика и класификация на талусни и кормусни растения .....	81
14. Растителни пигменти – физични и химични свойства, физиологична роля.....	85
15. Тип Cnidaria (Coelenterata) – Мешести. Обща характеристика. Морфологични и биологични особености на типичните представители. Размножаване и развитие. Класификационна характеристика на типа.....	90
16. Обща характеристика и класификация на хордовите животни. Излизане на сушата и адаптации за сухоземен начин на живот.....	96
17. Основни принципи в структурата и организацията на нервната система. Краен мозък – външно описание и вътрешен строеж на хемисферите. Цито- и миелоархитектоника на мозъчната кора. Локализация на функциите в кората ....	101

18. Морфологичен строеж на сърцето. Физиологични свойства на миокарда. Сърдечен цикъл. Основни показатели на работата на сърцето. Регулация на сърдечната дейност.....	107
19. Фактори, променящи генотипната структура на популациите.....	113
20. Начини на видообразуване. Обща теория на видообразуването.....	118
21. Закономерности на влиянието на факторите на средата.....	123
22. Екосистема – същност, трофична структура и поток на енергията, екологични пирамиди.....	127
23. Цели на обучение, възпитание и развитие по биология. Интерпретация на целите във философски, психолого-педагогически и методически аспект. Таксономичен подход за определяне на целите – когнитивна, афективна и психомоторна таксономия. Стандартите и учебните програми като нормативен модел на целите. Конкретизация на целите на обучение по биология.....	131
24. Биологичното образование в средното училище. Съдържание на образованието – обща характеристика. Основни нормативни документи за съдържание на образованието. Учебният план, стандартите и учебните програми като модел на съдържанието на биологичното образование в средното училище. Учебно-методически комплекс (УМК).....	135
25. Подходи на обучение по биология: същност на понятието „подход на обучение“. Методическа характеристика на основни подходи на обучение по биология – обяснително-иллюстративен, евристичен, проблемно-изследователски.....	139
26. Методи на обучение по биология: същност на понятието „метод на обучение“. Класификация на методите на обучение по биология. Характеристика на основни методи на обучение по биология.....	143
27. Форми за организация на обучението по биология. Класно-урочни форми на организация. Урокът по биология: същност и характеристика на урока. Класификация на уроците – типове и видове уроци. Методическа характеристика на основни типове и видове уроци по биология. Класно-неурочни, извънкласни и извънучилищни форми на обучение.....	147
28. Учебно-познавателната задача в обучението по биология. Същност и структура на учебно-познавателната задача. Класификация на учебните задачи в обучението по биология. Формиращи възможности на учебната задача по отношението на уменията.....	152
29. Оценяването като дейност на учителя в процеса на обучение. Същност, цели, функции и видове оценяване. Таксономии на оценяване – таксономия на когнитивните цели на Б. Блум и Андерсън. Източници на субективизъм при оценяването и преодоляването им.....	155
30. Типология на дидактическите тестове – стандартизирани и нестандартизирани, нормативни и критериални. Основни етапи при създаване на дидактическите тестове – определяне на целта, разработване на тест-спецификация, изготвяне на банка от въпроси и задачи, съставяне на теста, априорен и апостериорен анализ.....	160
31. Класификация на тестови въпроси и задачи. Основни правила за конструиране на тестови въпроси и задачи – със свободен отговор, с ограничена свобода на отговора и със структуриран отговор.....	165
32. Система от компетентности в образованието: понятието компетентности, класификация на компетентностите, ключови компетентности в обучението, компетентности и референтните рамки.....	170

33. Формиране на ключови компетентности за устойчиво развитие и здравословен начин на живот (КУРЗНЖ): понятията устойчиво развитие и здравословен начин на живот в контекста на училищното обучение, мястото и ролята на КУРЗНЖ в учебните планове, програми и учебното съдържание, дидактически технологии за приложение в учебния процес.....	175
34. Иновации в образованието: понятието иновация, обект и предмет на иновациите в образованието. Същност, характеристики и методологичен анализ на образователните иновации .....	180
35. Литература .....	185

# 1

## ОРГАНИЗАЦИЯ НА ПРОКАРИОТНАТА КЛЕТКА. БАКТЕРИАЛНА КЛЕТЪЧНА СТЕНА. ЦИТОПЛАЗМЕНА МЕМБРАНА И ВЪТРЕКЛЕТЪЧНИ МЕМБРАННИ СИСТЕМИ. БАКТЕРИАЛНА ЦИТОПЛАЗМА. ВКЛЮЧЕНИЯ. НУКЛЕОИД. КАПСУЛА И СЛИЗЕСТИ СЛОЕВЕ. ФИМБРИИ, ПИЛИ, ФЛАГЕЛУМИ. БАКТЕРИАЛНИ ЕНДОСПОРИ

Растенията, животните и висшите протисти са **еукариоти**. Бактериите и цианобактериите са **прокариоти**. Основните характеристики на прокариотната клетка са следните: (1) Липсва морфологически обособено ядро, генетичният материал е локализиран в нуклеоид, който не е ограничен от ядрена мембрана; (2) Слаба компартментализация; липсват мембранни органели като митохондрии, хлоропласти, апарат на Голджи, ендоплазматичен ретикулум; (3) Клетъчната мембрана не съдържа стероли, като холестерол; (4) Рибозомите са 70S, с 30S и 50S субединици; (5) Прокариотната клетка е хаплоидна; дели се чрез проста фузия.

Прокариотите се разделят на две големи таксономични групи – Еубактерии и Архебактерии. **Еубактериите** (същински бактерии) съдържат пептидогликан (мурейн) в клетъчната си стена. Основен компонент на муреина е мурамовата киселина. Клетъчните стени на някои **архебактерии** съдържат псевдомуреин, в който липсва мурамова киселина. В прокариотната клетка са установени редица структури: клетъчна стена, цитоплазмена мембрана, цитоплазма, рибозоми, нуклеоид, капсула и слизести слоеве, фимбрии, пили, флагелуми, ендоспори.

### Клетъчна стена

Всички прокариотни клетки с изключение на родове *Mycoplasma* и *Thermoplasma* (архебактерии без клетъчна стена) притежават стена. Клетъчната стена е един от най-съществените компоненти на прокариотната клетка по няколко причини: (1) стената е здрава, придава форма на клетката и я предпазва от осмотичен лизис; (2) клетъчната стена участва в патогенезата при редица патогенни бактерии; (3) стената защитава клетката от токсични субстанции; (4) стената е място за действие на някои антибиотици.

През 1884 г. Кристиан Грам разработва оцветителен метод, по който бактериите се разделят на две групи. Грам-положителните бактерии (Грам<sup>+</sup>) се оцветяват в синьо-виолетово, а Грам-отрицателните (Грам<sup>-</sup>) в розово-червено. Оцветяването по Грам корелира със съществени структурни особености на бактериите и е важен таксономичен признак. Грам<sup>+</sup> и Грам<sup>-</sup> бактерии се различават помежду си, преди всичко по устройството на клетъчните стени.

Основен компонент на клетъчната стена е хетерополимерът **пептидогликан** (мурейн). Пептидогликанът се състои от полизахариден скелет и странична верига съдържаща D- и L-аминокиселини. Скелетът на веригите е съставен от редуващи се остатъци на N-ацетилглюкозамин и N-ацетилмурамова киселина, свързани с β-1,4-гликозидни връзки. N-ацетилмурамова киселина представлява N-ацетилглюкозаминлактат. С карбоксилната група на лактилния остатък на N-ацетилмурамовата киселина е свързана къса пептидна верига, включваща аминокиселините L-аланин, D-глутаминова киселина, *meso*-диаминопимелинова киселина (*meso*-DAP) и D-аланин. При повечето Грам<sup>+</sup> бактерии, *meso*-DAP е заместена от L-лизин. Три от аминокиселините (D-глутаминова киселина, *meso*-DAP и D-аланин) не се срещат в природните белтъци.

Страничните вериги на пептидогликана са свързани чрез пептидни връзки, които варират. Диаминокиселините (*meso*-DAP и L-лизин) изпълняват важна роля в междумолекулното свързване, тъй като образуват пептидни връзки и с двете си аминокиселини. При Грам<sup>-</sup> бактерии карбоксилната група на терминалния D-аланин е свързана директно с аминокиселината на *meso*-DAP. Грам<sup>+</sup> бактерии осъществяват напречното свързване чрез пептиден мост, съставен от 1 до 5 аминокиселинни остатъка (най-често пентаглицинов мост). В резултат на напречното свързване, пептидогликанът добива структурата на мрежа, която здрава и поддържа формата на клетката. Мурамовата киселина, D-аминокиселините и *meso*-DAP не се синтезират от бозайниците.

**Клетъчна стена при Грам-положителни бактерии.** Грам<sup>+</sup> бактерии са обвити от плътна, хомогенна клетъчна стена съставена предимно от многослоен пептидогликан с дебелина 20 – 80 nm. Стената съдържа също голямо количество **тейхоеви киселини** – полимери на глицерол или

рибитол, свързани с фосфатни групи. Към глицероловите или рибитоловите групи се присъединяват аминокиселини (най-често аланин) или захари (глюкоза). Тейхоевите киселини се свързват с пептидогликана или с липидите на цитоплазмената мембрана; този случай се наричат липотейхоеви киселини. Тейхоевите киселини са отрицателно заредени и концентрират метални йони около молекулите си; достигат до повърхността на пептидогликана и придават на клетъчната стена отрицателен заряд. Тези молекули са от значение и за поддържане структурата на клетъчната стена.

**Клетъчна стена при Грам-отрицателни бактерии.** Грам-отрицателната клетъчна стена има комплексна структура. Тя включва тънък (1 – 3 nm) пептидогликан, съставен от 1 или 2 слоя, обкръжен от **външна мембрана**. Пространството между цитоплазмената и външната мембрана се нарича периплазмено пространство (периплазма). Пептидогликанът при Грам<sup>-</sup> бактерии се намира в периплазменото пространство. Размерите на периплазмата варират при различните Грам<sup>-</sup> бактерии, най-често от 30 до 70 nm. Периплазмата съдържа редица протеини – предимно хидролитични ензими (**екзоензими**) и транспортни белтъци. Само при някои Грам<sup>+</sup> бактерии се установява подобна тясна цепнатина между цитоплазмената мембрана и пептидогликана, поради което за периплазма се говори предимно при Грам<sup>-</sup> бактерии.

**Външната мембрана** на стената е съставена от белтъци, липиди и липополизахариди. Липополизахаридите са най-съществените компоненти на външната мембрана и са съставени от три части: липид А, сърцевинен полизахарид и О-странична верига. Липополизахаридът (LPS) е проучен детайлно при род *Salmonella*. Липид А се състои от два фосфорилирани остатъка на глюкозамин, естерифизирани с дълговерижни мастни киселини. Сърцевинният полизахарид е прикрепен към липид А. При *Salmonella* е изграден от 10 захарни остатъци, повечето със специфична структура. Сърцевинният полизахарид съдържа заредени захари и фосфатни групи и допринася за отрицателния заряд на бактериалната повърхност. О-страничната верига или **О антигенът** е къса, повтаряща се последователност от захарни остатъци, някои от които са специфични.

Липополизахаридът предпазва патогенните Грам<sup>-</sup> бактерии от имунната защита на гостоприемника. О-страничната верига се нарича **О антиген**, защото предизвиква имуен отговор. Много Грам<sup>-</sup> бактерии са в състояние бързо да променят състава на странични вериги, като по този начин преодоляват защитните механизми на гостоприемника. Липид А често е токсичен; в резултат на това LPS може действа като **ендотоксин**. Външната мембрана има по-голяма пропускливост от цитоплазмената, поради наличието на поринови канали, съставени от три молекули, наречени порини. През каналите преминават молекули с размери 600 – 700 Da.

### Цитоплазмена мембрана

Цитоплазмената мембрана е най-динамичната структура в прокариотната клетка. Тя е определяща за контакта на клетката с обкръжаващата я среда. Мембраната е **селективна полупропусклива бариера**, която регулира както постъпването на вещества в клетката, така и извеждането им от клетката в средата. Бактериалната мембрана позволява свободно движение на вода и незаредени молекули с маса около 100 Da. По-големи молекули и заредени субстанции се придвижват само с участие на специални мембранни транспортни процеси и **транспортни системи**. Прокариотите са лишени от вътреклетъчни органели, поради което в мембраната са локализирани редица важни метаболитни процеси: **аеробно дишане, фотосинтеза и синтез на АТФ**. Освен транспортни протеини, медиращи постъпването на вещества в клетката прокариотната мембрана съдържа **рецепторни молекули – сензорни протеини**, които определят концентрацията на молекулите в средата и изпращат сигнали в цитоплазмата. Чрез тях, клетката може да установи и отговори на химични сигнали от обкръжаващата я среда. Мембраната съдържа **ензими**, участващи в синтеза клетъчната стена, формирането на септа в делиращи се клетки, мембранный синтез, репликацията на ДНК, фиксацията на CO<sub>2</sub> и окислението на амоняк.

Бактериалните мембрани са съставени от около 40% фосфолипиди и 60% белтъци. Фосфолипидите са амфипатични молекули с полярни, хидрофилни глицеролови „глави“, свързани чрез естерни връзки с две неполярни, хидрофобни мастнокиселинни „опашки“. Тези свойства на липидите им позволяват да формират бислой в мембраната, в който са диспергирани различни структурни и ензимни протеини, които изпълняват повечето мембранни функции. Бактериалните мембрани се различават от клетъчните мембрани на еукариотите по това, че съдържат **наситени**

или **мононенаситени** мастни киселини и нормално **не съдържат стероли**, като холестерол. Ре-дица бактериални мембрани, обаче съдържат пентациклични стерол-подобни молекули наречени **хопаноиди**, които стабилизират мембраната.

Мембраните при архебактериите са различни, което е свързано с адаптирането им към екстремални местообитания. Мембраните формират бислой, но липидите са наситени, разклонени, повтарящи се изопреноидни субединици, свързани с глицерола чрез етерни връзки.

Независимо, че прокариотите нямат мембранни органели, като митохондрии и хлоропласти, някои бактерии притежават **вътреклетъчни мембранни структури**. Често цитоплазматичната мембрана образува **вгъвания**, които заемат голяма част от вътреклетъчното пространство при фототрофните и нитрифициращите бактерии. При нитрифициращите бактерии (*Nitrobacter*, *Nitrococcus*) вътрешните мембранни структури осигуряват по-голяма повърхност във връзка с интензивното дишане. Мембранните системи при фототрофните бактерии съдържат пигменти, поглъщащи светлина (бактериохлорофил и каротеноиди), а също компоненти на фотосинтетичната електрон-транспортна верига и фосфорилиращата система.

Друга мембранна структура при бактериите е **мезозомата**. Мезозомите са инвагинации на цитоплазматичната мембрана под формата на везикули, тубули или ламели. Въпреки, че мезозомите се свързват с различни функции (напр. координация на репликацията на ДНК, формиране на септа при деленето на клетката) много бактериолози смятат, че те са артефакти, получени по време на химическата фиксация на бактериите за електронна микроскопия.

### **Цитоплазма и включения**

Цитоплазмата е съдържанието на клетката, ограничено от цитоплазматичната мембрана. Цитоплазматичната фракция, която има хомогена консистенция и съдържа растворими РНК, ензими, продукти и субстрати на метаболитни реакции се нарича **цитозол**. Друга част от цитоплазмата е представена от структурни елементи: рибозоми, нуклеоид и включения. Включенията в цитоплазмата са органични и неорганични, и най-често са резервни вещества. Някои от включенията нямат собствена мембрана и лежат в цитоплазматичния матрикс, напр. гликоген, цианофицин. Други включения имат обвивка, която е еднослойна и може да се състои само от протеини или да бъде мембранна структура, съставена от протеини и фосфолипиди. Включения с мембрана са поли- $\beta$ -хидроксибутират, карбоксизоми, газови вакуоли.

**Органичните включения** обикновено са резервен източник на въглерод и енергия. **Гликогенът** е разклонен полимер на глюкозата. Глюкозните остатъци са свързани в дълги вериги с  $\alpha$ -1,4-връзки; в местата на разклоненията, връзките са  $\alpha$ -1,6. Гликогенът е диспергиран равномерно цитоплазматичния матрикс под формата на малки гранули и може да се наблюдава само с електронен микроскоп. Гликогенът, наричан още животинска скорбяла, се синтезира от *Escherichia coli*, *Salmonella* и други ентеробактерии, някои видове *Bacillus*, дрожди.

**Поли- $\beta$ -хидроксибутиратът** е полиестер, разтворим в хлороформ, съставен от приблизително 60 остатъка на  $\beta$ -хидроксимаслена киселина, свързани с естерни връзки.

Полихидроксибутиратът се натрупва във включения, които могат да достигнат до 80% от сухата маса на клетката. Наричат се суданофилни, т.к. се оцветяват с багрилото суданово черно и могат да се наблюдават със светлинен микроскоп. Поли- $\beta$ -хидроксимаслена киселина синтезират видове на род *Pseudomonas*, *Bacillus megaterium*, анаеробни фототрофни бактерии.

Гликогенът и поли- $\beta$ -хидроксибутиратът са двете основни съединения, които бактериите използват като резервни източници на въглерод и енергия. Обикновено, бактериите синтезират само гликоген или поли- $\beta$ -хидроксибутират, но някои пурпурни серни бактерии образуват и двете.

**Скорбяла** като резервен източник на въглерод и енергия, образуват бактериите от род *Neisseria* и *Acetobacter pasteurianum*. **Гранулеза** (скорбялоподобно вещество) се съдържа в голямо количество в клетките на видове от род *Clostridium*. **Мастни вещества** под формата на липидни капки образуват и използват като резервен източник на въглерод и енергия, много бактерии, дрожди и други гъби. Микобактериите могат да съдържат до 40% восъци.

**Цианофицинови гранули** образуват цианобактерите. Състоят се от полипептид, изграден от аминокиселините аргинин и аспартат в еквивалентни количества. Цианофициновите гранули служат като резервен азотен източник, който цианобактериите използват при недостиг в средата.

**Газови вакуоли (аерозоми)** са установени при бактерии, обитаващи водна среда (цианобактерии, фототрофни бактерии, *Thiothrix*, *Halobacterium*). Представяват агрегати от газови везикули. Стената на везикулите се състои от протеинови субединици, свързани така, че образуват твърд затворен цилиндър, който е кух и непромокаем за вода, но свободно пропуска атмосферните газове. Чрез газовите вакуоли бактериите „плуват“ близо или на повърхността на водоема и могат да променят разположението си в зависимост от наличието на субстрати, кислород, светлина.

**Карбоксисоми** съдържат клетките на някои автотрофни бактерии (нитрифициращи, фототрофни бактерии, цианобактерии). Имат форма на многостенник с диаметър 90–100 nm, обвит с еднослойна белтъчна обвивка. Карбоксисомите съдържат ензима рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза, който е ключов за фиксацията на  $\text{CO}_2$  в цикъла на Калвин.

**Неорганичните включения** са два основни типа: полифосфатни и серни гранули. Много бактерии съхраняват фосфати като **полифосфатни** или **волутинови** гранули. Полифосфатните естери служат като фосфатно депо и източник на енергия. Полифосфатните гранули се наричат още „**метахроматинови**“ т.к. проявяват свойството метахромазия – оцветяване в цвят, различен от този обогрящия разтвор. Полифосфати образуват някои млечнокисели бактерии (*Lactobacillus bulgaricus*), *Corynebacterium diphtheriae*, дрожди и др.

**Серни гранули** образуват редица фототрофни бактерии (пурпурни и зелени серни бактерии), които използват  $\text{H}_2\text{S}$  като електронен донор в процеса фотосинтеза. Сярата, получена при окислението на  $\text{H}_2\text{S}$  се натрупва в периплазмата или в специални цитоплазмени гранули. При отсъствие на  $\text{H}_2\text{S}$ , натрупаната в клетката сяра се окислява до сулфат.

**Нуклеоид.** Генетичният материал на прокариотите е представен от молекула (молекули) ДНК, разположена в компактна структура, локализирана в ограничен участък на цитоплазмата, без собствена ядрена мембрана (за разлика от еукариотите). ДНК молекулата включва няколко хиляди гена, разположени линейно и се нарича **хромозома**. В химично отношение хромозомата се състои от около 60% ДНК, 30% РНК и 10% белтъци. Обикновено прокариотите съдържат една двуверижна пръстеновидна ДНК, но някои бактерии съдържат линейна ДНК хромозома, а други, като *Vibrio cholerae* и *Borrelia burgdorferi* (съответно причинителите на холера и лаймска болест), имат повече от една хромозома. Нуклеоидът е компактно образование. Стабилизираща роля в организацията му изпълняват специфични белтъци, които участват в „упаковането“ на ДНК.

**Рибозомите** са структурите, в които се извършва белтъчният синтез. Прокариотните рибозоми имат коефициент на седиментация 70S. Те са съставени от две субединици – 30S и 50S. По размери и някои други особености бактериалните рибозоми са сходни с рибозомите на митохондриите и хлоропластите. Малката субединица (30S) съдържа 16S рРНК и в повечето случаи по една молекула от 21 вида белтъци. Голямата субединица (50S) се състои от два типа рРНК (23S и 5S) и около 35 молекули различни белтъци, представени в едно копие. Бактериалната клетка съдържа от 5000 до 50000 рибозоми.

### Капсула и слизест слой

Върху клетъчната стена на много бактерии се отлагат слоеве с високо водно съдържание. **Капсулата** е добре организиран слой, който е тясно свързан с клетката и не се отмива лесно. **Слизестият слой** е дифузна зона от неорганизиран материал, който лесно се отделя.

Капсулата и слизестите слоеве обикновено се състоят от **полизахариди** и/или **пептиди**. **Капсулните полизахариди** освен глюкоза съдържат аминокиселини, рамноза, уронови киселини, 2-кето-3-дезоксигалактонова киселина и органични киселини, като пирогроздена и оцетна. Полизахаридни капсули са установени при *Streptococcus mutans*, *S. salivarius*, *Xanthomonas*, *Corynebacterium*. При *Bacillus anthracis* капсулата е белтъчна и се състои от поли-D-глутаминова киселина.

Редица компоненти на капсулата се отделят в средата под формата на **слуз**. Обилно образуване на слуз се наблюдава при култивиране на среди, съдържащи захароза. Хетероферментативната млечнокисела бактерия *Leuconostoc mesenteroides* бързо превръща разтвор, съдържащ тръстикова захар в декстран (слуз). Това превръщане протича извън клетката и се катализира от извънклетъчна хексозилтрансфераза–декстранзахараза. Декстранът се състои от остатъци на  $\alpha$ -D-глюкоза, свързани с 1,6 връзки, т.е. 1,6- $\alpha$ -глюкан.

Капсулата не е необходима за бактериалния растеж и репродукция, но дава известно преимущество. (1) Придава на някои патогенни микроорганизми резистентност към фагоцитоза. Например, *Bacillus anthracis* „избягва“ поглъщане от фагоцитите, т. к. лизозомните ензими на фагоцитите не могат да инициират хидролиза на поли-D-глутаминовата капсула. (2) Капсулата е с високо водно съдържание и предпазва клетката от изсушаване. (3) Капсулата изключва бактериофаги и повечето хидрофобни токсични материали, като детергенти. (4) Капсулата и слизестите слоеве често медираат прикрепяне на клетките към твърди повърхности във водна среда или повърхността на тъканите на гостоприемника. (5) Капсулни материали (например декстран) се синтезират при усвояване на захари и представляват резерви на въглехидрати за метаболизма.

### Фимбрии, пили, флагелуми

**Фимбриите** и **пилите** са фини, къси израстъци на повърхността на прокариотната клетка, които нямат отношение към подвижността и са по-тънки от флагелумите. Клетката може да бъде покрита с до 1000 **фимбрии**, видими само с електронен микроскоп. Фимбриите са характерни предимно за Грам-отрицателни бактерии; най-често участват в прикрепянето на бактериите към повърхности, субстрати или други клетки. **Пилите** (F или sex пили) са подобни израстъци; от 1 до 10 на клетка. Пилите са детерминирани от половия фактор (F плазмид) или други конюгативни плазмиди и са необходими за бактериалната конюгация. Някои бактериални вируси се прикрепят специфично към рецептори върху пили и стартират репродуктивния си цикъл

Повечето бактерии се придвижват с **флагелуми**. Броят и разположението на флагелумите имат таксономично значение. Разграничават се 4 типа клетки: монотрихи, лофотрихи, амфитрихи, перитрихи.

Бактериалният флагелум е съставен от три части – филамент (нишка), базално тяло и кука, свързваща нишката с базалното тяло. **Нишката** е кух, ригиден цилиндър, изграден от субединици на белтъка флагелин. **Куката** е съставена от различни протеинови субединици. **Базалното тяло** е най-сложната част от флагелума. При *E. coli* и повечето Грам<sup>-</sup> бактерии, е съставено от четири пръстена, свързани с централна ос. Най-външните L- и P пръстени се свързват съответно с липополизахаридния и пептидогликановия слой. Вътрешният M пръстен контактува с плазмената мембрана, а S пръстенът е разположен над него. Грам<sup>+</sup> бактерии имат само два пръстена – вътрешен, свързан с цитоплазмената мембрана и външен, свързан с пептидогликана. Флагелумите се движат в резултат на взаимодействието между S- и M пръстените. Оста на базалното тяло се разполага между куката и края на M пръстена, който свободно се върти в цитоплазмената мембрана, а S пръстенът е прикрепен и е неподвижен. Потокът от протони между двата пръстена или между базалното тяло и обкръжаващите го мембранни белтъци генерира протондвижеща сила, която задвижва флагелумите. P- и L пръстените при Грам<sup>-</sup> действат като опора на въртящата се ос.

### Бактериални ендоспори

Редица Грам<sup>+</sup> бактерии могат да формират специални резистентни, инертни структури, наречени **ендоспори**. Ендоспорите се развиват във вегетативните клетки на бактерии от родове *Bacillus*, *Clostridium*, *Sporosarcina*. Спорите са високо-резистентни към стресови фактори на средата, като топлина, ултравиолетови лъчи, химични дезинфектанти и изсушаване и са начин за преживяване на условия на средата с критична влажност и хранителни вещества. Ендоспорите често преживяват обработка при 100°C в продължение на 30 – 60 min.

Спорите могат да се разполагат централно, субтерминално или терминално в майчината клетка (спорангиум). Понякога спорите са с по-голям диаметър и причиняват издуване на спорангиума. Структурата на спората е комплексна. Спорите често са обкръжени от тънка обвивка, наречена **екзоспориум**. **Обвивката на спората** (екзина), която лежи под екзоспориума е съставена от няколко протеинови слоя; тя е непроницаема и отговорна за резистентността към химични вещества. **Кортексът**, който може да заеме повече от половината от обема на спората, се разполага под обвивката. Той се състои от пептидогликан, който е с по-малко напречни връзки отколкото във вегетативната клетка. **Стената на спората** (интина) е навътре от кортексът и обкръжава протопласта или сърцевината. Сърцевината на спората съдържа нормални клетъчни

структури, като рибозоми и нуклеоид. Повече от 15% от сухото вещество на спората представлява дипиколинова киселина, свързана с калциеви йони. Калциевият дипиколинат стабилизира споровите нуклеинови киселини. Дехидратацията на протопласта също е от значение за терморезистентността. В процеса на спорообразуване водата се отстранява осмотично от протопласта, което го защитава от температурно и радиационно повреждане.

**Спорогенезата** (спорулацията) нормално започва при спиране на растежа, вследствие изчерпване на хранителните вещества. Тя е комплексен процес и може да бъде разделен на 7 етапа. (I) – формира се аксиален филамен от ядрен материал; (II) – цитоплазмената мембрана се вгъва навътре, затваря част от ДНК и формира септа; (III) – мембраната продължава да расте и поглъща незрялата спора, като по този начин я обвива във втора мембрана; (IV) – образува се кортексът между двете мембрани; натрупват се калциеви йони и дипиколинова киселина; (V) – около кортексът се формира протеиновата обвивка; (VI) – формира се зрялата спора: завършва синтеза на споровата обвивка; увеличава се терморезистентността и пречупването; (VII) – литични ензими разрушават спорангиума и спорите се освобождават. Процесът на спорулация при *Bacillus megaterium* продължава около 10 часа.

Трансформацията на спящите спори във вегетативни клетки също е комплексен процес и протича в 3 етапа: (1) активация, (2) герминация (покълване), (3) прорастване.

Еукариотната клетка представлява високоорганизирана биологична система, чиято структурна организация отразява сложността на функциите, които тя изпълнява. За разлика от прокариотните клетки, еукариотите се характеризират с ясно изразена вътрешна компартментализация, при която различни биохимични процеси са пространствено разделени в специализирани мембранно-ограничени органели. Еукариотната клетка съдържа добре развита ендомембранна система, която включва ендоплазмения ретикулум, апарата на Голджи, лизозомите и различните видове везикули.

**Ендоплазменият ретикулум (ЕР)** представлява най-обширната и комплексна мембранна система в еукариотната клетка. Изграден е от система от плоски цистерни, каналчета (тубули) и вакуоли (везикули), които се простират из цялата цитоплазма. Тази мембранна система е пряко свързана с външната мембрана на ядрената обвивка. Вътрешното пространство на ретикулума, известно като лумен, представлява отделен компартмент, чиито химичен състав и условия се различават съществено от тези на цитозола.

Разграничават се два основни типа ендоплазмен ретикулум – грануларен (грапав, груб, зърнест, ергастоплазма, алфа-цитомембрани) и агрануларен (гладък, бета-цитомембрани) ендоплазмен ретикулум. Гранулираният ендоплазмен ретикулум се характеризира с наличието на рибозоми, прикрепени към цитозолната страна на мембраната, което му придава характерния „зърнест“ вид при електронно-микроскопско наблюдение. Прикрепването на рибозомите е функционално и временно, като то се осъществява само по време на синтеза на протеини, предназначени за секреция, за вграждане в мембраните или за насочване към определени органели като лизозомите. Мембраните на грануларния ендоплазмен ретикулум обикновено образуват паралелно подредени цистерни, което осигурява голяма повърхност за синтез на протеини и първоначално нагъване на полипептидните вериги в лумена. Мембраната на тези цистерни е с дебелина 5 – 6 nm, с високо глицерофосфатидно (90 – 95%) и в частност лецитинно (55%) съдържание.

Луменът на зърнестия ендоплазмен ретикулум представлява специфична вътрешна среда, в която новосинтезираните полипептидни вериги навлизат още по време на синтеза им. Вътре в лумена те претърпяват първоначално нагъване, образуване на дисулфидни връзки и начални етапи на посттранслационни модификации. В лумена на органела се намират във висока концентрация молекулни чаперони и ензими, които са пряко свързани с тези функции и осигуряват контрол на качеството на синтезираните протеини.

Гладкият ендоплазмен ретикулум се различава структурно от грануларния по липсата на прикрепени рибозоми и преобладаващите тубулни мембранни структури. Тези тубули образуват сложна, триизмерна мрежа, която може да заема значителна част от цитоплазмата, особено в клетки със силно развит липиден метаболизъм. Протеини като ретикулоните са отговорни за поддържането на тубуларната форма на гладкия ЕР, докато други протеинови комплекси осигуряват плоската геометрия на цистерните в гранулирания сектор. Протеинови комплекси като Sec61 транслоконният комплекс, рибозомни рецептори (p180, RRBP1) и TRAP-комплексът, формират плътни мембранни зони, които фиксират рибозомите, ограничават мембранната деформация и насърчават ламеларната организация.

Ендоплазменият ретикулум не е статична структура, а динамичен органел, който непрекъснато променя своята организация в зависимост от физиологичното състояние и функционалните нужди на клетката. Например, тубулите могат да се трансформират в цистерни и обратно. Съотношението между грапавия и гладкия ендоплазмен ретикулум варира значително в различните типове клетки. Клетките, които синтезират и секретират големи количества протеини (например клетките на панкреаса или слюнчените жлези), притежават силно развит грапав ендоплазмен ретикулум. Ендоплазменият ретикулум изпълнява основна роля в синтеза, модификацията, транспорта и регулацията на широк спектър от биомолекули. Неговите функции са тясно свързани с разделянето му на функционални домейни, които осигуряват специфични условия за осъществяването на различни клетъчни процеси.

Една от основните функции на ендоплазмения ретикулум е участието му в синтеза на протеини. Протеините, предназначени за секреция, както и тези, които ще бъдат интегрирани в мембраните или лумена на ендоплазмения ретикулум, апарата на Голджи, лизозомите или плазмемната мембрана, първоначално се насочват към ЕР. Към тази група спадат и протеините на ядрената обвивка и мембранните протеини на пероксизомите. Насочването на рибозомата към ЕР става чрез сигнална секвенция, разположена в N-края на нарастващата полипептидна верига. Тези сигнални последователности обикновено са с дължина между 15 и 40 аминокиселини и съдържат хидрофобен участък от около 7 – 12 аминокиселинни остатъка. Сигналната секвенция се отстранява протеолитично по време на въвеждането на протеина в лумена на ЕР. Интегралните мембранни протеини се задържат в липидния бислой чрез хидрофобни последователности. Тези мембранно-пресичащи участъци обикновено са  $\alpha$ -спирали, съставени от около 20 – 25 хидрофобни аминокиселини.

При бозайниците, по-голямата част от протеини се внасят в ендоплазмения ретикулум ко-транслационно. За разлика от тях, протеините, които остават в цитозола или се насочват към митохондриите, хлоропластите, вътрешността на ядрото или матрикса на пероксизомите, се синтезират върху свободни рибозоми и се освобождават в цитозола след завършване на трансляцията. След навлизането си в лумена на ендоплазмения ретикулум, протеините претърпяват пост-транслационни модификации, които са от съществено значение за тяхното правилно функциониране. Сред тези процеси са отстраняването на сигналната секвенция, образуването на дисулфидни връзки, началната гликозилизация и правилното пространствено нагъване на полипептидните вериги. Ендоплазменият ретикулум разполага със система за контрол на качеството, която разпознава неправилно нагънатите или дефектни протеини и ги насочва към деградация. Неправилно нагънатите протеини се прехвърлят към трансмембранен комплекс с убиквитин-лигазна активност, пренасят се обратно в цитозола, където се полиубиквитинират и впоследствие се разграждат в протеазомата.

Ендоплазменият ретикулум играе основна роля и в синтеза на липиди. Поради силно хидрофобния си характер, мембранните липиди не могат да се синтезират свободно във водната среда на цитозола, а се образуват в тясна асоциация с вече съществуващи клетъчни мембрани. Мембраните на гладкия ендоплазмен ретикулум са основното място за биосинтез на фосфолипиди, холестерол и други липидни компоненти, които са необходими за изграждането на плазмалемата и мембраните на вътреклетъчните органели. Синтезираните липиди се вграждат директно в мембраната на ретикулума и впоследствие се транспортират към други мембранни системи чрез транспортни мехурчета или чрез директен трансфер в контактни зони между органелите.

Важна функция на гладкия ендоплазмен ретикулум е участието му в детоксикацията на вредни вещества. Ензимите, разположени в неговите мембрани, катализират детоксикацията на мастноразтворими лекарства и токсични метаболити, превръщайки ги във водоразтворими съединения, които могат лесно да бъдат изведени от организма. По този начин ендоплазменият ретикулум играе защитна роля и допринася за поддържането на вътрешната среда на клетката. Агрануларният ендоплазмен ретикулум има съществено значение и за регулацията на вътреклетъчната хомеостаза на калциевите йони. Той служи като основно място за съхранение на калциеви йони и участва в бързото им освобождаване и обратно натрупване в отговор на клетъчни сигнали. В лумена на гладкия ЕР се поддържа концентрация на калций, която е хиляди пъти по-висока от тази в цитозола. Това се постига чрез множество калциеви помпи разположени в мембраната.

**Апаратът на Голджи** е съставен от близко разположени една до друга плоски мембранни цистерни и асоциираните с тях везикули. Броят на цистерните обикновено варира между пет и десет, като техният размер, форма и брой зависят от типа клетка и от интензивността на секреторната ѝ активност. Цистерните са леко извити, с разширени краища, от които често се отделят транспортни везикули. Мембраните им са гладки и лишени от рибозоми, което улеснява разграничаването на апарата на Голджи от ендоплазмения ретикулум.

Отличителна характеристика на комплекса на Голджи е неговата ясно изразена полярност, както в структурно, така и във функционално отношение. Той е организиран в четири морфологично и функционално различни области: *cis*-край (полюс), медиална част, *trans*-край (полюс) и *trans*-Голджи мрежа.

От страната, обърната към ендоплазмения ретикулум, се намира т.нар. *cis*-полюс, който представлява входната зона на органела. *Cis*-областта е изградена от мрежа от мембрани и везикули, които приемат транспортните мехурчета, идващи от ендоплазмения ретикулум. Тази зона често се означава като *cis*-Голджи мрежа и изпълнява ролята на първоначален приемен и сортиращ център. Мембраните в тази област са тясно свързани с мембранната система на ендоплазмения ретикулум и представляват преходна зона между двата органела. Медиалната част на апарата на Голджи е изградена от средните цистерни. Мембраният състав на средните цистерни се различава както от този на *cis*-, така и от този на *trans*-края, което отразява последователния характер на процесите, протичащи в апарата на Голджи. От противоположната страна се намира *trans*-полюсът на апарата на Голджи, който е ориентиран към плазмената мембрана и другите клетъчни органели. *Trans*-края преминава в *trans*-Голджи мрежа – сложна система от мембранны тубули и везикули, която осъществява крайното сортиране и експортиране на протеините. Тук мембраните са по-динамични в сравнение с тези на средните цистерни. Транс-Голджи мрежата е структурно приспособена за интензивно образуване на везикули, които транспортират молекули към различни клетъчни дестинации.

В непосредствена близост до апарата на Голджи обикновено се наблюдава голямо количество транспортни везикули с различен размер и електронна плътност. Тези везикули са неразделна част от структурата на органела и участват в обмена на мембранен и луменен материал както между отделните цистерни, така и между апарата на Голджи и други клетъчни компартменти.

Структурната организация на апарата на Голджи е тясно свързана с цитоскелета на клетката. Микротубулите играят съществена роля за позиционирането на органела, който при повечето животински клетки е разположен в близост до клетъчното ядро и центрозома. Това централно разположение улеснява ефективния транспорт на везикули между ендоплазмения ретикулум, апарата на Голджи и плазмената мембрана. В растителните клетки апаратът на Голджи има някои структурни особености. Вместо един голям комплекс, както често се наблюдава при животинските клетки, той е представен от множество отделни диктиозоми, разпръснати из цитоплазмата.

Една от основните функции на апарата на Голджи е модификацията на протеините (посттранслационен процесинг), които идват от ендоплазмения ретикулум. Новосинтезираните протеини често съдържат въглехидратни вериги, добавени в ретикулума, които в апарата на Голджи претърпяват допълнителни промени. Тези промени включват отстраняване на определени захарни остатъци и добавяне на нови, което води до образуването на зрели гликопротеини. Процесът на гликозилиране е строго регулиран и специфичен за отделните цистерни на апарата на Голджи. Тук се осъществява крайната модификация на N-свързаните олигозахариди, които се добавят към протеините в ендоплазмения ретикулум. Процесингът на N-свързаните олигозахариди на лизозомните протеини се различава съществено от този на секретиранияте протеини или тези на плазмената мембрана. Вместо отстраняване на манозни остатъци, протеините, предназначени за лизозомите, претърпяват фосфорилиране на манозни остатъци. В апарата на Голджи се осъществява и O-свързано гликозилиране – добавяне на въглехидрати към страничните вериги на серинови и треонинови остатъци. За разлика от N-свързаното гликозилиране, тук захарните остатъци се добавят последователно един по един. При бозайниците апаратът на Голджи съдържа над 250 различни ензима, които катализират добавянето и модифицирането на захарни остатъци в гликопротеините.

Освен участието си в посттранслационния процесинг на протеини, апаратът на Голджи играе ключова роля и в липидния метаболизъм, по-специално в синтеза на гликолипиди и сфингомиелин. Глицерофосфолипидите, холестеролът и церамидът се синтезират в ендоплазмения ретикулум. Впоследствие в апарата на Голджи от церамид се образуват сфингомиелин и различни гликолипиди.

Сортирането на протеини и липиди е една от най-важните функции на апарата на Голджи. След като бъдат модифицирани, протеините и липидите трябва да бъдат насочени към тяхното крайно местоположение. Това се осъществява главно в *trans*-Голджи мрежата, където се разпознават въз основа на специфични сигнални последователности или химични модификации. Най-добре охарактеризираният механизъм за сортиране на протеини в апарата на Голджи е селективният транспорт на протеини към лизозомите. Лизозомните протеини се маркират чрез маноза-6-фосфат, които се образуват в резултат на модификация на техните N-свързани олигозахариди

скоро след навлизането им в апарата на Голджи. Тези маноза-6-фосфатни остатъци се разпознават от специфични трансмембранни рецептори в *trans*-Голджи мрежата. Цитозолните домени на тези рецептори насочват комплекса към везикули, предназначени за късните ендозоми, които по-късно съзряват в лизозоми.

Апаратът на Голджи играе съществена роля в секрецията на клетъчни продукти. Той участва както в непрекъснатата секреция, при която молекулите непрекъснато се доставят до плазмената мембрана, така и в регулираната секреция, характерна за специализирани клетки като ендокринни и нервни. В тези клетки апаратът на Голджи участва в образуването на секреторни гранули, в които хормони, ензими или невротрансмитери се концентрират и съхраняват до получаване на подходящ сигнал за освобождаване.

В растителните клетки, апаратът на Голджи изпълнява допълнителни функции, свързани със синтеза и транспорта на сложните полизахариди на клетъчната стена. Клетъчната стена на растенията е изградена от три основни типа полизахариди. Целулозата, която е преобладаващият компонент, представлява линеен полимер от глюкозни остатъци и се синтезира директно на клетъчната повърхност от ензими, локализирани в плазмената мембрана. Останалите полизахариди на клетъчната стена, като хемицелулози и пектини, са сложни, разклонени молекули, които се синтезират в апарата на Голджи и след това се транспортират във везикули до клетъчната повърхност. Синтезът на полизахаридите на клетъчната стена е толкова интензивен, че до 80% от метаболитната активност на апарата на Голджи в растителните клетки може да бъде насочена към производството на полизахариди. Апаратът на Голджи има значение и за поддържането на полярността на клетките, особено при епителните клетки. Чрез прецизното насочване на мембранни и секреторни компоненти към определени области на плазмената мембрана той допринася за функционалната асиметрия на клетките и за правилната организация на тъканите.

**Лизозомите** представляват специализирани едномембранни органели, които функционират като основен храносмилателен апарат на еукариотната клетка. Формата и размерът им варират значително в зависимост от вида на материалите, които подлежат на разграждане. Обикновено те се наблюдават като сферични или овални везикули с диаметър между 0.1 и 1.2  $\mu\text{m}$ . Те съдържат приблизително 60 различни ензими (нуклеази, протеази, глюкозидази, липази, фосфатази, сулфатази, фосфолипази), разграждащи практически всички основни типове биологични макромолекули – протеини, нуклеинови киселини, въглехидрати и липиди. Концентрацията и съставът на ензимите могат да варират в зависимост от типа клетка и от функционалното състояние на лизозомата. Мембраната на лизозомите има специфичен липиден и протеинов състав, различен от този на други вътреклетъчни мембрани. Тя е богата на гликопротеини, известни като LAMP (*lysosome-associated membrane proteins*). Олигозахаридните вериги на тези протеини са разположени от страната на лумена, образувайки защитен гликокаликс, който предпазва мембранните липиди и протеини от действието на лизозомните ензими.

Повечето лизозомни ензими представляват кисели хидролази. Те проявяват оптимална активност при кисело рН (приблизително 4.6), което е характерно за вътрешната среда на лизозомите, но са неактивни при неутралното рН (около 7.2), характерно за цитозола. Поддържането на киселото рН в лизозомите се осъществява чрез активно натрупване на протони ( $\text{H}^+$ ) във вътрешността им. Това се постига посредством протонна помпа (V-тип АТРase), локализирана в лизозомната мембрана, която използва енергия от хидролизата на АТФ, за да транспортира протони от цитозола в лизозомата. В резултат на този активен транспорт концентрацията на протони в лизозомите е приблизително сто пъти по-висока в сравнение с тази в цитозола, което е от решаващо значение за нормалната им функция. Освен протонни помпи, мембраната съдържа и специфични транспортни протеини, които позволяват на крайните продукти от храносмилането, като аминокиселини, монозахариди и нуклеотиди, да преминават обратно в цитозола, където могат да бъдат използвани от клетката.

Една от основните функции на лизозомите е разграждането на вещества, постъпили в клетката от извънклетъчната среда чрез ендоцитоза. Тази функция на лизозомите е тясно свързана не само с тяхната роля в клетката, но и с механизма на тяхното образуване. Лизозомите се формират в резултат на сливане на транспортни везикули, получени от *trans*-Голджи мрежата, с късни ендозоми, които съдържат молекули, поети чрез ендоцитоза от плазмената мембрана. Особено значение лизозомите имат в процесите на клетъчна защита и имунен отговор. В специализирани

клетки на имунната система, като макрофаги и неутрофили, лизозомите участват в разграждането на погълнати микроорганизми и чужди частици. След фагоцитоза патогените се подлагат на лизозомно разграждане, което води до тяхното унищожаване.

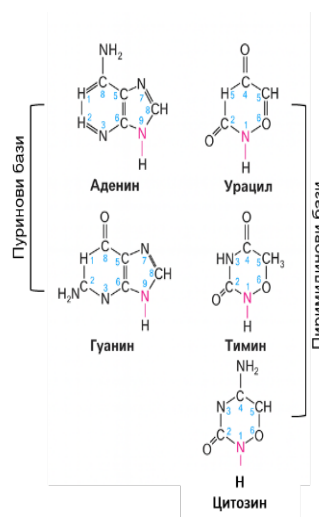
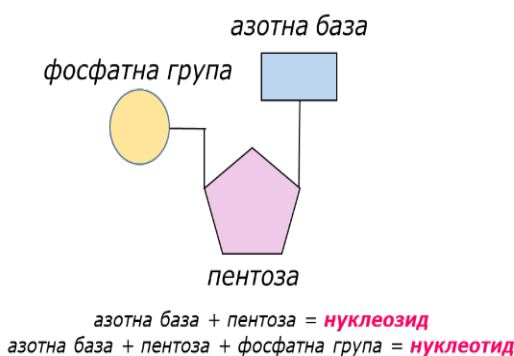
Освен разграждането на молекули, постъпили в клетката чрез ендоцитоза, лизозомите са отговорни и за автофагията – процес, чрез който клетката разгражда собствените си компоненти. Автофагията позволява отстраняването на увредени органели, неправилно нагънати протеини и остарели структури, като по този начин се поддържа функционалната цялост на клетката. Първият етап на автофагията включва обграждане на малка част от цитоплазмата или на цитоплазмен органел (например митохондрий) от мембрана, произхождаща от ендоплазмения ретикулум. Така се формира двумембранна везикула, наречена автофагозома. Впоследствие автофагозомата се слива с лизозома, при което съдържанието ѝ се подлага на ензимно разграждане. Автофагията е строго регулиран процес, който се активира по време на ембрионалното развитие и в отговор на клетъчен стрес. Процесът играе ключова роля в онтогенезата (например при метаморфозата на насекомите), където е необходимо значително преструктуриране на тъканите. Освен това автофагията се активира при дефицит на хранителни вещества, като позволява на клетките да разграждат несъществени макромолекули и да рециклират техните градивни елементи за поддържане на жизненоважни метаболитни процеси.

Друга важна функция на лизозомите е участието им в програмираната клетъчна смърт. При определени условия лизозомната мембрана може да стане частично пропусклива, което да доведе до освобождаване на хидролитични ензими в цитозола. Това може да инициира каскади от събития, които допринасят за апоптозата или за други форми на клетъчна смърт. Чрез своята дейност лизозомите гарантират както енергийна и метаболитна ефективност, така и защита на клетката от натрупване на увредени или потенциално опасни структури.

**Вакуолите** представляват специализирани, ограничени с мембрана органели, които са част от ендомембранната система на еукариотната клетка. Въпреки че могат да се срещат и в животински клетки, те са най-добре развити и функционално най-значими в растителните клетки, където често заемат по-голямата част от клетъчния обем. Структурно вакуолата в растителните клетки е отделена от цитозола чрез единична мембрана, наречена тонопласт. Тонопластът е селективно пропусклив и притежава уникален набор от транспортни протеини и йонни помпи, които позволяват на вакуолата да поддържа вътрешна среда, коренно различна от тази на обкръжаващата я цитоплазма. Вътрешността на органела е изпълнена с клетъчен сок – воден разтвор, съдържащ неорганични йони, захари, аминокиселини, органични киселини и различни вторични метаболити.

Една от основните функции на вакуолите е поддържането на тургорното налягане в растителната клетка. Чрез натрупване на разтворими вещества вакуолата осигурява приток на вода, което води до повишаване на вътрешното налягане и придава механична здравина на клетката. Тургорното налягане е от съществено значение за поддържането на формата на растителните клетки и за растежа на тъканите. Вакуолите изпълняват важни функции и в съхранението на вещества. Те служат като депа за резервни хранителни вещества, като захари, органични киселини и аминокиселини, които могат да бъдат използвани при нужда. Друга съществена функция на вакуолите е участието им в детоксикацията и изолирането на потенциално вредни вещества. Те могат да натрупват тежки метали, токсични йони и метаболитни отпадни продукти, като по този начин ги изолират от чувствителните клетъчни структури. Вакуолите имат и функция, сходна с тази на лизозомите, особено в растителните клетки. Те съдържат хидролитични ензими и участват във вътреклетъчното разграждане на макромолекули, стари органели и увредени клетъчни компоненти. Те често съдържат пигменти като антоциани, които придават характерни цветове на цветове, плодове и листа.

Нуклеиновите киселини представляват последователности от химически свързани субединици, чиято основна роля е съхранението, предаването и експресията на генетичната информация. Съществуват два основни типа нуклеинови киселини – дезоксирибонуклеинова киселина (ДНК) и рибонуклеинова киселина (РНК), всяка от които притежава специфични структурни характеристики и биологични функции. Нуклеиновите киселини са изградени от нуклеотидни единици, като всеки нуклеотид се състои от три компонента: азотна база, монозахарид (пентоза) и фосфатна група. Азотните бази се класифицират в две категории – пурины и пиримидини. Пурините включват аденин (А) и гуанин (Г) и са изградени от слети пет- и шестчленен пръстен. Пиримидините – цитозин (С), тимин (Т) и урацил (У) – съдържат един шестчленен пръстен. В ДНК се срещат аденин, гуанин, цитозин и тимин, докато РНК съдържа аденин, гуанин, цитозин и урацил, който замества тимина. Монозахаридът е петвъглеродна захар с циклична структура. При ДНК това е 2-дезоксирибоза, която притежава хидроксилни групи (–ОН) на първата, третата и петата позиция на пръстена, но има водороден атом (–Н) на втората позиция, вместо хидроксилна група. При РНК, монозахаридът е рибоза, който съдържа хидроксилна група на втора позиция. Тази разлика изглежда минимална, но тя има съществени последици за стабилността и функциите на молекулите. Липсата на хидроксилна група на втората позиция при ДНК я прави по-устойчива на хидролиза, което обуславя ролята ѝ като молекула за дълготрайно съхранение на генетичната информация. Фосфатната група е третият компонент на нуклеотида и съдържа фосфорен атом, свързан с кислородни атоми. При нуклеотидите фосфатната група е свързана към петата позиция на захарта чрез фосфоестерна връзка. Азотната база и монозахаридът са свързани посредством N-глюкозидна връзка, като аденинът и гуанинът се свързват чрез азотния атом в позиция 9 на пуриновия пръстен, а цитозинът, тиминът и урацилът – чрез азотния атом в позиция 1 на пиримидиновия пръстен. В резултат на това свързване се образува нуклеозид. При добавяне на фосфатна група към петата позиция на захарта се формира нуклеотид.



Нуклеотидите се свързват в полимерни вериги чрез образуване на фосфоестерни връзки. Тези връзки се установяват между 3'-хидроксилната група на един нуклеотид и 5'-фосфатната група на следващия нуклеотид. Получената полинуклеотидна верига притежава ясно изразена насоченост: единият ѝ край съ-

държа свободна 5'-фосфатна група (5'-край), а другият – свободна 3'-хидроксилна група (3'-край). По правило нуклеотидната последователност винаги се записва и анализира в посока от 5' към 3' край. Тази насоченост е от съществено значение за всички основни биологични процеси, включително репликация, транскрипция и трансляция.

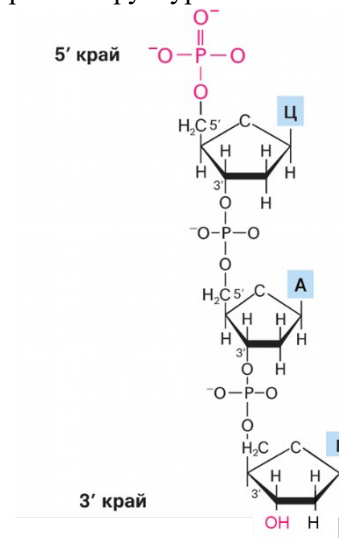
Скелетът на полинуклеотидната верига се състои от редуващи се захарни и фосфатни остатъци, образуващи регулярна и повтаряща се структура. Азотните бази излизат навън от този захарно-фосфатен скелет и участват в специфични взаимодействия.

Около N-глюкозидната връзка между азотната база и захарта съществува възможност за ротация, която се характеризира с торзионния ъгъл на тази връзка. В зависимост от стойността

на ъгъла нуклеотидът може да заема син- или анти-конформация. При син-конформацията пуриновият пръстен или кислородният атом на пиримидиновата база са разположени над пентозния пръстен, докато при анти-конформацията те са насочени в противоположна посока спрямо захарта. Анти-конформацията е преобладаваща в природните ДНК и РНК молекули, докато син-конформацията има значение при специфични структури, като например Z-ДНК.

Разбирането на вторичната структура на ДНК е резултат от поредица експериментални открития. През 50-те години на XX век, Ервин Чаргаф анализира нуклеотидния състав на различни ДНК молекули чрез хроматографски методи. Той установява, че количеството на адениновите остатъци е равно на това на тиминовите ( $A = T$ ), а количеството на гуаниновите – на цитозиновите ( $G \equiv C$ ), като съотношението между пурины и пиримидини винаги е 1:1. Това наблюдение, известно като правилото на Чаргаф, предполага специфична организация на азотните бази в ДНК молекулата.

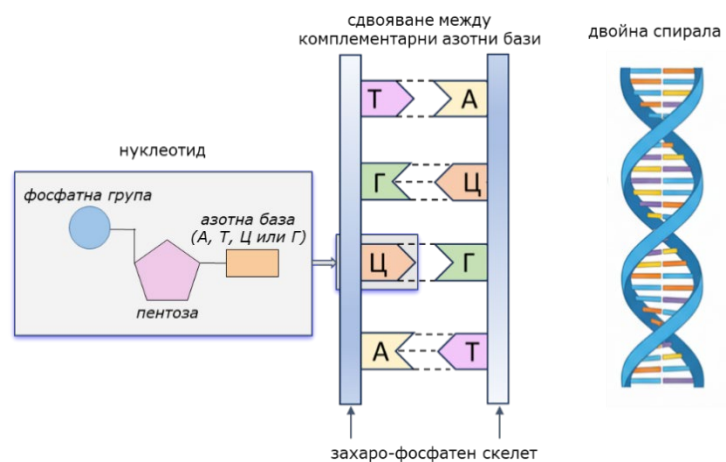
По същото време Розалинд Франклин и Морис Уилкинс провеждат рентгеноструктурни анализи на ДНК молекули. Получените дифракционни модели разкриват спираловидния характер на молекулата. Данните показват диаметър на ДНК от приблизително 2 nm, разстояние между последователни обороти на спиралата от около 3,4 nm и наличие на приблизително 10 нуклеотидни двойки на оборот. Тези параметри свидетелстват за регулярна и добре организирана спирална структура.



През 1953 г. Джеймс Уотсън и Франсис Крик предлагат модел на ДНК, който интегрира всички налични експериментални данни. Според този модел, ДНК е изградена от две полинуклеотидни вериги, усукани около една обща ос и образуващи дясновъртяща двойна спирала. Захаро-фосфатните им скелети са разположени по периферията на молекулата и формират външната ѝ повърхност, докато азотните бази са ориентирани към центъра и изграждат вътрешната сърцевина. Това подреждане позволява хидрофилният скелет да бъде максимално изложен на водната среда, а хидрофобните бази да бъдат защитени във вътрешността на структурата. Дясновъртящият характер на спиралата означава, че при наблюдение по оста на молекулата захаро-фосфатните вериги се завъртат по посока на часовниковата стрелка. По протежение на спиралата се оформят две надлъжни бразди – голяма и малка, които служат като места за специфично взаимодействие с регулаторни белтъци, разпознаващи определени ДНК последователности.

Двете полинуклеотидни вериги се свързват помежду си чрез специфично базово сдвояване. Аденинът от едната верига се свързва с тимин от другата, образувайки  $A=T$  двойка, а гуанинът – с цитозин, образувайки  $G \equiv C$  двойка. Това специфично сдвояване е в основата на комплементарността между веригите и обяснява правилото на Чаргаф. Свързването между комплементарните бази се осъществява чрез водородни връзки.  $A=T$  двойката се стабилизира от две водородни връзки, докато  $G \equiv C$  двойката се стабилизира от три, което допринася за по-високата стабилност на  $G \equiv C$  богатите участъци.

Азотните бази в базовите двойки не лежат в една и съща равнина, а са леко отместени една спрямо друга, образувайки конфигурация, наподобяваща витло. Ъгълът на отместване е приблизително  $12^\circ$  при  $A=T$  двойките и около  $7^\circ$  при  $G \equiv C$  двойките.



Двете вериги в молекулата на ДНК са антипаралелни: едната е ориентирана от 5' към 3' край, а другата – от 3' към 5' край. Тази антипаралелност е критична за стабилността на молекулата и представлява ключов елемент от модела на Уотсън–Крик.

Вертикалните взаимодействия между съседни азотни бази, известни като стекинг-взаимодействия, възникват благодарение на малкото разстояние между базите, което попада в границите на Ван дер Ваалсовия радиус. Те включват диполни взаимодействия, Лондонови дисперсионни сили и хидрофобни ефекти. Стекинг-взаимодействията допринасят значително за стабилността на ДНК молекулата, често в същата степен, както и водородните връзки.

ДНК молекулата не съществува в един-единствен конформационен вид, а може да приема различни структурни форми в зависимост от условията на средата. В-конформацията е преобладаващата форма на ДНК молекулите при физиологични условия в живите клетки и във водни разтвори със съдържание на вода около 90%. В-ДНК съдържа приблизително 10 нуклеотидни двойки на оборот на спиралата, разстоянието между два последователни оборота е около 3,4 nm и се оформят две ясно изразени бразди – голяма и малка.

А-конформацията се наблюдава в разтвори с по-ниско водно съдържание (около 70%). А-ДНК е преобладаващата конформация при двойноверижни РНК молекули и при хибридни ДНК–РНК дуплекси. При тази форма азотните бази са наклонени спрямо централната ос на спиралата, което води до структура с около 11 нуклеотидни двойки на оборот и разстояние между оборотите от приблизително 2,55 nm.

Z-конформацията представлява лявовъртяща спирала, което е сравнително необичайно явление в живата клетка. Z-ДНК се среща в ограничени участъци при алтернативни пурин–пиримидинови последователности, при които пурините заемат син-конформация, а пиримидините – анти-конформация. Тази форма съдържа 12 нуклеотидни двойки на оборот и се характеризира с наличие на една централна бразда вместо две.

За разлика от ДНК, която обикновено е двойноверижна, РНК молекулите са предимно едностранни. Въпреки това РНК може да образува локални вторични структури чрез базово сдвояване между различни участъци на една и съща верига. Това се осъществява благодарение на наличието на палиндромни последователности, при които дадена нуклеотидна последователност е последвана от своята обратна комплементарна последователност. Когато такива палиндромни области са разположени близо една до друга, РНК молекулата може да се огъне и да образува базови двойки между комплементарните участъци. В резултат се формира структура, известна като фуркета (стъбло–бримка). Стъблото представлява двойноверижен участък, стабилизирани от водородни връзки и стекинг-взаимодействия между азотните бази, докато бримката се състои от сегмента между двата комплементарни региона. Способността на РНК да формира специфична вторична структура е от критично значение за нейните биологични функции. Много видове РНК, особено транспортните РНК, образуват характерни бримки и структурни елементи за правилното си функциониране.

Денатурацията е процес, при който водородните връзки между комплементарните вериги на ДНК се разкъсват и двете полинуклеотидни вериги се разделят. Този процес може да бъде индуциран от различни фактори, като висока температура, екстремни рН стойности, както и определени химични реагенти, които нарушават електростатичните взаимодействия. Денатурацията е съпроводена от значителни промени във физикохимичните свойства на молекулата. Един от най-характерните показатели е промяната в оптичната абсорбция. Азотните бази поглъщат ултравиолетова светлина с максимум при 260 nm. При нативната двойноверижна ДНК абсорбцията е приблизително с 40% по-ниска в сравнение със свободни нуклеотиди. Това явление, известно като хипохромен ефект, се дължи на подреденото разположение на азотните бази като монетни стълбчета в двойната спирала. След денатурация базите губят тази подредба и абсорбцията нараства – явление, известно като хиперхромен ефект. Денатурацията на ДНК не настъпва при една строго определена температура, а протича в определен температурен интервал. Температурата на топене ( $T_m$ ) се дефинира като температурата, при която 50% от молекулите са денатурирани. Когато оптичната абсорбция се изобрази като функция от температурата се получава характерна S-образна крива, известна като крива на топене на ДНК. Температурата на топене зависи от няколко фактора, като най-значимият е нуклеотидният състав. Йонната сила на разтвора също оказва значително влияние, а присъствието на органични разтворители, като формамид може да понижи  $T_m$  и да позволи денатурация при по-ниски температури. При подходящи

условия денатурацията може да бъде обратим процес. Ренатурацията (реасоциацията) представлява повторното свързване на две комплементарни едноверижни полинуклеотидни вериги и възстановяване на двойната спирала. Хибридизацията е сходен процес, при който се свързват две комплементарни едноверижни молекули нуклеинови киселини – ДНК–ДНК, РНК–РНК или ДНК–РНК хибриди.

### ДНК репликация

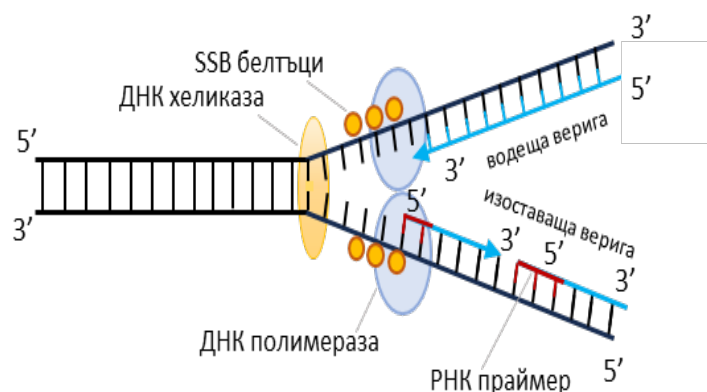
Процес, при който оригиналните (родителски) вериги на ДНК в двойната спирала се разделят и всяка от тях се копира, за да се получат две нови (дъщерни) двойно-верижни ДНК молекули. ДНК репликацията се извършва през S фазата на клетъчния цикъл. При клетъчното делене двете дъщерни клетки получават идентични копия на ДНК. Репликацията на ДНК може да се извърши изкуствено чрез лабораторна техника, наречена полимеразна верижна реакция (PCR – Polymerase Chain Reaction), която може да амплифицира прицелен ДНК фрагмент от генома. ДНК репликацията е процеса осигуряващ точното копиране на генетичния материал при всяко клетъчно делене. Основна характеристика на репликацията е нейния полуконсервативен характер. При този процес, двойната спирала на ДНК се разплита, разделяйки двете комплементарни вериги. Всяка от двете вериги служи, като шаблон или матрица за синтез на нова комплементарна верига. Резултатът е образуването на две нови ДНК молекули, всяка съставена от една майчина верига и една новосинтезирана верига. След приключване на репликацията, всяка дъщерна клетка получава един оригинален генетичен материал от родителската клетка и един новосинтезиран. Процесът осигурява непрекъснатост на генетичната информация от поколение на поколение. Репликон е геномна единица, в която се извършва единичен акт на репликация. Бактериалната хромозома представлява единичен репликон, докато еукариотната хромозома се състои от множество репликони. Репликацията на ДНК се иницира в място наречено начало на репликацията – секвенция богата на А=Т двойки (*OriC* сайт при *E. coli*). Там се иницират репликационни вилки, които се движат двупосочно по молекулата на ДНК. Репликацията спира в участък наречен край на репликацията. Процеса репликация се състои от три етапа: Инициация – включва разпознаване на репликационно начало от белтъчен комплекс, разделяне на двете вериги и временно стабилизиране на едноверижното им състояние, инициране в репликационната вилка на синтеза на дъщерните вериги; Елонгация – осъществява се от друг белтъчен комплекс – реплизома, който съществува само свързан със специфичната структура, която ДНК придобива в репликационната вилка. Реплизомата включва ДНК полимераза III и други ензими; Край на репликация – реакции на свързване или терминация, след които удвоените хромозоми се разделят.

В бактериалните и еукариотните клетки има няколко ДНК полимерази. Едни от тях участват в каталитичната реакция на репликацията, други имат помощна роля в репликацията, а трети извършват поправка на повредена ДНК. Всички бактериални и еукариотни ДНК полимерази споделят една и съща фундаментална 5'-3'-синтетична активност (катализират създаването на 5'-3' фосфодиестерна връзка между два нуклеотида). Синтезата на новата ДНК верига се извършва винаги в посока 5'-3'. Субстрати са 4<sup>-те</sup> нуклеотид трифосфати (НТФ). ДНК полимеразите притежават също и 3'-5'-екзонуклеазна активност, която се използва за да се изрежат неправилно сдвоени бази (proofreading активност). При прокариотните организми основната репликаза е ДНК полимераза III. ДНК полимераза III на *E. coli* е комплекс с димерна структура, притежаващ висока процесивност. Всеки мономер се състои от: комплекс, натоварващ скобата – 5 субединици, които използват енергията на АТФ хидролиза, за да свържат β скобата към дуплекса матрица:праймер; хомодимер на β субединицата (β скоба) – обхваща матричната верига, като скоба и след това присъединява каталитичната сърцевина; каталитична сърцевина – α субединица с ДНК полимеразна активност, ε субединица с ДНК екзонуклеазна активност, θ субединица, стимулираща ε субединицата; и димеризираща субединица, τ (таф) – свързва каталитичните субединици и поддържа димерната структура.

Тъй като двете комплементарни вериги са антипаралелни, този едноразсочен синтез създава специфичен проблем при репликация. Една от двете новосинтезиращи се вериги, известна като водеща, е ориентирана в посока, позволяваща непрекъснатата ѝ синтеза. Другата верига – изоставаща верига, е ориентирана в противоположна посока, което изисква специален механизъм за

нейното синтезиране. Водещата верига на ДНК се синтезира непрекъснато в посока 5'-3'. Изоставащата верига на ДНК трябва да нараства в посока 3'-5' и се синтезира прекъснато под формата на 5'-3' фрагменти с дължина 1000 – 2000 нд (в еукариотни клетки са с дължина 100 – 200 нд) – фрагменти на Оказаки, които след това се свързват ковалентно.

При прокариоти, преди да стартира синтезата на ДНК, двете вериги в молекулата на ДНК трябва да се разделят в къс участък, разположен в непосредствена близост на *OriC*. Процеса изисква свързване на инициаторни белтъци към *OriC*. Следва присъединяване на хеликазите и на белтъци SSB (Single-Strand Binding), които пречат на разделените вериги да образуват дуплекс. Хеликазата разкъсва водородните връзки между базите на двете полинуклеотидни вериги и разплита двойната спирала. Тя не може да инициира разplitането – инициаторните белтъци първи разделят двете вериги в близост до *OriC* и тогава хеликазата се свързва към изоставащата верига. Жиразата е топоизомераза, която контролира суперспирализирането на ДНК. Редуцира торзионното напрежение, което възниква пред репликационната вилка в резултат на разplitането (изисква хидролиза на АТФ, като донор на енергия). ДНК полимеразата не може да започне сама синтез на нова верига, а се нуждае от свободен 3'-ОН край, към който да прибавя нуклеотиди. За целта се синтезира къса праймерна секвенция (най-често РНК) с дължина 10 – 12 нд, която предоставя свободен 3'-край на ДНК полимеразата. Праймазата е специална РНК полимераза, която синтезира тези праймери. Хеликазата, създаваща репликативната вилка е свързана с двете каталитични сърцевини на ДНК полимераза III, всяка от които се държи върху матрицата чрез  $\beta$ -скоба. Каталитичната сърцевина, която синтезира водещата верига, се движи непрекъснато. Другата каталитична сърцевина, която синтезира изоставащата верига, се дисоциира в края на новосинтезирания фрагмент на Оказаки и след това се реасоциира към праймер в едноверижната бримка, за да синтезира следващия фрагмент. ДНК полимераза III удължава праймера във фрагмент на Оказаки. Следващият фрагмент на Оказаки вече е синтезиран. ДНК полимераза I заменя РНК праймера с ДНК. Лигаза свързва два съседни фрагмента на Оказаки.



При еукариотните организми Репликоните имат дължина 40 – 100 кб и се активират в определено време и в определен ред през S фазата на еукариотния клетъчен цикъл, когато ДНК се реплицира. Всеки репликон се активира само веднъж през клетъчния цикъл. Репликативната вилка (ДНК полимеразата) се движи от началото на нейния репликон, докато срещне друга вилка (друга ДНК полимераза), движеща се срещу нея от съседния репликон (хиляди начала на репликацията).

Преди репликация, ядрото съдържа активни лицензиращи фактори. След репликация лицензиращите фактори в ядрото се инактивират, а лицензиращите фактори в цитоплазмата не могат да влязат в ядрото. По време на митозата, когато се разрушава ядрената мембрана и се образуват дъщерните ядра, лицензиращите фактори се свързват с техния ядрен материал. Лицензиращите фактори гарантират, че репликация ще се извърши само веднъж по време на клетъчния цикъл.

### Реализация на генетичната информация

През 1958 г. Франсис Крик формулира централната догма, която описва потока на генетичната информация от ДНК към РНК и след това към протеините. ДНК съдържа наследствената информация, РНК служи като неин преносител, а рибозомите са мястото, където тази информация се превръща във функционален продукт. Процесът се нарича генна експресия и включва два основни етапа: транскрипция (синтез на РНК) и транслация (синтез на протеини). Централната догма описва потока на генетичната информация ДНК → РНК → протеин, но съвременната биология показва, че този процес е по-сложен и динамично регулиран. РНК има множество функции извън ролята си на посредник, като некодиращите РНК участват в регулацията на генната експресия. Откриването на обратната транскрипция доказва, че информацията може да се предава и от РНК към ДНК. Генната експресия се контролира и от епигенетични механизми и от самите протеини чрез обратни регулаторни връзки, което превръща централната догма от линеен модел в сложна регулаторна мрежа.

### Транскрипция – транскрипционна единица

Транскрипцията е процесът, при който генетичната информация се преписва от ДНК в РНК и представлява първия етап от реализацията на генетичната информация в клетката. Тя се катализира от ензима ДНК-зависима РНК полимераза, който използва едната ДНК верига (матрична) като шаблон. Получената РНК молекула е комплементарна на матричната верига и почти идентична със смислената ДНК верига, като вместо тимин съдържа урацил. Информационната РНК пренася генетичните инструкции от ядрото до рибозомите, където се осъществява синтезът на белтъци. Процесът е строго регулиран и се активират само гените, необходими в дадения момент. Транскрипцията протича в три основни етапа. По време на инициацията РНК-полимеразата разпознава специфична ДНК последователност, наречена промотор, свързва се с нея и предизвиква локално разплитане на двойната спирала, като се образува транскрипционно мехурче. Този етап е решаващ, защото определя кои гени ще бъдат транскрибирани. Следва етапът на елонгация, при който РНК-полимеразата се придвижва по матричната ДНК в посока 3'→5' и синтезира комплементарна РНК в посока 5'→3', като последователно добавя рибонуклеотиди според принципа на комплементарност. Терминацията настъпва, когато ензимът достигне специална терминаторна последователност, в резултат на което РНК-полимеразата се отделя от ДНК, а новосинтезираната РНК молекула се освобождава.

Транскрипционната единица представлява участък от ДНК, който съдържа цялата информация, необходима за синтеза на една РНК молекула. Тя включва промоторна област, РНК-кодираща последователност и терминатор. Мястото, от което започва транскрипцията, се нарича транскрипционно начало (TSS) и се означава с +1. Промоторът се разполага нагоре от това място, не се транскрибира, но има ключова регулаторна функция, тъй като служи за свързване на РНК-полимеразата и инициране на транскрипцията. Посоката на движение на РНК-полимеразата определя ориентацията на транскрипционната единица на „нагоре“ и „надолу“ спрямо TSS. Обикновено една транскрипционна единица кодира един ген и води до синтез на моноцистронна РНК, но в някои случаи може да обхваща няколко гена и да продуцира полицистронна РНК.

### РНК полимерази

РНК полимеразите са ензими, които катализират синтеза на РНК по матрица от ДНК. При прокариотите и археите съществува един тип РНК полимераза, докато еукариотните клетки използват три основни РНК полимерази, а в растенията се срещат още две допълнителни. Митохондриите и пластидите разполагат със собствени, органел-специфични РНК полимерази. Основ-

ната активност на ензима е 5'→3' полимеразна активност, при която към нарастващата РНК верига се добавят рибонуклеотиди, използвайки ДНК като матрица. Субстратите на реакцията са нуклеозид трифосфатите АТР, ГТР, СТР и УТР, а последователността на РНК се определя от комплементарното съдвояване на базите. Каталитичният механизъм е сходен с този на ДНК полимеразата и включва образуване на фосфодиестерна връзка с освобождаване на пирофосфат. Всяка новосинтезирана РНК започва с нуклеозид трифосфат, при който се запазва 5'-трифосфатната група.

### **РНК полимеразата при прокариоти**

Бактериалната РНК полимеразата се състои от каталитично ядро, изградено от четири основни субединици – две  $\alpha$ -субединици и по една  $\beta$ -,  $\beta'$ - и  $\omega$ -субединица ( $\alpha_2\beta\beta'\omega$ ). Тази основна форма на ензима се нарича сърцевинен или кор-ензим. За точното разпознаване и позициониране върху правилния промотор към кор-ензима се присъединява допълнителна субединица, наречена  $\sigma$ -фактор. Комплексът от кор-ензима и  $\sigma$ -фактора ( $\alpha_2\beta\beta'\omega\sigma$ ) се означава като холоензим. Кор-ензимът е напълно способен да катализира синтеза на РНК, което показва, че  $\sigma$ -факторът не е необходим за самата каталитична активност. Въпреки това кор-ензимът притежава само неспецифичен афинитет към ДНК и може да се свързва хлабаво със случайни участъци, без да различава промоторни последователности. При такова свързване ДНК остава двойноверижна. За разлика от кор-ензима,  $\sigma$ -факторът разпознава специфични ДНК последователности – промоторите. Благодарение на него холоензимът се свързва стабилно с промотора и предизвиква локално разплитане на ДНК, което е необходимо за започване на транскрипцията. Правилният избор на промотор е критичен за процеса, тъй като синтезът на функционална РНК трябва да започне точно в началото на гена.

### **Еукариотни РНК полимеразы**

В ядрото на еукариотната клетка функционират три консервативни РНК полимеразы – РНК полимеразата I, РНК полимеразата II и РНК полимеразата III, като всяка от тях транскрибира различен набор от гени. РНК полимеразата I е отговорна за транскрипцията на гените за рибозомна РНК – 18S, 5.8S и 28S рРНК, с изключение на гена за 5S рРНК. Гените за 18S, 5.8S и 28S рРНК обикновено са организирани в една транскрипционна единица, известна при растенията като 35S рибозомна ДНК (рДНК), а при животните – като 45S рДНК. Тази транскрипционна единица се транскрибира от РНК полимеразата I и дава начало на един общ прекурсор на рРНК, който впоследствие се процесира до трите зрели рРНК молекули. Генът за 5S рРНК е разположен извън 35S/45S рДНК единицата и се транскрибира от РНК полимеразата III. Синтезът на рибозомна РНК протича в ядрецето – специализирана структура в ядрото на еукариотните клетки, която служи като място за транскрипция, процесинг на рРНК и начални етапи на сглобяване на рибозомните субединици. РНК полимеразата II транскрибира всички протеин-кодиращи гени, както и множество гени за некодиращи РНК, включително микроРНК и малки ядрени РНК, участващи в процеса на сплайсинг. Тази полимеразата е изключително чувствителна към алфа-аманитин. РНК полимеразата III транскрибира повечето от малките клетъчни РНК, включително тРНК и 5S рРНК. Ядрените РНК полимеразы са големи мултисубединични комплекси. Всяка от еукариотните РНК полимеразы съдържа както уникални, така и споделени субединици. Уникалните субединици са от съществено значение за специфичните функции на всяка полимеразата, като определят типа РНК, който се транскрибира, и взаимодействието със съответните транскрипционни фактори. Те включват двете най-големи субединици, които са силно консервативни през еволюцията и формират каталитичното ядро на ензима. Споделените между трите РНК полимеразы субединици изпълняват както структурна роля, осигуряваща правилното сглобяване и стабилност на комплекса, така и функционална роля, тъй като участват във взаимодействия с регулаторни белтъци и транскрипционни фактори, което позволява гъвкава регулация на транскрипцията в отговор на различни клетъчни условия.

### **Особености при прокариоти и еукариоти**

Регулацията на генната експресия при еукариотите се осъществява основно на нивото на транскрипцията и включва взаимодействие между транскрипционни фактори, регулаторни ДНК

елементи и мултипротеинови комплекси. Транскрипционните фактори са белтъци, които се свързват със специфични ДНК последователности и инициират или модулират транскрипцията, като главните транскрипционни фактори при еукариоти (TFIIA, TFIIB, TFIID, TFIIЕ, TFIIF и TFIIH) са необходими за започване на транскрипцията, а други действат като активатори или репресори. Регулаторните ДНК елементи включват промотори, към които се свързва транскрипционната машина, както и енхансери и сайлънсери, които могат да усилват или потискат транскрипцията от разстояние и играят ключова роля в тъканно-специфичната експресия. Генната експресия се контролира от сложни регулаторни мрежи, в които множество фактори взаимодействат помежду си и с различни гени, за да осигурят координиран отговор на вътрешни и външни сигнали. При прокариотите транскрипцията и транслацията протичат едновременно в цитоплазмата, като иРНК не претърпява посттранскрипционна обработка. Пре-рРНК и пре-тРНК обаче се обработват до функционални молекули. При еукариотите транскрипцията се извършва в ядрото, а транслацията – в цитоплазмата. Протеин-кодиращите гени се транскрибират до пре-иРНК, която претърпява посттранскрипционна обработка и се превръща в зряла иРНК, транспортирана в цитоплазмата за синтез на белтъци.

### **Синтез на протеини – транслация**

Протеиновият синтез, наричан още **транслация**, е процесът, при който информацията, записана в информационната РНК (иРНК), се използва за синтез на белтъчни молекули. По време на транслацията нуклеотидната последователност на иРНК се „превежда“ в аминокиселинна последователност с помощта на генетичния код. Процесът изисква съгласуваното действие на иРНК, транспортна РНК (тРНК) и рибозомна РНК (рРНК), както и участието на множество цитоплазмени белтъци и фактори. Транслацията може да се разглежда като **кулминационния етап на експресията на генетичната информация**, тъй като нейният краен резултат са белтъците – основните структурни и функционални компоненти на живите клетки.

### **Въведение в транслацията**

Генетичният код представлява набор от правила, чрез които живите клетки превеждат информацията, кодирана в нуклеиновите киселини, в аминокиселинна последователност на белтъците. Той се състои от последователности от нуклеотиди, групирани в триплети, наречени кодони, като всеки кодон определя включването на определена аминокиселина по време на белтъчния синтез или сигнализира за начало или край на транслацията. Важна характеристика на генетичния код е колинеарността между нуклеотидната последователност на кодиращия участък на гена (респ. иРНК) и аминокиселинната последователност на съответния белтък. Това означава, че подредбата на кодоните в иРНК съответства линейно на подредбата на аминокиселините в полипептидната верига. В резултат дължината на кодиращата нуклеотидна последователност е пропорционална на дължината на синтезирания полипептид. По време на транслацията иРНК, синтезирана в процеса на транскрипция, служи като матрица, върху която рибозомите изграждат специфична аминокиселинна последователност чрез разчитане на генетичния код. Докато колинеарността е ясно изразена при прокариоти и много вируси, при еукариотите тя е по-сложно проявена. Еукариотните гени често съдържат интрони, които се отстраняват по време на процесинга на първичната транскриптна РНК, което нарушава директното съответствие между дължината на гена и дължината на крайния белтък. Въпреки това основният принцип на колинеарността остава фундаментален за разбирането на транслацията.

### **Основни етапи на транслацията**

**Инициация** – етапът, при който малката и голямата рибозомна субединица се сглобяват върху иРНК във функционална рибозома. Разпознава се стартовият кодон (обикновено AUG) и се свързва инициаторната тРНК, натоварена с метионин. Инициацията е сравнително бавен и силно регулиран етап, който често определя скоростта на транслация на дадена иРНК. **Удължаване** – включва последователното присъединяване на аминокиселини към нарастващата полипептидна верига чрез образуване на пептидни връзки. Това е най-бързият етап на белтъчния синтез и протича с висока точност. **Прекратяване** – настъпва при достигане на стоп кодон в иРНК.

На този етап синтезираната полипептидна верига се освобождава от рибозомата, а рибозомните субединици се дисоциират от иРНК.

### **Инициация на транслацията**

По време на инициацията на транслацията малката субединица на рибозомата се свързва с информационната РНК. Инициаторната транспортна РНК, носеща метионин, се позиционира директно в Р-мястото на малката субединица и разпознава стартовия кодон AUG. След стабилизирани на този инициационен комплекс към него се присъединява голямата рибозомна субединица, в резултат на което се формира функционално активна рибозома, готова за фазата на удължаване. Ключов въпрос при инициацията е как рибозомата разпознава правилния стартов кодон, от който да започне белтъчният синтез. Този избор не е случаен и се определя от регулаторни елементи, локализирани в 5'-нетранслирания регион (5'-НТР) на иРНК, които участват както в позиционирането на рибозомата, така и в контрола на ефективността и скоростта на транслацията. При прокариотите инициацията на транслацията се осъществява с участието на малката рибозомна субединица (30S), трите прокариотни фактори на инициация (IF-1, IF-2 и IF-3) и специализираната инициаторна тРНК, обозначавана като тРНК<sup>fMet</sup>. В повечето прокариотни иРНК се открива специфична нуклеотидна последователност, която насочва рибозомата към началото на протеин-кодирания регион. При *E. coli* тази последователност, обикновено с консенсус AGGAGG, е известна като област на Шайн–Далгарно. Тя е комплементарна на участък от 16S рРНК в състава на малката рибозомна субединица, което позволява образуването на водородни връзки и точно позициониране на стартовия кодон в Р-мястото на рибозомата. Инициаторната тРНК носи метионин, който след прикрепването към тРНК се формира, образувайки N-формилметионин (fMet). Поради това всяка полипептидна верига, синтезирана в *E. coli* и в повечето други прокариоти, започва с fMet. В последствие тази формирана аминокиселина често се отстранява или посттранслационно. За разлика от инициаторната тРНК, вътрешните кодони AUG в хода на удължаването се разпознават от различна тРНК, носеща неформиран метионин. Инициацията протича поетапно. Първоначално факторът IF-3 се свързва с 30S субединицата и предотвратява преждевременното ѝ асоцииране с 50S субединицата, като същевременно подпомага свързването на малката субединица с иРНК в областта на Шайн–Далгарно. IF-1 се асоциира с А-мястото на 30S субединицата и предотвратява преждевременното навлизане на аминоацил-тРНК. Паралелно с това IF-2, свързан с GTP, образува комплекс с инициаторната тРНК<sup>fMet</sup> и я доставя до Р-мястото на малката субединица. След правилното разпознаване на стартовия кодон и стабилизирани на инициационния комплекс IF-3 контролира точността на сдвояването между антикодона на тРНК и кодона на иРНК. Последва присъединяване на голямата (50S) субединица, при което IF-2 катализира хидролизата на GTP до GDP. Освободената енергия води до дисоциация на инициращите фактори и до конформационни промени, които стабилизират напълно функционалната 70S рибозома, готова да навлезе във фазата на елонгация.

### **Удължаване на полипептидната верига**

Удължаването на полипептидната верига представлява централния етап на протеиновия синтез, по време на който нарастващият полипептид се удължава с по една аминокиселина във всеки цикъл, в съответствие с последователността на кодоните в иРНК. Транслацията протича в посока от 5'- към 3'-края на иРНК, докато синтезираният протеин нараства от N-края (със свободна аминокгрупа) към С-края (със свободна карбоксилна група). Във всеки цикъл на удължаване към С-края на полипептидната верига се добавя една аминокиселина. Елонгацията се осъществява с участието на фактори на удължаване (elongation factors, EF) и включва повтарящи се цикли, чийто брой се определя от дължината на кодиращата последователност на иРНК. Всеки цикъл се състои от три основни стъпки: навлизане на аминоацил-тРНК в А-мястото, образуване на пептидната връзка и транслокация на рибозомата по иРНК. В първия цикъл на удължаване Р-мястото на рибозомата е заето от инициаторната тРНК, натоварена с метионин, докато при всички следващи цикли там се намира пептидил-тРНК, носеща растящата полипептидна верига. Свободното А-място приема следващата аминоацил-тРНК, чийто антикодон образува комплементарни базови двойки с кодона в иРНК. При прокариотите аминоацил-тРНК се доставя до ри-

бозомата от термолабилния фактор на удължаване EF-Tu. Той образува троен комплекс с аминоксил-тРНК и GTP, който навлиза в А-мястото на рибозомата. Ако между кодона и антикодона се осъществи правилно сдвояване, рибозомата претърпява конформационна промяна, която активира GTP-азната активност на EF-Tu. Това води до хидролиза на GTP до GDP и неорганичен фосфат, последвана от отделяне на EF-Tu(GDP) от рибозомата и освобождаване на аминоксил-тРНК в А-мястото. EF-Tu играе ключова роля за поддържането на високата точност на трансляцията. Ако кодон-антикодонното разпознаване е неправилно, рибозомата не активира GTP-азната активност на EF-Tu, което увеличава вероятността некоректната аминоксил-тРНК да напусне рибозомата. Освен това, след отделянето на EF-Tu, настъпва процесът на акомодация – кратко забавяне в пълното навлизане на аминоксил-тРНК в каталитично активната позиция. Това представлява втора контролна точка, при която неправилно свързаните аминоксил-тРНК могат да бъдат отстранени, преди включването на неправилна аминокиселина в полипептидната верига. При еукариотите аналогичната функция се изпълнява от eEF1A, който образува троен комплекс аминоксил-тРНК/eEF1A(GTP). След правилно кодон-антикодонно разпознаване GTP се хидролизира и eEF1A се освобождава от рибозомата. След стабилизиране на аминоксил-тРНК в А-мястото свободната  $\alpha$ -аминогрупа на новопостъпилата аминокиселина атакува естерната връзка, която свързва пептидил-тРНК в Р-мястото с растящия полипептид. В резултат С-краят на полипептидната верига се прехвърля върху аминокиселината в А-мястото и между тях се образува нова пептидна връзка. Така пептидът се удължава с една аминокиселина, в Р-мястото остава деацилирана тРНК, а в А-мястото вече се намира пептидил-тРНК. Катализата на пептидната връзка се осъществява от пептидил-трансферазната активност на рибозомата. Рибозомните белтъци не притежават каталитичен капацитет за тази реакция; вместо това тя се осъществява от рибозомната РНК на голямата субединица – 23S рРНК при прокариоти и 28S рРНК при еукариоти. По този начин рибозомата представлява най-големия известен естествен РНК катализатор (рибозим). Цикълът на удължаване завършва с транслокация – координираното придвижване на тРНК и иРНК през рибозомата. След пептидилния трансфер двете тРНК преминават през т.нар. хибридни състояния. Акцепторният край на деацилираната тРНК се измества към Е-мястото на голямата субединица, докато антикодонът ѝ остава в Р-мястото на малката субединица, формирайки Р/Е хибридно състояние. Едновременно с това пептидил-тРНК заема А-мястото в малката субединица и Р-мястото в голямата субединица (А/Р хибридно състояние). Смята се, че формирането на тези хибридни състояния предхожда придвижването на иРНК през малката субединица. По време на транслокацията контактите между кодоните на иРНК и антикодоните на тРНК се запазват, което гарантира съхраняване на рамката на четене. Комплексът иРНК-тРНК се измества с един кодон напред. Транслокацията се катализира от фактори на удължаване и изисква енергия от хидролиза на GTP. При прокариоти този процес се осъществява от EF-G(GTP), а при еукариоти – от неговия функционален хомолог eEF-2(GTP). След придвижването хибридните състояния се превръщат в класическите Е/Е и Р/Р състояния: деацилираната тРНК се намира в Е-мястото и напуска рибозомата, пептидил-тРНК заема Р-мястото, а А-мястото остава свободно за навлизане на следващата аминоксил-тРНК.

### **Прекратяване (терминиране) на трансляцията**

Прекратяването на протеиновия синтез както в прокариотните, така и в еукариотните клетки настъпва, когато в А-мястото на рибозомата попадне един от трите стоп кодона на иРНК – UAA, UAG или UGA. За разлика от смислените кодони, стоп кодоните не се разпознават от тРНК, а от специализирани белтъци, наречени освобождаващи фактори (release factors, RF). Освобождаващите фактори се свързват с А-мястото на рибозомата и разпознават стоп кодона чрез структурна мимикрия на тРНК. Това взаимодействие активира пептидил-трансферазния център на рибозомата, който катализира хидролизата на естерната връзка между полипептидната верига и тРНК, разположена в Р-мястото. В резултат новосинтезираният полипептид се освобождава от рибозомата. Процесът на терминиране е енергийно зависим и включва хидролиза на GTP, която не е необходима за самото разкъсване на пептидил-тРНК връзката, а за ефективното действие и освобождаване на освобождаващите фактори, както и за последващата дисоциация на рибозомния комплекс. При прокариотите са идентифицирани три освобождаващи фактора. RF1 разпознава стоп кодоните UAA и UAG, RF2 разпознава стоп кодоните UAA и UGA, а RF3 е GTP-свързващ

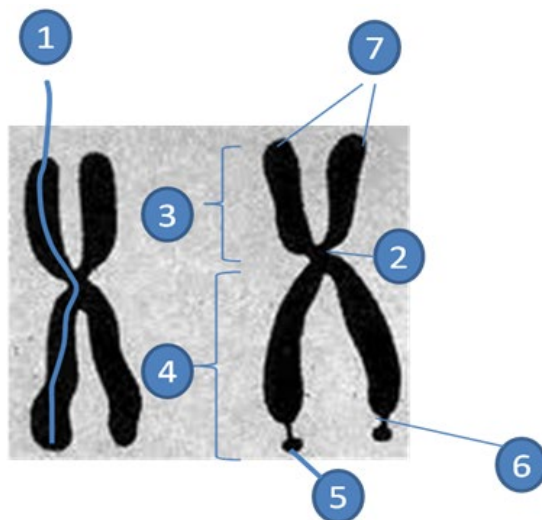
фактор, който не разпознава директно стоп кодони, а ускорява освобождаването на RF1 или RF2 от рибозомата след термирането. RF1 и RF2 осъществяват директното разпознаване на стоп кодоните и катализират освобождаването на полипептида, докато RF3 повишава ефективността и скоростта на процеса чрез GTP-зависим механизъм. При еукариотите термирането на трансляцията се осъществява от два освобождаващи фактора. eRF1 разпознава и трите стоп кодона (UAA, UAG и UGA), а eRF3 е GTP-свързващ белтък, който действа кооперативно с eRF1. eRF1 осъществява разпознаването на стоп кодона и активира хидролизата на пептидил-тРНК връзката, докато eRF3, чрез хидролиза на GTP, стабилизира комплекса и осигурява бързо и ефективно освобождаване на полипептидната верига. След освобождаването на полипептида следва разглобяване на трансляционния комплекс- рибозомните субединици се дисоциират, а иРНК и тРНК се освобождават и могат да бъдат използвани повторно в следващи цикли на трансляция.

Хромозомите представляват основните клетъчни структури, които съхраняват и предават генетичната информация. Като носители на наследствеността, те притежават свойства, които обуславят тази им роля – участват в ключови метаболитни процеси, имат способност за точно самовъзпроизвеждане и осигуряват прецизно и равномерно разпределение между двете дъщерни клетки по време на митоза и мейоза. Тези фундаментални характеристики определят значението им за предаването на наследствената информация както между клетките в организма, така и между поколенията. В хромозомите са локализирани гените като функционални единици на наследствеността. Те заемат специфични места в хромозомите, наречени локуси, които са разположени в линейен ред. В структурно отношение всяка еукариотна хромозома е изградена от една линейна молекула ДНК, асоциирана с хистонови и нехистонови белтъци, формиращи нуклеопротеинов комплекс, наречен хроматин. При многоклетъчните полово размножаващи се организми соматичните клетки притежават в ядрата си по две копия от всяка хромозома. Хромозомният набор на такива клетки се означава като диплоиден. Не всички еукариотни клетки са диплоидни. Половите клетки (гамети) и спорите са хаплоидни. В тях всяка хромозома е представена само от едно копие, така че тези клетки притежават само един набор хромозоми – хаплоиден хромозомен набор. Броят на хромозомите в диплоидния набор може да варира силно при различните организми, но не може да бъде по-малък от две, какъвто е той при конската глиста (*Parascaris equorum*) и мравката "булдог" (*Myrmecia croslandi*). Важно е да се отбележи, че няма връзка между броя на хромозомите и сложността на организма. Така например човек има 46 хромозоми, а златната рибка (*Carassius auratus*) – 104. В индийската папрат *Ophioglossum reticulatum* е отчетен най-голям брой хромозоми – 1260. Рекордьор по брой хромозоми при животните е пеперудата *Polyommatus atlas*, в клетките на която има 450 хромозоми. Броят на хромозомите в диплоидния набор е специфичен и характерен за всеки еукариотен вид. Формата и размерите на всяка една хромозома в клетките на индивидите от даден вид са еднакви. При зреенето на гаметите се извършва редукционно делене, в резултат на което хромозомите в зрелите гамети намаляват наполовина. При сливането на две хаплоидни гамети – женска и мъжка, всяка от които носи само един хромозомен набор, се образува диплоидна зигота, в която се събират два хромозомни набора – един майчин и един бащин. Всяка хромозома от единия набор има съответстваща хромозома от другия набор. Двете заедно образуват двойка хомоложни хромозоми. Например човешките соматични клетки имат 46 хромозоми, които съставят 23 хомоложни хромозомни двойки. По една хромозома от всяка двойка се унаследява от майката и по една от бащата. Така че, ако един ген заема определен локус в дадена хромозома, то и в хомоложната хромозома този ген присъства в същия локус, макар че може да бъде представен от различен алел. Хаплоидните клетки притежават само по едно копие от всеки ген. Хромозомите от различни хромозомни двойки имат различна форма и размери, носят различни гени и се наричат нехомоложни хромозоми. Соматичните клетки на женските и мъжките индивиди се различават по една двойка хромозоми, наречени полови. Хромозомите, които са еднакви за двата пола, се наричат автосоми. През по-голяма част от жизнения цикъл на клетките хромозомите са много трудни за наблюдение, защото са в деспирализирано състояние. През митоза и мейоза те стават компактни и достъпни за изучаване със светлинен микроскоп. Най-силно спирализираны са хромозомите през метафаза.

### Морфологични особености на метафазната хромозома

Всяка метафазна хромозома се състои от две надлъжни субединици, наречени **сестрински хроматиди**. Те са напълно идентични помежду си и са резултат от удвояването на ДНК чрез процеса репликация. Всяка хроматида съдържа една отделна молекула ДНК. Мястото на свързване между двете сестрински хроматиди се нарича **центромер**. При наблюдение със светлинен микроскоп центромерът се визуализира като стеснен участък по дължината на хромозомата, известен като първично прищъпване. Всяка еукариотна хромозома притежава един центромер, чиято позиция е специфична и характерна за съответната хромозома. Той разделя хромозомата на

**хромозомни рамена**, които се различават по дължина и морфологични особености. Центромерът играе важна роля за правилното разделяне на сестринските хроматиди в дъщерните клетки през митоза и мейоза. Той има по-различна хроматинова структура и много високо ниво на компактизация в сравнение с останалите райони на хромозомата. Центромерът е мястото, където се оформят кинетохорите, които са изградени от белтъци, осигуряващи свързването на хромозомите с делителното вретено и точното им разделяне към неговите полюси. Центромерите са изградени основно от хетерохроматин, съдържащ тандемно повтарящи се сателитни ДНК последователности, чийто състав и организация варират между различните еукариотни организми. При човек основната повтаряща се единица е съставена от 171 нуклеотидни двойки, която формира обширен район от  $\alpha$ -сателитна центромерна ДНК. Съвременните данни показват, че центромерната функция се определя не от конкретните последователности на нейната ДНК, а от специфичната хроматинова организация. Нуклеозомите на центромерите имат модифицирани H3 хистони, които играят ключова роля за привличането и събирането на кинетохорните белтъци и за прикрепването на нишките на делителното вретено към хромозомите. Освен центромер всяка еукариотна хромозома притежава в краищата си високо специализирани участъци – **теломери**, чието основно предназначение е да запазват индивидуалността и цялостта на хромозомата. Теломерът представлява комплекс от специфични ДНК последователности, асоциирани с множество белтъци, които осигуряват структурната стабилност и завършеност на еукариотната хромозома. Теломерната ДНК е съставена от къси, тандемно повторени последователности, които са консервативни в рамките на вида, но се различават между отделните видове. При човека теломерната последователност е TTAGGG, повторена от 250 до 1500 пъти. В областта на теломерите няма белтък-кодиращи гени. Двете ДНК вериги в краищата на теломерите не са подравнени, като 3' краят е по-дълъг от 5' края. Теломерът се извива назад формирайки бримка, а едноверижната "висулка" се вмъква в двойната спирала, вдвоявайки се с комплементарен вътрешен участък. Това не представлява проблем, тъй като теломерната ДНК се състои от тандемни повторения на една и съща последователност. По този начин краят на ДНК молекулата се защитава от разграждане и нежелани химически взаимодействия. Освен това специфичен белтъчен комплекс се свързва с теломерната ДНК от бримката, образувайки "шапка" в края на хромозомата, която предпазва теломерите от нуклеарно разграждане и препятства слепването на хромозомните краища един с друг. Следва да се отбележи, че повторите на центромера са различни от повторите на теломерите, поради което центромерът никога не се разполага в самия край на хромозомата. Един и същ участък от ДНК не може да изпълнява едновременно функции на центромер и теломер – двете функции изискват различна първична структура. По дължината на някои хромозоми се наблюдава допълнително прищъпване, наречено **вторично прищъпване**. В този участък са локализирани гените за рибозомна РНК. Поради това вторичното прищъпване се означава като **ядърцев организатор**, тъй като именно в тези области по време на интерфазата се формират ядрцата. Вторичното прищъпване не е задължителен елемент от структурата и морфологията на всяка хромозома в хромозомния набор. В клетките на различните видове от една до няколко двойки хромозоми могат да притежават ядърцев организатор. Техния брой е специфичен за всеки вид. Например при човека има пет двойки хромозоми с вторично прищъпване тип ядърцев организатор, което означава, че максималният брой ядрца в една човешка клетка е десет. В рамките на една хромозома вторичните прищъпвания могат да бъдат повече от едно, да се различават по дължина и да имат различна локализация – по-близо до центромера или до теломера. Не всички вторични прищъпвания обаче представляват ядърцеви организатори. Когато вторичното прищъпване е разположено близо до теломера, то формира тясна зона в края на хромозомното рамо, като крайната част изглежда прикрепена към основната част на хромозомата под формата на **"сателит"**. Такива хромозоми се наричат сателитни, сателитоносители или SAT-хромозоми. Центромерът разделя напречно всяка хромозома (съответно всяка хроматида) на две части, наречени рамена. По-късото рамо се означава с буквите *s* или *p*, а по-дългото с *l* или *q*. Размерът на рамената, броят и местоположението на вторичните прищъпвания, както и формата и големината на сателита представляват специфични морфологични характеристики на всяка хромозома. На Фигура 1 са илюстрирани основните елементи от морфологията на метафазната хромозома.



1. Сестринска хроматида
2. Центромер
3. Късо хромозомно рамо
4. Дълго хромозомно рамо
5. Сателит
6. Вторично прищъпване
7. Теломери

**Фигура 1.** Морфологични елементи на метафазната хромозома  
(адаптирано изображение от: <https://invitrobg.com/sindrom-na-chuplivata-h-hromozoma/>)

За изучаване на хромозомите се използват различни количествени параметри. Основните морфометрични показатели, прилагани за определянето на хромозомната морфология, са абсолютната ( $La$ ) и относителната ( $Lr$ ) дължина на хромозомата, раменната разлика ( $d$ ), раменното отношение ( $r$ ) и центромерният индекс ( $i$ ). Абсолютната дължина на хромозомата ( $La$ ) представлява сумата от дължините на двете ѝ рамена ( $l + s$ ), изразена в микрометри ( $\mu\text{m}$ ). Раменната разлика, раменното отношение и центромерният индекс се изчисляват по следните формули:

- $d = l - s$  – раменна разлика
- $r = l / s$  – раменно отношение
- $i = \frac{s}{(l + s)} * 100\%$  – центромерен индекс, където:

$l$  – дължина на дългото хромозомно рамо,

$s$  – дължина на късото хромозомно рамо.

Относителната дължина на хромозомата ( $Lr$ ) се изчислява по формулата:

$$Lr = \frac{(l + s) \cdot 1000}{\text{дължина на хаплоидния хромозомен набор} + X \text{ хромозомата}} \%$$

Всяка хромозома от хаплоидния набор на даден вид притежава ясно изразена индивидуалност, определена от нейния размер и морфологични особености. Хромозомната морфология зависи основно от характеристиките на центромера и неговата позиция спрямо теломерите, както и от наличието или отсъствието на вторично прищъпване.

В зависимост от броя на центромерите хромозомите се класифицират като:

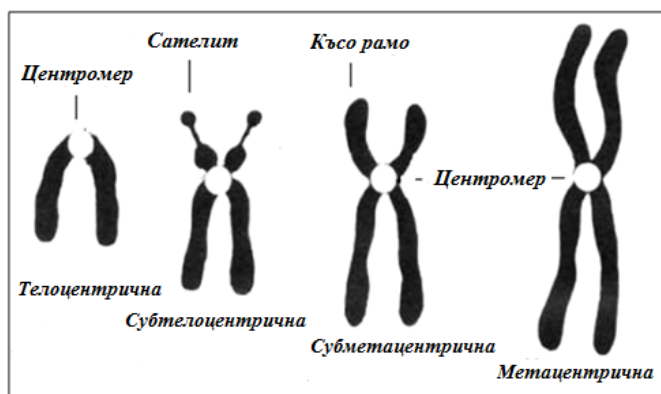
- моноцентрични – с един центромер;
- дицентрични – с два центромера;
- полицентрични – с повече от два центромера.

Според особеностите на центромера хромозомите могат да бъдат:

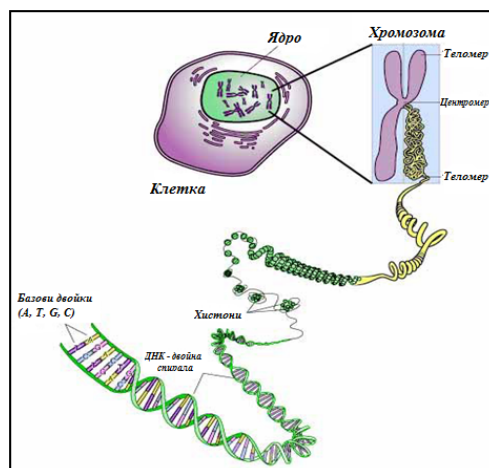
- с локализиран центромер;
- с дифузно разположен центромер (холоцентрични или холокинетични);
- с центромер с променлива позиция (неоцентрични).

В зависимост от позицията на центромера спрямо теломерите се разграничават четири основни морфологични типа хромозоми (Фиг. 2):

- метацентрични – равнораменни ( $m$ );
- субметацентрични – разнораменни ( $sm$ );
- субтелоцентрични – силно разнораменни ( $st$ );
- телоцентрични – еднораменни ( $t$ ).



**Фигура 2.** Типове хромозоми според центромерната позиция (адаптирано от Bhattacharjee, 2023)



**Фигура 3.** Молекулна структура на хромозома (адаптирано от *Biology Exams 4 U*, 2013)

### Молекулен строеж и организация на еукариотната хромозома

Еукариотната хромозома представлява сложна нуклеопротеинова структура, в която генетичният материал е организиран по начин, съчетаващ висока степен на компактизация с прецизна регулация на генната активност. Основните ѝ компоненти са линейна двуверижна ДНК и белтъци – хистонови и нехистонови, които заедно формират хроматина – структурната и функционална основа на хромозомата.

**ДНК – молекулна основа.** ДНК е двуверижна полинуклеотидна макромолекула, носеща генетична информация, кодирана в последователността на нуклеотидите. Двете вериги са свързани помежду си чрез водородни връзки между комплементарни азотни бази, а вътреверижната стабилност се осигурява от 3',5'- фосфодиестерни връзки. Дължината на ДНК в една хромозома може да достигне няколко сантиметра, което налага нейното ефективно опаковане в ограниченото пространство на клетъчното ядро.

**Нуклеозома – базово ниво на организация.** Първото и фундаментално ниво на организация на хроматина е нуклеозомата. ДНК се навива около хистонен октамер, съставен от по две молекули на хистоните H2A, H2B, H3 и H4, като образува структура, включваща приблизително 146 базови двойки ДНК. Отделните нуклеозоми са свързани чрез линкерна ДНК, с която асоциира хистонът H1, стабилизиращ по-високите нива на компактизация. Нуклеозомите формират 10 nm фибрилата, известна като структура тип „мъниста на конец“, която представлява динамична платформа за взаимодействие с регулаторни белтъци.

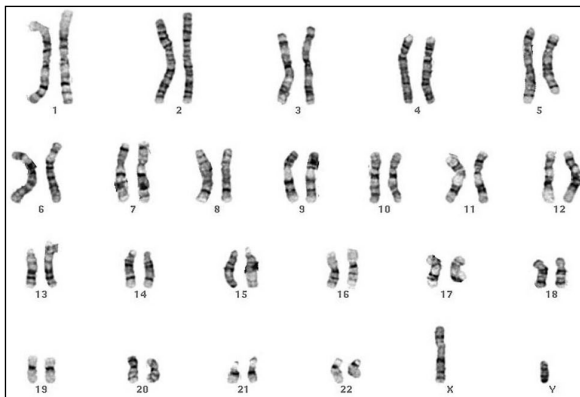
**Хроматинова фибрилата и висши нива на компактизация.** 10 nm фибрилата се подлага на допълнителна компактизация, формирайки 30 nm хроматинова фибрилата, стабилизирана чрез електростатични взаимодействия между хистоните и участието на хистон H1. На следващо ниво хроматинът се организира в бримкови домени с диаметър около 300 nm, които са прикрепени към ядрения матрикс. Последващото нагъване и кондензация водят до образуване на метафазна хромозома с диаметър между 700 nm и 1.4  $\mu\text{m}$ , осигуряваща правилната сегрегация на сестринските хроматиди по време на клетъчното делене (Фиг. 3).

**Белтъчни компоненти на хромозомата.** Белтъчният състав на хромозомата включва няколко основни функционални групи. Първата група са **хистоните**, които осигуряват структурно опаковане и компактиране на ДНК. Втората група обхваща **нехистоновите структурни и регулаторни белтъци**, изпълняващи разнообразни и ключови функции в организацията и динамиката на хромозомите. Кохезините поддържат кохезията между сестринските хроматиди до момента на тяхното разделяне; кондезините участват в митотичното компактиране и оформянето на хромозомната архитектура; топоизомераза II контролира топологичното състояние на ДНК, предотвратява прекомерното усукване и подпомага разделянето на хроматидите; АТФ-зависимите хроматин-ремоделиращи комплекси регулират достъпа до ДНК и осигуряват динамичните структурни промени в хроматина.

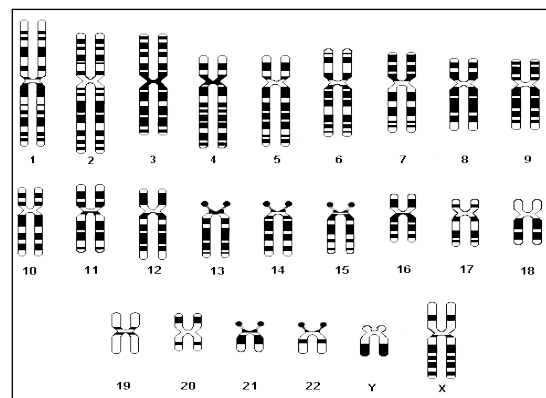
При цитогенетичните изследвания на хромозомите се наблюдават ясно диференцирани участъци от два основни типа – **хетерохроматинови** и **еухроматинови**. Те се различават по интензивността на оцветяване, която отразява степента на компактизация на наследствения материал. Хетерохроматинът се подразделя на два основни типа: **конститутивен** и **факултативен**. Конститутивният хетерохроматин присъства постоянно в определени участъци по дължината на хромозомите, като прицентромерни и теломерни региони, както и в други стабилни области, и не съдържа функционално активни гени. Факултативният хетерохроматин се формира и се наблюдава само в определени етапи от жизнения цикъл на клетката или в хромозомите на специфични тъкани. Той е информативен, тъй като съдържа гени, които в хетерохроматиново състояние са транскрипционно неактивни, но могат да бъдат активирани при преминаване към еухроматиново състояние.

## Кариотип

Кариотипът представлява пълния хромозомен набор на даден организъм, характеризиращ се с определен брой, размер, форма и структура на хромозомите. За неговото изучаване се използват кариограми и идиограми. **Кариограмата** е визуално подредено изображение на метафазни хромозоми, организирани в хомоложни двойки и подредени по низходящ размер. Тя се получава чрез микроскопско заснемане на хромозомите в метафаза, последвано от дигитална обработка и систематично подреждане (Фиг. 4). Кариограмата позволява откриване на числени и структурни хромозомни аномалии, включително тризомии, монозомии, делеции, дупликации, инверсии и транслокации. **Идиограмата** представлява схематичен, стандартизиран графичен модел на хромозомите в кариотипа, който отразява техните морфологични особености, включително позицията на центромера, дължината на рамената и характерния бандинг модел (Фиг. 5). Тя е идеализирано и мащабирано представяне на кариотипа, изградено въз основа на статистически усреднени измервания. Идиограмата служи като референтна карта за цитогенетичен анализ, сравнение между различни кариотипи и картографиране на генни локуси.



**Фигура 4.** Кариограма на човешките хромозоми (Wikipedia, n.d.)



**Фигура 5.** Човешка идиограма (Kassem et al., 2012)

При животните образуването на половите клетки започва в ранните етапи на зародишното им развитие като претърпяват последователни промени на диференциране и специализация. Процесът на образуване на женските и мъжки полови клетки се означава като *гаметогенеза*. В развитието и образуването им има сходства, но и характерни и специфични особености. Затова процесът на образуването на мъжките полови клетки (сперматозоиди) се означава като сперматогенеза (spermatogenesis), а на женските полови клетки (яйцеклетки) – овогенеза (oogenesis). При животните, с малки изключения, развитието на сперматозоидите се извършва в мъжките полови жлези – семенници (тестеси), а на яйцеклетките, в женските полови жлези – яйчници.

Етапите на *сперматогенезата* са: размножаване (митоза); растеж (мейоза); зреене (мейоза); окончателно оформяне. Етапите на *овогенезата* са: размножаване (митоза); растеж (мейоза) и зреене (мейоза).

*Етап на размножаване.* Сперматогенезата и овогенезата започват през ембриогенезата, след детерминиране на пола на първичните полови клетки (гоноцити). В резултат на това те се превръщат в първични мъжки полови клетки – сперматогонии ( $2n$ ,  $2c$ ) или първични женски полови клетки – овогонии ( $2n$ ,  $2c$ ). В половите жлези, и при двата процеса, започват активни митотични деления, които продължават и в след ембрионалния период. Броят на сперматогониите и овогонии се увеличава многократно. Само при висшите гръбначни животни вкл. и човека, размножаването на овогонии се спира в яйчниците през определен етап от зародишното им развитие.

*Етап на растеж и зреене.* Започва процесът мейоза, който включва две последователни деления. Първото мейотично деление е редукционно, броят на хромозомите от диплоиден ( $2n$ ) намалява на половина – хаплоиден ( $n$ ). Временно количеството на молекулите ДНК в ядрото на клетките остава диплоидно ( $2c$ ). През второто мейотично деление двете молекули ДНК, във всяка хромозома, се редуцират до хаплоидно количество ( $c$ ). Двете мейотични деления преминават в следните последователни етапи – профаза, метафаза, анафаза и телофаза. В края на мейозата се получават хаплоидни дъщерни клетки ( $n$ ,  $c$ ).

Преди да встъпят в мейоза някои от сперматогониите или овогонии претърпяват процес на подготовка с генетични процеси в ядрото – удвояване броя на молекулите ДНК, синтез на различни видове РНК и в цитоплазмата – синтез на някои структурни белтъци. Сперматогониите се превръщат в сперматоцити от I ред ( $2n$ ,  $4c$ ), а овогонии – в овоцити от I ред ( $2n$ ,  $4c$ ). *Започва етап на растеж*, който включва дългата и сложна профаза на мейоза I, която е сходна и при двата процеса. Хроматиновият материал в ядрото се спирализира и дехидратира. Промените са разделени на пет последователни фази: лептотен I, зиготен I, пахитен I, диплотен I и диакenez I. С напредване на процеса се оформят хромозомните двойки – биваленти (хомологните хромозоми в бивалента са от бащина и майчина линия). Извършва се конюгация. Изгражда се синаптонемален комплекс от биомембрани. През пахитен I всеки бивалент (хромозомна двойка) е представен от две хромозоми ( $2n$ ), всяка с по две сестрински хроматиди (две мол. ДНК,  $2c$ ). Всеки бивалент съдържа  $2n$ ,  $4c$  и се означава като „тетрада“. През пахитен I се извършва и процеса *crossing-over*. В определени участъци от хромозомите се разменя генетичен материал между несестринските хроматиди в бивалентите. Получават се нови генетични рекомбинации. До края на профаза I хромозомите са окончателно спирализирани, скъсени и морфологично оформени. Хомологните хроматиди, като „тетради“, се преместват към периферията на ядрото. Ядърцето, ядрената мембрана изчезват, изгражда се делителното вретено. Сперматоцитите от I ред нарастват 1 – 2 пъти спрямо размерите на сперматогониите, докато овоцитите I ред нарастват от няколко десетки до стотици пъти, спрямо размерите на овогонии. Това се дължи на формирането и натрупването на хранителни вещества (жълтък) в цитоплазмата на овоцитите от I ред, което започва в края на пахитен I и завършва до края на диплотен I. Процесът е известен като *вителогенеза*. Съставът и

количеството на хранителните вещества (жълтък) варира в определени граници, характерни за вида животно. Това определя вида на яйцеклетката и особеностите на ембрионалното развитие.

*Етап на зреене.* Включва времето от края на диакенез I до края на второто мейотично делене. При сперматогенезата и овогенезата, процесите са много сходни. Мейоза I продължава последователно през метафаза I, анафаза I и телофаза I. Генетичния материал се разделя равномерно, като от всяка тетрада, в дъщерните клетки, се разпределя по една от двете хромозоми, всяка представена с по две хроматиди, две молекули ДНК ( $n, 2c$ ). В края на мейоза I от един сперматоцит от I ред се образуват два сперматоцита II ред ( $n, 2c$ ), а от един овоцит I ред се образува една голяма клетка – овоцит II ( $n, 2c$ ), и една малка – първо полярно телце ( $n, 2c$ ). За разлика от генетичния материал, който се разпределя равномерно в дъщерните клетки, цитоплазмата и жълтъка в овоцитите I ред се разпределят неравномерно. Почти цялото количество на цитоплазмата и жълтъка се разпределя към овоцит II ред, а към полярното телце – много малко цитоплазма, използван за структуриране на клетката.

Етапът на зреене продължава с мейоза II, която е сходна при двата процеса, без подготовка и нови синтетични процеси. Профаза II е кратка и атипична, с дехидратиране и спирализация на генетичния материал, като преминава през, подобни на мейоза I, пет последователни фази: лептотен II, зиготен II, пахитен II, диплотен II и диакенез II. През пахитен II вместо „тетради“ се образуват „диади“. Всяка хромозома е представена от две хроматиди ( $n, 2c$ ). Следват метафаза II, анафаза II и телофаза II, като към двата полюса на делителното вретено се насочва всяка от двете хроматиди на хромозомите. В края на мейоза II, при сперматогенезата, от един сперматоцит II ред се образуват два равностойни хаплоидни сперматиди ( $n, c$ ). В края на мейоза II, при овогенезата, от един овоцит II ред се образува една голяма клетка – яйцеклетка и една малка – второ полярно телце, с равномерно разпределение на генетичния материал ( $n, c$ ). Заедно с това яйцеклетката поема всичко от жълтъка и почти цялата цитоплазма, а полярното телце само малко цитоплазма. Първото полярно телце може да претърпи също мейоза II и в края от него да се образуват две хаплоидни полярни телца. Поради ограничената жизненост на яйцеклетките овогенезата в яйчниците спира през различни етапи за отделните видове животни. Овогенезата завършва само след навлизането на сперматозоид в яйцеклетката при оплождането. При липса на оплождане яйцеклетката загива.

*Обобщено, в края на мейозата,* при сперматогенезата от сперматоцит от I ред се образуват четири равностойни хаплоидни сперматиди ( $n, c$ ), докато при овогенезата, от един овоцит I ред се образува една голяма хаплоидна яйцеклетка ( $n, c$ ) и едно (три) малки полярни телца ( $n, c$ ).

*Окончателно формиране.* Този етап е характерен само при сперматогенезата, по време на който се структурират морфологичните части на сперматозоидите (спермиогенеза). От всеки сперматид се оформя по един сперматозоид. В сперматидите на животните се описват сходни промени, които се разделят на четири последователни фази: фаза на комплекс на Голджи; фаза на „шапчица“; фаза на акрозома (акрозомен апарат); фаза на зреене.

*Видове сперматозоиди.* При животните има два типа сперматозоиди: афлагелатен тип, без флагелум и флагелатен тип, с флагелум или опашка. Сперматозоидите с флагелум са по-често срещани, и се откриват у представители от Porifera до Vertebrata, включително и човека. Флагелатният тип сперматозоиди имат общ принцип на устройство – глава, шийка и опашка. Характеризират се с редица особености на ултраструктурната организация на всяка морфологична част, което определя сперматозоидите като високоспециализирани и видовоспецифични клетки.

*В главата на сперматозоида* се намират акрозомен апарат (акрозома) и ядро (хаплоидно, малки размери, силно обезводнено, плътно пакетирани хроматин) и малко цитоплазма. В акрозомен апарат се съдържат хидролитични ензими (при оплождане разрушават вторичните яйчни обвивки на яйцеклетките). При бозайниците основните ензимите са: *хиалуронидаза* – разгражда хиалуроновата киселина, която слепва фоликулните клетки в *corona radiata*; *акрозин* – разрушава *zona pellucida* по време на оплождането.

*В шийката* има две центриоли – проксимална центриола (при оплождане навлиза в яйцеклетката, структурира първото делително вретено на зиготата) и дистална центриола (като базално телце участва в структурирането на аксонемата на опашката).

Опашката на сперматозоида се разделя на междинна, средна и крайна част, като по дължината и се намира осев комплекс (аксонема), който е двигателен център на опашката, митохондрии

– в междинната част около аксонемата, с енергийна функция. По цялата дължина сперматозоида е покрит с малко цитоплазма и клетъчна мембрана.

**Видове яйцеклетки.** Разпределят се по две класификации: 1. В зависимост от количеството на жълтъка в цитоплазмата: безжълтъчни (алецитални, напр. чернодробен метил, човек); малкожълтъчни (олиголецитални, напр. мещести); умереножълтъчни (мезолецитални, напр. Безопашати земноводни) и многожълтъчни (полилецитални, напр. риби, влечуги, птици, насекоми). 2. В зависимост от количеството и разпределението на жълтъка в обема на яйцеклетката: хомолецитални – с малко жълтък, равномерно разпределен (напр. мещести); хетеролецитални – мезолецитални, неравномерно разпределен жълтък, анимален полюс без жълтък и вегитативен полюс с жълтък (напр. безопашати земноводни); телолецитални – полилецитални, жълтък изпълва цялата клетка, ядрото се намира на самия анимален полюс, под оолемата (напр. риби, влечуги, птици); централецитални – полилецитални, жълтък в центъра на клетката, който прекъсва от цитоплазма без жълтък, т. нар. цитоплазмени мостчета (напр. насекоми). По правило ядрото в яйцеклетките се намира в място, където жълтък липсва или е в малко количество.

Важен момент в онтогенезата на животните е оплождането – сливането на хаплоидните сперматозоид и яйцеклетка, при което се получава диплоидна зигота с обогатен генетичен материал. Процесът се предшества от изхвърляне, придвижване и депониране на сперматозоидите в женския копулативен орган или разположението им в непосредствена близост до яйцеклетката, извън женските полови пътища, във външна, водна среда (т. нар. осеменяване). В повечето случаи в яйцеклетката се допуска само един сперматозоид (*моноспермия*), който извършва оплождането. По-малко са случаите (напр. някои видове птици) когато в яйцеклетката се допускат допускат се повече сперматозоиди (*полиспермия*), но само първият извършва оплождане, като внася хаплоидния си набор хромозоми. Другите сперматозоиди се разрушават и материалите им се използват през ембрионалното развитие. Условието за оплождане се определят от начина на осеменяване. При външно оплождане, във външна водна среда, е необходимо да има: подходящи условия на средата; синхрон в поведението на индивидите от двата пола на един вид; половите клетки да се изхвърлят по едно и също време и в близост. При вътрешно оплождане е необходимо да има: синхрон в поведението на индивидите от двата пола на един и същи вид; специални механизми за внасяне на сперматозоидите в женските полови пътища. Към условията за оплождане се включват и действието на специални високо специфични химични вещества, отделяни от половите клетки, както и спермална течност с определен състав и качество, характерни за вида животно. *Най-общо механизма на оплождането* се разделя на три последователни етапа: 1. *Акрозомна реакция* – сперматозоида преодолява яйчните обвивки, с помощта на хидролитичните ензими в акрозомата. 2. *Кортикална реакция* – образуват се допълнителни прегради над оолемата, които възпрепятстват полиспермия. В тяхното структуриране участва изнесеното, чрез екзоцитоза, съдържание на кортикалните гранули от яйцеклетката, което е провокирано от навлезлият сперматозоид. *Нуклеарна фаза* – сливането на сперматозидното ядро и ядрото на яйцеклетката. Най-често в яйцеклетката навлиза главичката на сперматозоида и проксималната центриола. Образува се мъжки пронуклеус. Яйцеклетката, активирана от навлезлия сперматозоид, бързо завършва мейозата, отделя второто полярно телце и останалия в нея хаплоиден набор се превръща в женски пронуклеус. Следва сливане на мъжкия и женски пронуклеус (майчини и бащини хромозоми) в едно общо диплоидно ядро – синкарион. Образува се диплоидна зигота.

**Зародишно развитие. Етапи на зародишното развитие.** Индивидуалното развитие (онтогенеза) при животните започва с активирането на яйцеклетката към развитие, чрез навлязъл сперматозоид или по друг начин (чрез партеногенеза, т. нар. „девствено“ начало). С първото делене активираната яйцеклетка започва етапът на зародишното развитие (ембриогенеза), който завършва с излюпването или раждането на новия индивид. *Най-общо ембрионалното развитие се извършва чрез следните последователни етапи: набраздяване (бластулация), гаструлация и органогенеза.*

**Набраздяване (бластулация, дробене).** В рамките на 9 – 10 деления, активираната към развитие яйцеклетка, извършва последователни митотични деления, през интерфазите на които няма етап на растеж. Зародишът не нараства. С всяко следващо делене клетките се увеличават по брой и намаляват по размери. Означават се като бластомери. В края на етапа, зародишът придобива специфична структура наречена бластула, в която често се отваря празнина – брastoцел,

изпълнена с течност, отделена от бластомерите. Делителните плоскости от всяко следващо делене се разполагат във взаимно перпендикулярни равнини. Особеностите на набраздяването се определят от типа на яйцеклетката, както и от условията на средата, в която се развива зародиша. По правило жълтъкът забавя скоростта на делене или напълно спира деленето, в мястото, където се намира. Това се отразява върху структурата и типа на бластулата, определя особеностите на ембриогенезата. Дробене може да се извърши по *детерминативен и регулативен тип*, в зависимост от това дали бластомерите са диференцирани твърде рано за развитие на определена част от тялото на зародиша (още при 1-во, 2-ро делене) или твърде късно (след 16 клетъчен стадий), съответно. При липса на бластомер при детерминативния тип се развива дефектен зародиш, а при регулативния тип се развива нормален зародиш.

*Видове набраздяване.* Набраздяването се разделя на два вида: пълно (тотално, холобластично) и непълно (повърхностно, меробластично). *Пълно (тотално) набраздяване* има при алецитални, олиголецитални, хомолецитални, мезолецитални и хетеролецитални яйцеклетки. Жълтъкът при тях липсва или е в малко или умерено количество. Делителните плоскости преминават през обема на яйцеклетката, като разположението им зависи от разпределението на жълтъка в обема на яйцеклетката. Пълното дробене бива: *равномерно* (еквално) при хомолецитални яйцеклетки – бластомерите са с много сходни, еднакви размери; *неравномерно* (инеквално) при хетеролецитални яйцеклетки – бластомерите са с различни размери и биват: микромери (малки клетки, без жълтък), мезомери (средни клетки, с умерено количество жълтък) и макромери (големи, с много жълтък). Бластулите съответно са: еквална и инеквална целобластула. Пълното дробене бива още: радиално, спирално, двустранно, двусемитрично, анархистично, асинхронно. Всеки вид се характеризира с особености, в резултат на което се формират и разнообразни бластули. *Непълно (повърхностно, меробластично) набраздяване* е характерно за полилециталните яйцеклетки. Разделя се на два вида – дискоидално и повърхностно (суперфициално). *Дискоидално набраздяване* се наблюдава при телолециталните яйцеклетки (главоноги, риби, влечуги, птици и др.). Делителните плоскости преминават само в анималния полюс на яйцеклетката, където се намира ядрото. През първите четири деления се образуват *клетъчни сегменти* – без клетъчни мембрани между съседни клетки. По-късно се развиват в бластомери. Бластулата се нарича дискобластула – част от бластомерите отделят ензими за разграждане на жълтъка в усвоима форма, и се наричат вителофаги. *Повърхностно (суперфициално) набраздяване* има при центролециталните яйцеклетки на насекомите. Делителните плоскости касаят само централно разположеното ядро и цитоплазмата около него. Формира се симпластна структура – *синцитиум*. Ядрата преминават през цитоплазмените мостчета, достигат до периферията, под оолемата, делят се още няколко пъти и се превръщат се в бластомери. Формира се бластула наречена перибластула с периферна бластодерма от слоеве бластомери, жълтък в центъра, с малко останали ядра и с функция на вителофаги – разграждат жълтъка в усвоима форма за зародиша.

*Гаструлация.* Между деленията, през интерфазите има етап на растеж. Зародишът расте. Бластомерите нарастват и вече се означават като клетки, между които настъпват качествени различия по отношение на физиологията, темпа на развитие и тяхната активност. Клетките се пренареждат и диференцират. Обособяват се зародишните листове (слоеве). Първоначално се развиват външен зародишен лист наречен *ектодерма* (ektos – външен) и вътрешен – *ентодерма* (entos – вътрешен). По-късно между тях се образува и трети зародишен лист – *мезодерма* (mesos – среден) (при трипластните животни). Структурата, която се формира се нарича гастрела, а празнината в нея – гастроцел. *Ектодермата и ендодермата*, най-общо, могат да се структурират по четири начина, чрез: *инвагинация* (потъване); *имиграция*; *епиболия* (обрастване); *деламинация* (разцепване).

*Мезодермата* може да се развие от клетки на: ектодермата – ектомезодерма; ендодермата – ендомезодерма; от двата слоя едновременно – ектоендомезодерма. Структурира се като *мезенхим* – амевовидни клетки с неправилна форма, разположени в голямо количество аморфно междуклетъчното вещество. В повечето случаи се образува и по-сложно устроена мезодерма – *мезотел* (послойно подреждане на клетки заграждащи празнина). Образуват се торбовидни издувания (целомни, мезодермални торбички), водещи началото си от ендодермални клетки. От тях се залагат разновидности на съединителна и мускулна тъкани. Образува се най-общо по три начина: *телобластичен, ентероцелен и солидно клетъчно обрастване* (вращаване) (при Vertebrata, с залагане на мезодермални торбички, сомити, сегменти).

**Органогенеза.** През този етап се залагат и обособяват тъканите и органите на отделните системи при животните, които започват да функционират. Основните осевни структури, които определят плана на развитие на тялото при гръбначните животни са: първично черво (архентерон); гръбна струна (*chorda dorsalis* или *notochorda*) и нервна тръба (*tubus neuralis*). *Първичното* черво се структурира най-рано от ендодермата и се разполага откъм коремната страна на зародиша. По-късно се развива в епителните структурни части на храносмилателна система и жлезите ѝ (слюнни жлези, черен дроб, панкреас) и залага зачатъци на органи от дихателната система – трахеята и белите дробове (или хрилете). *Хордата* се разполага над и по дължината на първичното черво, има енто-мезодермален произход. При повечето гръбначни животни се заменя от костна и хрущялна тъкан, при бозайниците, остатъци от нея се запазват като *nucleus pulposus* (меката част на междупрешленните дискове). *Нервна тръба* се образува от ектодермата по т. нар. епителен път. Процесът на образуване на нервната тръба се нарича *неврулация*. Последователните етапи на затварянето ѝ са: *нервна пластинка* (нервна плоча); *нервна бразда*; *нервна тръба*. От нервната тръба се образува цялата нервна система.

Появата и развитието на органите и системите се иницира като се подчинява на процесите на ембрионалната индукция. Появата на един орган иницира появата на следващ. Така например структурирането на гръбната струна иницира сегментиране на мезодермалните торбички и развитие на нервна тръба. По правило, през ембриогенезата, предния край винаги изпреварва развитието на задния край. Така, веднага след затварянето на нервната тръба в предния край на ембриона се иницира бързо разширение и развитие на първите три мозъчни мехурчета. Поставя се начало на структурирането частите на главния мозък. По-късно се затваря задната част на нервната тръба, от която се развива гръбначният мозък.

При повечето гръбначни животни ембриогенезата се подпомага с образуването на допълнителни зародишни обвивки. *Жълтъчна торбичка*, която обгръща жълтъка при риби, влечуги и птици и е първият хемопоеитичен огран за зародиша. *Зародишните обвивки при гръбначните животни са: амнион, хорион и алантоис*. Те се структурират от извънзародишни слоеве. *Амнионът* е амниотична празнина с течност (околоплодни води), осигуряваща влажна среда за развитието, защита от механични и други вредни агенти за зародиша, има и регулаторна роля. *Хорионът* се развива като обща обвивка на зародиша. Има защитна и газообменна функция за зародиша, а при птици спомага за пренасяне на калциев карбонат от варовитата черупка на яйцето към зародиша, за изграждането на скелета. *Алантоисът*, при влечуги и птици, е сляпо завършващ колбасовиден израстък, с функция на пикочен мехур, участва и в газообмена. При плацентните бозайници алантоисът образува съдовете в пъпната връв и с това участва в обмяната на вещества между плода и плацентата. В края на ембриогенезата зародишните обвивки се разрушават. При плацентни бозайници и човека се образува и временен орган, наречен *плацентата*, осигуряващ връзката между майчиния организъм и ембриона (плода). Функциите са: газообменна, трофична (хранителна), защитна (барьерна), секреторна, хормонална (човешки хорионгонадотропен хормон, прогестерон, за поддържане на бремеността). Структурира се от две части – майчина (лигавицата на матката) и детска (хорион с хориални власинки, вџси). Плацентите при различните видове бозайници варират по разположението на хориалните вџси и изградената връзка между майчиният и детският организъм.

### 1. Детерминиране на пола

Признакът *пол* при организмите е генетично детерминиран и тенденцията дали ще се развие мъжки или женски пол е генетично заложен в оплодената яйцеклетка.

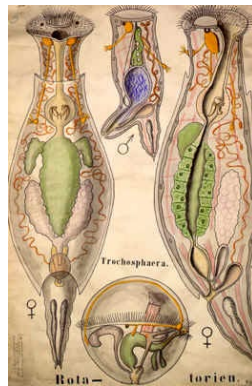
Полът представлява съвкупност от белези, по които се различават индивидите от даден вид, които имат способност да образуват различни полови клетки. Съществуването на полови диморфизъм е пряко свързано с половото размножаване, при което в един нов организъм се комбинират наследствени качества с майчин и бащин произход.

*Детерминирането* на пола, наречено още първично определяне на пола, представлява онзи ранен механизъм, с помощта на който дадени фактори водят до появата на женски или мъжки пол.

*Диференцирането* на пола е свързано с формиране на белезите и свойствата, характерни за съответния пол в хода на онтогенезата и включва съвкупността от процесите, които в различните етапи на индивидуалното развитие довеждат до изявата на един от двата пола с характерния им комплекс от белези.

Детерминирането на пола може да се осъществи в различен момент на размножителния цикъл. В природата са установени три типа определяне на пола: прогамно, сингамно и епигамно.

*Прогамно детерминиране* се осъществява преди оплождането на яйцеклетката. Наблюдава се при някои организми, например представители на р. *Rotatoria*. В хода на овогенезата, количеството на цитоплазмата се разпределя неравномерно. Формират се по-големи и по-малки по размер яйцеклетки. След оплождането от по-големите се развиват зиготи, които дават началото на женски индивиди, а от по-малките се образуват зиготи, от които произлизат мъжки индивиди (Фигура 1).



**Фигура 1.** Прогамно детерминиране на пола при р. *Rotatoria*.

<http://www.wasser-wissen.de/abwasserlexikon/r/raedertierchen.htm>

*Сингамно детерминиране* на пола се осъществява по време на оплождането, при сливането на ядрата на двете гамети. Това е най-разпространеният начин на детерминиране на пола, осъществява включително и при човека. Среща се сингамно детерминиране на пола при мъжка и женска хетерогаметност, в зависимост от това, кой пол образува различаващи се гамети.

*Епигамно детерминиране* на пола се осъществява след оплождането, по време на индивидуалното развитие, в резултат от взаимодействието на организма с околната среда. Такъв тип на определяне на пола се наблюдава се при зеления морски червей *Bonellia viridis*, при който мъжките паразитират в половата система на женските. От оплодените яйца се излюпват недиференцирани ларви. Ако свободноживеещите ларви се прикрепят към подводен предмет, те метаморфозират в женски индивиди, а прикрепените с хоботчето си към майчиния организъм – в мъжки индивиди, които продължават да паразитират в половата система на женските. Ако прикрепените ларви се отделят и преминават към свободен начин на живот, метаморфозират в хермафродитни

организми. Това определя интереса на изследователите към този тип детерминиране на пола, тъй като на основата на него се развива хипотезата за бисексуалната природа на организмите.

Съотношението между половете в рамките на вида се нарича *полово съотношение*. Честотата, с която се срещат мъжките и женските индивиди в една популация е приблизително 1:1. Процентът на индивидите от мъжки пол при човека е 51, при коня – 52, при магарето и овцата – 49 и т.н.

Още Мендел изказал твърдение, че белегът „пол“ се унаследява при същите закономерности, които са валидни и за други белези, когато се кръстосва хетерозиготен с хомозиготен по рецесивните алели индивид. От това следва, че единият пол образува два различни типа гамети, поради което се нарича *хетерогаметен*, а другият – един тип и се нарича *хомогаметен*. За определянето на пола значение има не само един алел (както е и при анализиращото монохбридно кръстосване), а цял комплекс от гени, локализирани в специален тип хромозоми, означени като *полови хромозоми (гонозоми)*. Те се установяват при животински видове, някои растения и при човека. Всички останали хромозоми на вида се наричат *автозоми*, групират се в хомоложни двойки и са еднакви в соматичните клетки на представителите на двата пола. Мъжките и женските индивиди се различават по между си по двойката на половите хромозоми. При човека, *D. melanogaster* и много други половите хромозоми се означават като X и Y. Женските индивид имат две еднакви X- хромозоми, а мъжките – една X и една Y хромозоми, които се различават по морфологичен тип и генна последователност.

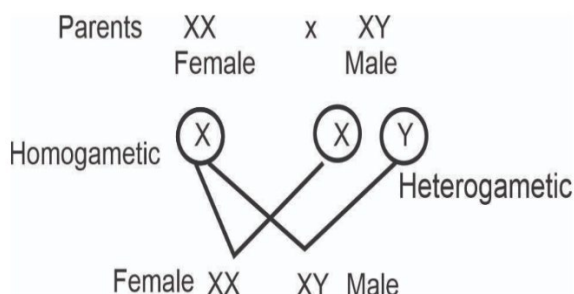
## 2. Сингамно детерминиране на пола при мъжка хетерогаметност

Когато хетерогаметен е мъжкият пол, детерминирането на пола може да стане по няколко начина. Нека ги илюстрираме със следните примери:

При човека женските индивиди притежават в соматичните си клетки 44 автозоми и две полови хромозоми – XX (44+XX), а мъжките – 44 автозоми, една X и една Y хромозоми (44+XY). Женският пол е хомогаметен, защото образува един тип гамети, съдържащи 22 автозоми и една X-хромозома. Мъжкият пол е хетерогаметен, защото образува 2 типа гамети – единият тип притежава 22 автозоми и една X- хромозома, а другият – 22 автозоми и една Y-хромозома (Фигура 2).

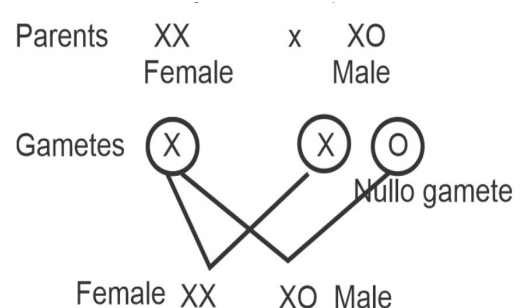
По този начин се осъществява и детерминирането на пола при винената мушица *Drosophila melanogaster*. Видът притежава 8 хромозоми в диплоидния си хромозомен набор, от които 6 са автозоми и две – полови хромозоми. Женските индивид имат 6 автозоми и 2 X-хромозоми (6+XX) в соматичните си клетки, а мъжките – 6 автозоми, една X и една Y хромозоми (6+XY) (Фигура 2).

При скакалеца в соматичните клетки на женските индивиди има 22 автозоми и две X-хромозоми (22+XX). Те формират един тип гамети, притежаващи 11 автозоми и една X- хромозома. Мъжките индивиди имат 22 автозоми и една X-хромозома (22+X0). Гаметите, които продуцират са два типа: в половината от тях има по 11 автозоми и една X- хромозома, а в другата половина липсва полова хромозома. В зависимост от това, коя мъжка гамета се слива с яйцеклетката се получават зиготи, от които се развива съответно женски или мъжки индивид (Фигура 3).



**Фигура 2.** Схема на сингамно детерминиране на пола при наличие на две различни полови хромозоми – X и Y.

<https://istudy.pk/mechanism-of-sex-determination/>



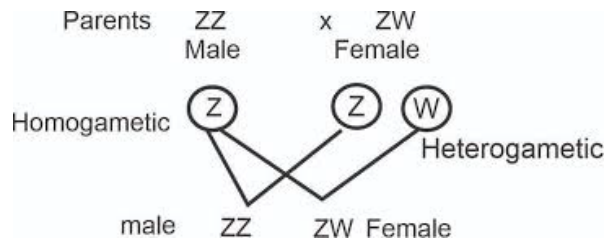
**Фигура 3.** Схема на сингамно детерминиране на пола при мъжка хетерогаметност при скакалец.

<https://istudy.pk/mechanism-of-sex-determination/>

### 3. Сингамно детерминиране на пола при женска хетерогаметност

Този тип определяне на пола се наблюдава при представители на птици, влечуги, риби и пеперуди. При тях половите хромозоми могат да се означават също с X и Y, но по-често се представят с Z и W. В соматичните клетки на женските индивиди освен автозомите има две различни полови хромозоми – Z и W, а мъжкият пол е хомогаметен и притежава две еднакви полови хромозоми – ZZ.

При кокошките *Gallus domesticus*, женските индивиди имат хромозомен набор  $76+ZW$ , а мъжките –  $76+ZZ$ , а при черничевата пеперуда хромозомния набор при женските е  $54+ZW$ , а при мъжките –  $54+ZZ$ . На Фигура 4. е представена обобщена схема на сингамното детерминиране на пола при женска хетерогаметност.

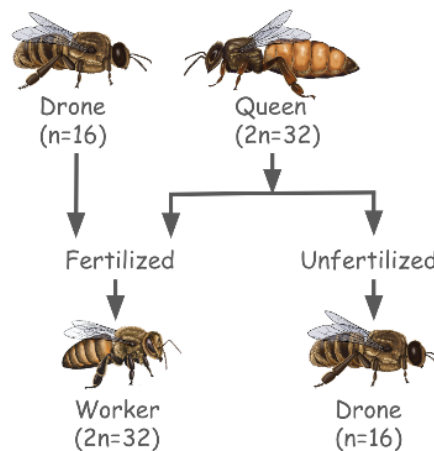


Фигура 4. Схема на сингамно детерминиране на пола при женска хетерогаметност.

<https://istudy.pk/mechanism-of-sex-determination/>

### 4. Детерминиране на пола чрез хапло-диплоидия

При медоносните пчели *Apis mellifera* е налице механизъм на определяне на пола чрез хапло-диплоидия. В пчелното семейство женските индивиди се развиват от оплодени яйца, затова всички техни соматични клетки са първично диплоидни. Разликата между пчелата-майка и пчелите-работнички се изразява в тяхната фертилност, която се определя от храната, предоставяна на ларвите преди излюпването им. В резултат на специалния състав на храната на ларвата на пчелната майка, осигуряваща нормалното развитие на половата ѝ система, тя се развива като единствения женски фертилен индивид в колонията. Фертилните мъжки индивиди (търтеи) се развиват от неоплодени яйца чрез партеногенеза. Хаплоидността, която е резултат от това развитие се запазва само в клетките на зародишевия път, от които се формират гаметите, при които не се осъществява редукционно делене, а само еквационно. В соматичните клетки на търтеите настъпва вторична диплоидизация. В соматичните клетки на мъжките и женските индивиди на вида има 30 автозоми и две X-полови хромозоми, а в половите клетки – 15 автозоми и една X-хромозома (Фигура 5).



Фигура 5. Хапло-диплоидия при определяне на пола при медоносната пчела *Apis mellifera*.

[https://extension.psu.edu/media/wysiwyg/extensions/catalog\\_product/9aa8232654a241f1ac25aa399e733702/h/a/haplodiploidy.png](https://extension.psu.edu/media/wysiwyg/extensions/catalog_product/9aa8232654a241f1ac25aa399e733702/h/a/haplodiploidy.png)

## 5. Определяне на пола при растенията

При висшите спорови и покритосеменни растения *двудомността* е широко разпространено явление – има мъжки и женски растения. При двудомните растения съществуват два различни механизма на определяне на пола – наличие на конкретна хомозиготна или хетерозиготна алелна комбинация или наличие на морфологично различни полови хромозоми.

### 5.1. Комбинация от алели, определящи пола

При двудомния вид тиква *Brionia dioica*, мъжкият пол е хетерогаметен и се определя от хетерозиготна комбинация на ген „m“ – Mm, а женският пол, който е хомогаметен – от хомозиготна по рецесивните алели комбинация – mm. Този вид може да образува хибриди с еднодомния вид *Brionia alba*, който е хомозиготен по рецесивните алели mm, а еднодомността му се определя от гени, присъстващи в неговия генотип.

При опрашването на *B. alba* с прашец от *B. dioica*, потомството ще е двудомно:

P: mm x Mm

F<sub>1</sub>: mm (женски индивиди), Mm (мъжки индивиди) в съотношение приблизително 1:1.

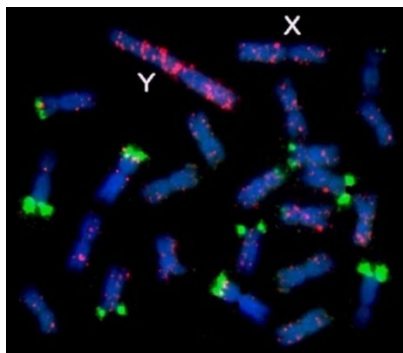
При опрашването на *B. dioica* с прашец от *B. alba* се получава само женско потомство:

P: mm x mm

F<sub>1</sub>: mm (женски индивиди).

### 5.2. Хетерогаметност при мъжкия пол, определяща се от наличието на полови хромозоми.

При вида *Silene latifolia* (*Melandrium album*), женските индивиди притежават 22 автосоми и две X-полови хромозоми, а мъжките имат 22 автосоми и X и Y полови хромозоми в соматичните си клетки (Фигура 6).



**Фигура 6.** Хромозоми при *Silene latifolia* (*Melandrium album*) (половите хромозоми са означени с X и Y). <https://www.nature.com/articles/hdy200917>

## 6. Значение на X и Y половите хромозоми за определяне на пола при *Drosophila* и човек

При човека и *Drosophila*, а също и при повечето гръбначни животни, много насекоми и безгръбначни, женските индивиди притежават две X хромозоми, а мъжките – една X и една Y хромозома. Генетичната основа на определяне на пола обаче не е еднаква при тези организми.

При *Drosophila* за определяне на пола значение има броят на X хромозомите. Мъжки пол се детерминира от XY и X0 гонозомни комплекси, а женски пол – както при XX, така и при XXU гонозомен комплекс. При този вид, Y хромозомата няма отношение към определяне на мъжкия пол, а само към жизнеността на мъжките гамети. По тази причина мъжките индивиди от типа X0 са стерилни.

При човека Y хромозомата детерминира мъжки пол, затова индивиди с гонозомен комплекс XY и XXU са от мъжки пол, а индивиди с гонозомни комплекси XX и X0 са от женски пол.

## 7. Диференциране на пола по време на онтогенезата

Диференцирането на пола се осъществява винаги след оплождането, през онези етапи на онтогенезата, когато се развиват половите жлези и вторичните полови белези.

При разделнополовите животни първоначално половите жлези са недиференцирани (индеферентни), те имат еднакво устройство – външен слой (кортекс) и вътрешен слой (медула).

Балансът на гените в половите хромозоми и автозомите определя функцията на жлезите с вътрешна секреция. Ако балансът е такъв, че детерминира мъжки пол, се активира секрецията на мъжки полови хормони, които диференцират жлезата в тестис и обратно.

Под влияние на условията на средата може да настъпи промяна в типа на секреция на ендокринните жлези и ако това стане в началните етапи на онтогенезата, ще се развие не детерминираният пол, а противоположният (реверсия на пола). Условията на средата оказват влияние върху честотата на срещане на мъжките и женските индивиди в потомството: при жабите от значение е температурата, при която се развиват индивидите; при пъпешите – азотното хранене; при конопа – осветяването.

При диференциране на пола влияние оказват видът и качеството на храната, възрастта на родителите, смъртта на индивидите от единия пол по време на ембрионалното развитие. При *Drosophila* се среща еднополова линия само от женски мухи, тъй като мъжките ембриони се разпознават и унищожават от спирохета, която паразитира в хемолимфата.

Между половите клетки, съдържащи X и Y хромозоми понякога съществува конкуренция, процесът е известен като цертация. Този процес е описан при растения, животни и при човека. Движението на сперматозоидите и проникването им в яйцеклетката зависи от рН на средата и други химични въздействия.

## 8. Половосвързана наследственост

Освен гените, контролиращи съвкупността от белези, наречена пол, в половите хромозоми са локализирани и гени, които определят соматични признаци. Те се наричат скачени с пола, а унаследяването им – *половосвързана наследственост*. Тази наследственост зависи от поведението на половите хромозоми по време на мейоза и техните морфологични особености. Често при индивидите с морфологично различаващи се полови хромозоми е възможно генното съдържание в тях да е различно. Ако в едната полова хромозома липсва локус на ген, намиращ се в другата, състоянието се нарича хемизиготност. Унаследяването, скачено с пола може да се демонстрира и обясни с класически примери: унаследяване цвета на очите при *Drosophila melanogaster*, хемофилията и далтонизмът при човека и др.

При винената мушица цветът на очите се определя от двойка алели на един ген – доминантен за червени очи ( $w^+$ ) и рецесивен – за бели ( $w$ ). Този ген е локализиран в X хромозомата и липсва в Y хромозомата. Мъжките индивид са хемизиготни по гена за цвета на очите, което означава, че един алел, разположен в X хромозомата при мъжките индивид е отговорен за фенотипната изява на белега.

При кръстосване на женски мухи с червени очи с мъжки с бели очи, в  $F_1$  получените женски и мъжки индивиди са с червени очи. Условно приемаме тази кръстоска за „права“. При кръстосване на индивидите от  $F_1$  по между им, във  $F_2$  всички женски индивиди (50% от всички получени индивиди) са с червени очи, половината от всички мъжки са с червени очи, а останалите са с бели. Така разпадането по двата белега – пол и цвят на очите е в следното съотношение: женски с червени очи – 2 части (50%); мъжки с червени очи – 1 част (25%); мъжки с бели очи 1 част (25%).

P:	$X^{w^+}X^{w^+}$	x	$X^wY$
	♀ с червени очи		♂ с бели очи
Гамети:	$X^{w^+}, X^{w^+}$		$X^w, Y$
F <sub>1</sub> :	$X^{w^+}X^w$	x	$X^{w^+}Y$
	♀ с червени очи		♂ с червени очи
Гамети:	$X^{w^+}, X^w$		$X^{w^+}, Y$
F <sub>2</sub> :	$X^{w^+}X^{w^+}$	$X^{w^+}Y$	$X^{w^+}X^w$ $X^wY$
	♀ с червени очи	♂ с червени очи	♀ с червени очи    ♂ с бели очи

При „обратната“ кръстоска, при кръстосване на женски с бели очи с мъжки с червени, в  $F_1$  получените женски са с червени очи, а мъжките – с бели. Това е пример за т. нар. criss-cross

унаследяване (унаследяване на кръст), при което белезите се предават от „майки“ на „синове“ и от „бащи“ на „дъщери“. Когато получените в F<sub>1</sub> индивиди се кръстосат по между си, във F<sub>2</sub> се получават 4 фенотипни групи: женски с червени очи, мъжки с червени очи, женски с бели очи и мъжки с бели очи в съотношение 1:1:1:1.

P:	$X^wX^w$ ♀ с бели очи	x	$X^{w+}Y$ ♂ с червени очи	
Гамети:	$X^w, X^w$		$X^{w+}, Y$	
F <sub>1</sub> :	$X^{w+}X^w$ ♀ с червени очи	x	$X^wY$ ♂ с бели очи	– criss-cross унаследяване
Гамети:	$X^{w+}, X^w$		$X^w, Y$	
F <sub>2</sub> :	$X^{w+}X^w$ ♀ с червени очи 1:	$X^{w+}Y$ ♂ с червени очи 1:	$X^wX^w$ ♀ с бели очи 1:	$X^wY$ ♂ с бели очи 1

Разликите в разпадането на признаците по фенотип във F<sub>2</sub> в „правата“ и „обратната“ кръстоска са доказателство, че унаследяването на признака „цвят на очите“ при винената мушица е свързано с пола на индивидите и се дължи на 3 причини: генът за цвят на очите се намира върху X-хромозомата, Y- хромозомата не носи ген за цвета на очите, а алелът, който определя червения цвят на очите е доминантен спрямо алела за бял цвят на очите.

Освен половосвързаната наследственост съществува и ограничена от пола и зависеща от пола наследственост. *Ограничени от пола* са тези наследствени признаци, които се проявяват само у индивидите от единия пол, или степента им на изява е различна при двата пола. Така се унаследяват вторичните полови белези (окосяване, развитие на млечни жлези и други). Ограничено от пола се унаследяват признаци като млечност, масленост на млякото, носливост и други при селскостопанските животни. Те се обуславят от гени, присъщи както на мъжките, така и на женските индивиди, но се проявяват само при единия пол.

Съществуват и признаци, чиито характер на доминиране зависи от пола. Те се наричат *зависими от пола*. По такъв начин се проявява плешивостта при човека – при мъжете алелът за плешивост е доминантен (A), а при жените този алел е рецесивен (a). Така при мъжете хомозиготните по доминантните алели (AA) и хетерозиготните (Aa) индивиди са плешиви, докато при жените, за да се наблюдава във фенотипа този белег е необходимо те да са хомозиготни по рецесивните алели (aa).

Най-често под понятието тъкан се има предвид съвкупност от клетки и междуклетъчно вещество, представляващи една филогенетично възникнала система с общ произход и посока на диференциация на клетките за усъвършенстване изпълнението на отделни основни жизнени функции. Еволюцията на тъканите се осъществява в пряка връзка с усложняване на основните функции на организмите – метаболизъм, движение, дразнимост и защита. В резултат на това се обособяват разновидности от тъкани, които се класифицират въз основа на разнообразие от критерии. Най-често използвана и до днес е морфо-функционалната класификация, според която тъканите се разделят на четири основни типа – епителна, съединителна, мускулна и нервна.

Най-общо всяка тъкан се изгражда от клетки и междуклетъчно вещество. Въпреки специфичността на своята диференциация във всяка тъкан могат да се разграничат най-общо три типа клетки: основни, преобладаващи с характерната функция за тъканта; допълнителни, специализирани клетки, със спомагателни функции; слабо диференцирани клетки със запазени способности за делене. Междуклетъчното вещество включва основно вещество (аморфна субстанция) и влакнести материали. Варира по състав и строеж, като при някои видове тъкани определя функциите и свойствата им. В хода на еволюцията при животните, в отговор на променящите се условия на средата, се развиват голям брой разновидности към основните типове тъкани. Такива са например разновидностите на съединителната тъкан – кръв, рехавата съединителна тъкан, мастна съединителна тъкан, влакнеста съединителна тъкан и т. н.

Основните типове тъкани и техните разновидности имат и някои общи свойства. Това са: *регенерация (regeneration)* – свързана с възстановяване на изхабените или мъртви клетки с нови; *хиперплазия (hyperplasia, hyper – върх и plasso – образувам)* и *хипертрофия (hypertrophia, tropho – храня)* – прекомерно разрастване на тъканта; *атрофия (atrophia, a – не)* – намаляване на обема на тъканта; *метаплазия (metaplasia, meta – след)* – в границите на основен тип тъкан един подвид преминава в друг; *неоплазия (neoplasia)* – туморно изграждане.

### **Епителна тъкан (Textus epithelialis)**

Филогенетично се появява и стабилизира най-рано в сравнение с другите типове тъкани. През ембрионалното развитие на животните може да се развие и от трите зародишни листа – ектодерма, ендодерма и мезодерма. Покрива отвън тялото на многоклетъчните животни, постила вътрешната повърхност на кухите и тръбестите органи (храносмилателен тракт, дихателните и пикочопроводни пътища) и на телесните кухини (коремна и гръдна); изгражда почти всички жлези, с изключение на някои отдели на жлезите с вътрешна секреция.

*Основните функции* на епителната тъкан са ограничителна и защитна. *Допълнителни функции* са транспортна – свързана с пренасянето на вещества с помощта на транспортни системи. Секреторна функция, свързана с отделянето на различни по химичен състав вещества, йони и макромолекули. Роля в сетивни зони, като епителните клетки подпомагат възприемането на дразнения от околната среда.

Епителната тъкан представлява единна система изградена от голям брой клетки, подредени в редове или слоеве, малко слепващо, аморфно междуклетъчно вещество (подпомагащо клетъчните комуникации) и базална мембрана (*lamina basalis*) върху, която се разполагат всички клетки при еднослойните епителии или само първият ред клетки при многослойните. Базалната мембрана има опорна и защитна функция. Изпълнява полупропускливи свойства, които подпомагат транспортирането на вещества, чрез дифузия, от подлежащата съединителна тъкан към епителните клетки, както и обратно. Изгражда се основно от три типа клетки: преобладаващи; специализирани (жлезисти) клетки; слабо диференцирани (стволови клетки), които се делят постоянно и са отговорни за регенеративните способности на тъканта. Чрез секретите на специализираните жлезисти клетки често на повърхността на тъканта се образуват допълнителни образувания като косми, пера, люспи, нокти, рогови образувания, кутикула и др. Епителните клетки притежават полярност. В

епителната тъкан не навлизат кръвоносни съдове, но е добре инервирана. Притежава висока способност към регенерация (физиологична – перманентна и циклична и посттравматична).

Най-често се използва морфо-функционалната класификация, според която епителната тъкан се разделя на покривен епител (*Epithelium superficiale*) и жлезист епител (*Epithelium glandulare*). *Покривният епител бива три основни вида – еднослоен, преходен и многослоен.*

*Еднослойният покривен епител.* Изграден е от един ред епителни клетки, като всички лежат и комуникират с подлежащата базална мембрана. Разделя се на два вида: еднореден и многореден (псевдомногослоен). При едноредния, ядрата на клетките са на една и съща височина от базалната мембрана и в зависимост от формата на клетките се разделя на плосък, кубичен и призматичен (цилиндричен). При многоредния (напр. покрива вътрешната повърхност на много въздухоносни пътища – носна кухина, трахея, бронхи) ядрата на епителните клетки се намират на различна височина от базалната мембрана.

*Преходен покривен епител.* Постила вътрешната повърхност на някои отделителни органи – пикочно легенче, някои пикочопроводи, пикочен мехур. Изгражда се от три клетъчни зони. Има признаци на еднослоен многореден (тънки цитоплазмени връзки, свързват клетките от горните слоеве с базалната мембрана) и многослоен епител (с перманентна физиологична регенерация).

*Многослойният покривен епител.* Състои от голям брой клетки подредени в редове, влизащи в състава на слоеве с характерни морфологични, функционални и метаболитни особености. Най-често се разполага на повърхности подложени на натиск, опъване и триене. Разделя се на два подвида: невроговяващ и вроговяващ. Многослойният невроговяващ покривен епител покрива повърхности граничещи с влажна среда (напр. устна кухина, хранопровод, анус, влагалище при бозайници); епидермисен (риби, ларви на земноводни и др.). Изграден е от три слоя, като в зависимост от формата на клетките от повърхностния слой се разделя на плосък, кубичен и призматичен. Многослойният вроговяващ покривен епител покрива телесни повърхности, граничещи с външна суха среда. Изгражда епидермиса на кожата при влечуги, птици и бозайници. Състои се от голям брой редове от клетки (няколко, десетки и стотици) обединени в пет слоя. Характерен е с процес на вроговяване (кератинизация), със специализация и диференциация на епителните клетки. Най-външният, повърхностен вроговен слой, се състои от приплеснати, мъртви клетки, изпълнени с белтъка кератин, като последните един два реда непрекъснато отпадът и се заместват от по-долните редове. Регенерацията е физиологична – перманентна и посттравматична.

*Жлезист епител.* Клетките на тъканта имат способност да синтезират и отделят сложни специфични продукти наречени секрети. Разделя се на два вида – екзокринен и ендокринен. Екзокринните жлези отделят секрета си директно върху външни или вътрешни повърхности на организма, с помощта на изводни канали. Ендокринните жлези отделят секрети (инкрети, хормони) директно в телесната течност, кръвта или лимфата, без изводни канали.

### **Съединителна тъкан (*Textus connectivus*)**

Тази тъкан не контактува пряко с външна среда или вътрешни празнини. Връзката се извършва посредством епителната тъкан. През ембрионалното развитие на животните се залага от мезодермата и най-често се развива от мезенхимни клетки. *Основна функция* на съединителната тъкан е структурно-опорна като участва при изграждане и моделиране тялото на многоклетъчните животни. *Изпълнява още трофична и защитна функция, както и редица допълнителни функции.* Съединителната тъкан се изгражда от два основни компонента: клетки (*cellulae textus connective*) и междуклетъчно вещество (*substantia intercellularis*) или матрикс (т. нар. базова, аморфна субстанция). Клетките са разположени в междуклетъчното вещество по единично или на групички, като са разнообразни по морфология и функция. Не образуват редове (с малки изключения) или слоеве. Могат да бъдат фиксирани или подвижни. Междуклетъчното вещество включва съединителнотъканни извънклетъчни влакна (*fibrae textus conectivi*) (влакнести материали) и основна (базова) субстанция (*substantia fundamentalis*) известна още като аморфно вещество, както и тъканна течност. Основната субстанция на междуклетъчното вещество се изгражда от глюкозоамиоглици (мукополизахариди) и адхезивни (структурни) гликопротеини. Влакнестите материали се структурират в три вида влакна – колагенови и ретикуларни от белтъка колаген и еластинови от белтъка еластин. Материалите за междуклетъчното вещество се синтезират и

отделят от основните клетки на различните разновидности на съединителната тъкан. Съединителната тъкан притежава регенеративни възможности в различни граници, в зависимост от особеностите на разновидностите ѝ.

Според хистофизиологичната класификация съединителната тъкан се разделя на три групи: с недиференцирано междуклетъчно вещество (мезенхим, слизеста, хордална, пихтиеста); с влакнесто междуклетъчно вещество (хлабава, мастна, ретикуларна, пигментна, фиброзно-компактна и еластична, кръв); с твърдо междуклетъчно вещество (хрущялна и костна).

## **Кръв**

Кръвта се състои от кръвни клетки (клетъчни елементи, формени елементи) и кръвна плазма. Клетъчните елементи са: червени кръвни клетки (еритроцити); бели кръвни клетки (левкоцити – гранулоцити и агранулоцити) и тромбоцити. Процесът на образуване на кръвните клетки се означава като *хемопоеза*. При възрастните се осъществява от червения костен мозък в костния канал на дългите тръбести кости. Кръвната плазма е течна междуклетъчно вещество на тъканта със сламеножълт цвят. Представлява колоид, в който има разтворени ниско и високомолекулни съединения. Съдържа основно вода (до 90%), белтъци (7 – 8%) и около 1% неорганични соли, други органични вещества – въглехидрати и мазнини. *Кръвта изпълнява следните функции*: хранителна – доставя до клетките хранителни вещества идващи от храносмилателната система; регулативна – транспортира и разпределя вода, неорганични и органични материали; дихателна – газообмен на кислород и въглероден двуокис в организма, извършва се от еритроцитите с помощта на белтъка хемоглобин; отделителна (чрез отделителната система изнася непотребни материали от метаболизма); защитна (чрез фагоцитоза, коагулационен механизъм, изработване на антитела и бактерицидни вещества – левкоцити и тромбоцити); хомеостатична – участва в регулиране постоянното рН на средата и телесната температура.

*Еритроцитите* са най-многобройните кръвни клетки (милиони в 1  $\mu$ l) като варират при различните видове животни. Червеният им цвят се дължи на хромобелтъка *хемоглобин* – дихателен пигмент, който се свързва лесно с кислорода и лесно го отдава на тъканите. От тях също лесно приема  $\text{CO}_2$ . Във връзка с осигуряване на по-голяма газообменна повърхност при гръбначните животни са установени следните еволюционни промени: изменение на формата (от елипсовидна – при рибите до двойнодълъбнат диск – при човека); намаляване на размера и увеличаване на броят им (от клас риби към клас земноводни, влечуги, птици и бозайници и човек); редукция на ядро и клетъчни органели при клас Бозайници и човек. Основната функция на еритроцитите е газообменна. *Левкоцитите* са високо специализирани кълбовидни ядрени клетки, разнородни по морфология и биологична роля. Броят им в 1  $\mu$ l кръв варира, но е значително по-малък от броя на еритроцитите и тромбоцитите. Левкоцитите са два подвида: гранулоцити (зърнести левкоцити) и агранулоцити (незърнести левкоцити). В зависимост от морфофункционалните особености гранулоцитите са три вида: неутрофили, еозинофили и базофили. Агранулоцитите се разделят на две групи: моноцити и лимфоцити. Левкоцитите изпълняват *защитна функция*. По-голяма част от тях имат свойството да фагоцитират, а други да изпълняват имунозащитна функция. Всички притежават ядро, клетъчен център, митохондрии, рибозоми и богати на хидролитични ензими лизозоми, което е показател за активна обмяна на веществата. Могат да преминават през ендотелните клетки на капилярите изграждащи стената им и да се установят в околните тъкани, най-често рехавата съединителна тъкан, където осъществяват своите разнообразни функции. Левкоцитите участват в клетъчния и хуморален имуноен отговор на организма. *Тромбоцитите* при бозайниците и човека представляват безядрени цитоплазмени сегменти. Броят им у човека нормално е 150 – 400 000 в  $\text{mm}^3$  и варира. Основната им функция е свързана с механизмите на кръвосъсирването. Кръвните клетки имат кратък живот и се възстановяват чрез перманентна физиологична регенерация.

## **Рехавата (хлабава) съединителна тъкан**

Това е най-широко разпространената тъкан от разновидности на съединителната тъкан. Няма пряк контакт с външната среда като контактува с нея посредством епителната тъкан. Участва в изграждането на всички органи в многоклетъчните организми. Рехавата (хлабава) съединителна тъкан участва в изграждането „скелета“ на органите в организма и моделиране на тялото. Задължително придружава кръвоносните, лимфните съдове и нерви. Заедно с тях навлиза и участва в

изграждането на мускулите, сухожилията, фасциите, костите и др. Осъществява връзката на кожата с подлежащите органи затова най-голямо количество рехав съединителна тъкан има в подкожието. Участва в изграждането на лигавицата от стената на кухите тръбести органи. *Основната и функция е свързваща.* Участва и в защитата на организма, транспортирането на хранителни вещества (трофична функция), благодарение на разнообразния ѝ клетъчен състав. Изгражда се от два основни компонента – клетки и междуклетъчно вещество. Клетките са основни (стволови и диференцирани) и допълнителни. Основните клетки са: фибробласти и фиброцити – синтезират и отделят материали за междуклетъчното вещество; хистеоцити, мастоцити и плазмоцити – изпълняват общо защитна функция, стволови клетки – отговорни за регенерация и обновяване. Допълнителни клетки са: мастни, пигментни, някои видове левкоцити, мускулни клетки и др. Междуклетъчното вещество е в голямо количество (над 70% от теглото на тъканта) и включва аморфно, влакнесто вещество и тъканна течност. Трите вида влакна са застъпени в умерено количество, разпределени по единично в рехав мрежа, което придава общия рехав строеж на тъканта.

### **Хрущялна тъкан (Textus cartilagineus)**

Покрива ставните повърхности, подпомага растежа на дългите тръбести кости с оформянето на хрущялните пластинки в двата края на диафизата. Кръвоносни съдове в тъканта не навлизат. Транспортирането на необходимите вещества се извършва чрез дефузионни процеси. Изградена е от основни клетки – хондробласти (млади клетки) и хондроцити (специализирани клетки), които синтезират материали за междуклетъчното вещество. В състава ѝ влиза и голямо количество междуклетъчно вещество с аморфна и влакнеста съставка. Хондроцитите се разполагат в кухини наречени лакуни. Обикновено са по няколко в една лакуна и произлизат от митотичните деления на един изходен хондробласт. Образуват т. нар. изогенни групички. Една изогенна групичка заедно с териториалния матрикс около нея оформят основната *функционалната единица на хрущяла – хондрон*. При гръбначните животни тъканта бива: хиелинна, еластична и влакнеста. Хрущялната тъкан има слаби регенеративни способности.

### **Костна тъкан (Bone tissue)**

Заедно с хрущялната тъкан участва в изграждането на осевия скелет, крайниците и в моделиране формата на тялото. Участва в минералния обмен на организма. Дейността на костната тъкан е под контрола на нервната и ендокринната система. Изгражда се от основни клетки: остеообласти и остеоцити (синтезират материали за междуклетъчното вещество) и остеокласти (т. нар. косторазрушители), които участват в ремоделирането на костната тъкан. Междуклетъчното вещество (каменно, твърдо) се състои от аморфно вещество и влакнести материали, основно колагенови влакна, които често са слепени успоредно от белтъка осеомукоид в пластинки или ламели. Минералните соли стигат до 55 % от теглото на тъканта. В костната тъкан навлизат кръвоносни съдове. При гръбначните животни има два вида: грубовлакнеста и ламеларна (пластинчеста) костна тъкан. Последната бива гъбеста и плътна с основна структурна и функционална единица – остеон (Хаверсова система). Остеонът се състои от: 4 – 20 бр. цилиндрично вмъкнати един в друг ламели от успоредно слепени колагенни влакна чрез белтъка осеомукоид; остеоцити; Хаверсов канал централно затворен, в който навлизат отвън кръвоносни съдове, малко рехав съединителна тъкан и разклонение на нервни влакна. Костната тъкан има добра регенерация.

### **Мускулна тъкан (Textus muscularis)**

Представява клетъчна общност от силно диференцирани и удължени мускулни клетки (миоцити) или мускулни влакна. Характеризират се със свойствата възбудимост, проводимост и съкратимост. Първите две се обуславят от свойствата на клетъчната мембрана (сарколема), а съкратимостта е пряко свързана с функционирането на специфични клетъчни органели наречени *миофибрили* и на съкратителните белтъци (филаменти) в тях – актин, миозин, тропомиозин и тропонин. През ембрионалното развитие на животните произлиза от мезодермата и се развива от мезенхимните клетки (мезенхима). Само миоепителните клетки имат ектодермлен произход. Според структурната организация на съкратителния апарат тъканта се разделя на три основни вида – гладка, набраздена (косо и

напречно набраздена) и миоепителни клетки. Напречно набраздената бива скелетна и сърдечна (съкратителна, типична и импулсопроводна, нетипична). Основната структурна единица на скелетната мускулна тъкан е мускулното влакно – миофибра. На сърдечната мускулна тъкан е мускулната клетка кардиомиоцит. Запазвайки клетъчните си ограничения клетките се нареждат едно до друго и образуват мускулни влакна. Контактуват по между си чрез интеркаларни дискове. Основна структурна единица на гладката мускулна тъкан е мускулната клетка – лейомиоцит. Мускулната тъкан се характеризира с липсата на собствено междуклетъчно вещество. Тази роля се изпълнява от рехавата съединителна тъкан, която чрез тънки прослойки (малко количество) навлиза навътре в тъканта между клетките и влакната като носи със себе си разклонения на кръвоносни съдове и нерви. Специфични клетъчни органели за набраздената мускулна тъкан са *миофибрилите*, които като тънки тръбички се намират по дължината на многоядрената миофибра. По дължината на всяка миофибрила има тъмни и светли зони (ивици), напречно разположени по дългата ос на влакното, където по специфичен начин са подредени молекулите на съкратителните белтъци – актин, заедно с тропомиозин и тропонин, и миозин. Пълното съвпадение на светлите и тъмни зони във всички миофибрили на една миофибра се определя напречното набраздяване. При малко отклонение на това разположение се формира косо набраздяване – ивиците са наклонени. По средата на светлите зони, напречно на дългата ос, се разполагат молекулите на белтъците дезмин и  $\alpha$  актин. Те изграждат т. нар. Z дискове. Разположението на молекулите на съкратителните белтъци се повтаря между два Z-диска. Разстоянието между два Z диска се нарича *саркомер*, който представлява основната функционална единица на набраздената мускулна тъкан. Скелетната мускулна тъкан се съкращава волево, под действието на централната нервна система, докато сърдечната и гладката мускулни тъкани се съкращават неволево, под действие на вегетативната нервна система. Регенерацията на тъканта е ограничена. Възстановяването е по-скоро за сметка на рехавата съединителна тъкан.

### **Нервна тъкан (Nervous tissue)**

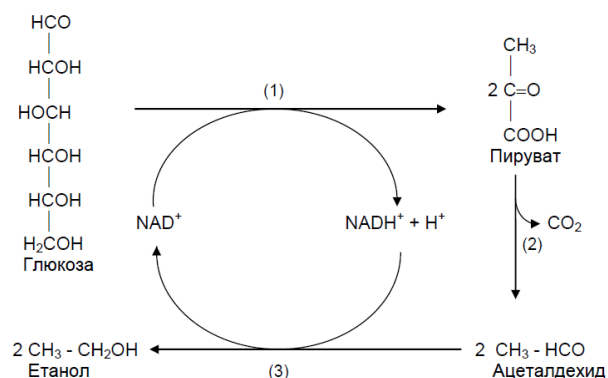
Представлява комплекс от основни, специализирани нервни клетки наречени неврони (неврони) и придружаващи, спомагателни глиевни клетки – невроглия. Невроните са основна структурна и функционална единица на нервната тъкан. Функцията им е да: възприемат дразненията от околната среда и различните части на тялото; анализират, интегрират, трансформират информацията и да изработват съответни нервни импулси; препращат нервните импулси в посока към други неврони или органи от организма за подходяща реакция на организма (мускули или жлези). През ембрионалното развитие при гръбначните животни се развива от ектодермата, чрез процеса неврулация (затваряне на нервната тръба). Невроните са високо специализирани клетки. Изградени са от клетъчно тяло (перикарион – метаболитен център на клетката) и израстъци, които са: дендрити – къси, дървовидно разклоняващи се и един дълъг израстък – аксон. Дендритите възприемат и насочват получената информация в посока към перикариона. В аксона се генерират и провеждат нервните импулси към реагиращите клетки или други неврони. Невроните имат специфични клетъчни органели – *тигроидни тела и неврофибрили*. Тигроидните тела представляват големи комплекси от рибозоми и гранулиран ендоплазмен ретикулум, които в хистологични препарати се оцветяват базифилно, изпълват цитоплазмата, която наподобява на тигрова кожа. При по-малки размери се структурират като малки гранули – Нислови зърна/Нислови гранули. Това е показател за интензивен синтез на структурни и транспортни белтъци. Неврофибрилите са специфично структурирани и оформят цитоскелета на клетката. Разполагат се в перикариона и израстъците. Имат значение за поддържане на клетъчната форма и за транспортирането на различни субстанции и органели в израстъците. Невроглията изпълнява спомагателна функция в нервната тъкан – хранителна, секреторна, възстановителна (репаративна), опорна, защитна, регулаторна. Невроглията бива: епендимна глия (епителоподобни клетки, изграждат стената на празнини, напр. гръбначномозъчен канал); макроглия (астроцити – фиброзни и протоплазмени и олигодендроцити); микроглия (микроглиевни клетки със защитна функция, единствени имат мезодермален произход). Астроцитите имат основно регулаторна функция Протоплазмените астроцити са с многобройни къси и дървовидно разклоняващи се израстъци, чрез които влизат в междуклетъчни комуникации. Участват в изграждането на сивото мозъчно вещество. Влакнестите астроцити са с по-малко израстъци, но по-дълги и с по-малко разклонения. Те участват в изграждането на бялото мозъчно вещество. Олигодендроцитите са с малки размери, с къси израстъци. В бялото мозъчно вещество участват в образуването на миелиновата обвивка на миелиновите нервни влакна.

Ферментациите са анаеробни процеси на разграждане на субстратите, при които АТР се синтезира само чрез фосфорилиране на ниво субстрат и акцептор на водорода, отделен при биологичното окисление на субстратите е органично съединение. Микроорганизмите, осъществяващи ферментации са факултативни или облигатни анаероби. Факултативните анаероби, като ентеробактериите, в присъствие на кислород превключват метаболизма си на дишане. Облигатните анаероби не могат да синтезират компоненти на дихателна верига, свързана с кислород. Много от тях не понасят присъствието му – строги анаероби.

Микроорганизмите осъществяват няколко вида ферментация; класифицирането им се прави на базата на получените крайни продукти.

### Алкохолна ферментация

Редица гъби, някои бактерии, водорасли и протозои ферментират захарите до етанол и  $\text{CO}_2$  в процес наречен алкохолна ферментация. Дрождите (*Saccharomyces*) разграждат глюкозата (и други захари) в гликолитичния обменен път. Полученият пируват се декарбоксилира до ацеталдехид от ензима *пируват декарбоксилаза*. Ензимът е ключов за ферментационния процес и съдържа тиаминпирофосфат. Ацеталдехидът се редуцира до етанол от *алкохолдехидрогеназа* и по този начин водородният баланс остава постоянен (Фиг. 1). В анаеробни условия ферментацията на глюкоза е много интензивна, но дрождите почти не растат. При аерация, ферментацията отслабва и започва дишане. Този феномен е известен като **ефект на Пастър**. Аерацията понижава консумацията на глюкоза и образуването на етанол; стимулира се растежа на дрождите. В ефекта на Пастър участват няколко регулаторни механизма.



**Фиг. 1. Алкохолна ферментация при дрожди.** (1) ензими на гликолитичния път; (2) пируват декарбоксилаза; (3) алкохол дехидрогеназа

Един от тях се проявява на нивото на процесите на фосфорилиране. В основата му е **конкуренцията за ADP и  $\text{P}_i$** . Окислението на глицералехид-3-фосфата в гликолитичния път се нуждае от ADP и  $\text{P}_i$ . В аеробни условия дихателната верига и окислението на глицералехид-3-фосфата се конкурират за ADP.

Вторият регулаторен механизъм е **алостеричния контрол на активността на фосфофруктокиназата**. Този ензим алостерично се инхибира от АТР. В присъствие на АТР се увеличава сигмоидалността на кривата на насищане на ензима със субстрат. АМР действа като положителен ефектор и елиминира подтискащия ефект на АТР.

Освен глюкоза, дрождите могат да ферментират и пируват. Междинен продукт е ацеталдехид и това се доказва чрез прибавяне на  $\text{NaHSO}_3$ . Той се свързва с ацеталдехида (образува се ацеталдехидсулфит), който не може да акцептира водорода от редуцирания  $\text{NAD}$ . Тази функция се поема от дихидроксиацетонфосфат, който се редуцира до глицерол-3-фосфат и дефосфорилира до глицерол. Тази модифицирана ферментация Нойберг нарича **втора форма** на алкохолната ферментация. Използва се за получаване на глицерол.

Прибавянето на  $\text{NaHCO}_3$  или  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  към ферментиращия разтвор също води до образуване на глицерол, тъй като ацеталдехида се превръща в етанол и ацетат в резултат на реакция дисмутация. Това е **третата форма** на алкохолната ферментация по Нойберг. Класическата алкохолна ферментация Нойберг нарича **първа форма**.

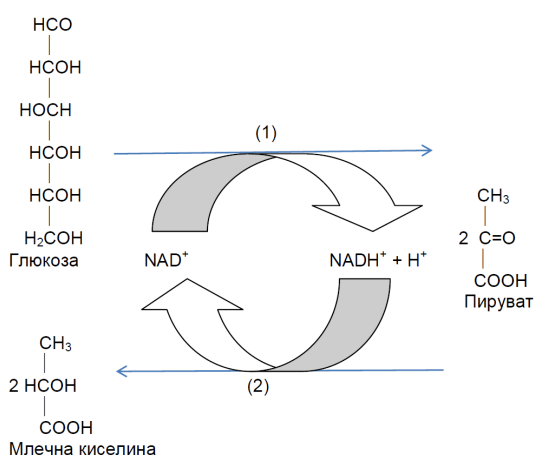
Съществуват няколко вида бактерии, които осъществяват алкохолна ферментация. *Zytoponas mobilis* (изолиран от ферментиращия сок на мексиканския кактус *Agave mexicana*) и

*Zyotomonas anaerobica* превръщат глюкозата в пируват по пътя на Ентнер-Дудороф. Тези бактерии съдържат ензима *пируват декарбоксилаза*. Продукти на ферментацията са етанол, CO<sub>2</sub> и големи количества лактат. *Sarcina ventriculi* и *Ervinia amylovora* ферментират глюкозата до пируват по гликолитичния път. Пируватът се превръща в C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>OH и CO<sub>2</sub> с ензимите *пируват декарбоксилаза* и *алкохол дехидрогеназа*. *Sarcina ventriculi* образува като странични продукти ацетат и молекулен водород, а *E. amylovora* – лактат.

При бактериите сравнително рядко се среща ензимът *пируватдекарбоксилаза*. Много млечнокисели бактерии, ентеробактерии и *Clostridium spp.* образуват значителни количества етанол, но при тях отсъства пируват декарбоксилаза. Ацеталдехид се образува при редукция на ацетил-СоА в реакцията, катализирана от *ацеталдехид дехидрогеназа*.

## Млечнокисела ферментация

Млечната киселина (лактат) е широко разпространен краен продукт на ферментационните процеси, а няколко рода бактерии, наречени млечнокисели, продуцират млечна киселина в големи количества. Млечнокиселите бактерии от родове *Lactobacillus*, *Streptococcus*, *Leuconostoc* се отнасят към **Група 3 – Грам-положителни бактерии с ниско съдържание на G+C**. Те са Грам-положителни; пръчковидни и кълбовидни; неспорообразуващи, предимно неподвижни. Аеротолерантни анаероби с ферментативен метаболизъм; не съдържат хемопротеини, като цитохроми и каталаза. Всички млечнокисели бактерии се отличават с висока захаролитична активност и отсъствие на повечето анаболитни пътища, което обуславя голяма възискателност към хранителните субстрати.



**Фиг. 2. Хомоферментативна млечнокисела ферментация**

- (1) ензими на гликолитичния път;  
(2) лактат дехидрогеназа

Тези микроорганизми се развиват в растителни тъкани и разлагачи се растителни остатъци (*Lactobacillus plantarum*, *L. delbrueckii*, *L. brevis*, *Leuconostoc mesenteroides*), мляко и млечни продукти (*Lactobacillus bulgaricus*, *L. lactis*, *L. helveticus*, *L. casei*, *Streptococcus lactis*), чревния тракт и слизестите обвивки на човек и животните (*Bifidobacterium bifidum*, *Streptococcus faecalis*, *S. salivarius*, *S. bovis*, *S. pyogenes*, *S. pneumoniae*).

Род *Bifidobacterium* се отнася се към **Група 4 – Грам-положителни бактерии с високо съдържание на G + C**. Всички представители на род *Bifidobacterium* са строги анаероби; те не понасят кислород; за развитието им е необходима атмосфера, съдържаща 10% CO<sub>2</sub>. *Bifidobacterium bifidum* е с V- или Y-образна форма, откъдето е получил името си (лат. *bifidus* – раздвоен). Преобладава в чревния тракт на кърмачета (бифидобактерии се откриват и в дебелото черво на възрастни хора), тъй като се нуждае от въглехидрати, съдържащи N-ацетилглюкозамин, който се съдържа в човешката кърма (но не в кравето мляко).

Млечнокиселите бактерии осъществяват няколко вида ферментация.

Млечнокиселите бактерии осъществяват няколко вида ферментация.

**1. Хомоферментативна млечнокисела ферментация** – млечната киселина е преобладаващ продукт (повече от 90% от всички продукти). Глюкоза се превръща в гликолитичния път до пируват, който акцептира водорода от глицералдехид-3-фосфат дехидрогеназната реакция и се редуцира до млечна киселина с ензима *лактат дехидрогеназа* (Фиг. 2). От 1 mol глюкоза се получават 1.8 mol млечна киселина. Енергетичният баланс на ферментацията е 2 mol АТФ на 1 mol изразходвана глюкоза.

**2. Хетероферментативна млечнокисела ферментация** – получават се приблизително 50% млечна киселина и 50% други продукти. Фетероферментативните млечнокисели бактерии не притежават ензимите *алдолаза* и *триозофосфат изомераза*. Глюкозата се превръща в пентозофосфатния път до ксилулозо-5-фосфат, който в реакцията, катализирана от *пентозофосфоке-толаза* се разпада до глицералдехид-3-фосфат и ацетилфосфат. Глицералдехид-3-фосфатът се

превръща в лактат, а ацетилфосфатът през ацетил-СоА и ацеталдехид в етанол. Други млечнокисели бактерии (*Lactobacillus brevis*) превръщат ацетилфосфата изцяло или частично в ацетат, при което макроергичната връзка се пренася върху ADP – синтезира се АТР. Излишъкът от водород се поема от глюкоза, която се редуцира до манитол. Балансът на хетероферментативната млечнокисела ферментация е 1 mol АТР на всеки mol изразходвана глюкоза.

### Мравченокисела (смесена) ферментация при ентеробактерии

Представителите на разред *Enterobacteriales* се отнасят към **Група 2 – Протеобактерии, γ-Протеобактерии**. Те са Грам-отрицателни, неспорообразуващи пръчици; хемоорганотрофи. Факултативни анаероби. Условно-патогенни микроорганизми.

Род *Escherichia* – къси пръчици; неподвижни и подвижни; подвижните форми са перитрихи. *Escherichia coli* населява чревния тракт на животните и човек няколко часа след раждането и е нормален коменсиал. При определени условия може да предизвика заболявания – уринарни, интестинални инфекции, менингити, вътреболнични инфекции. Запазва известно време жизнеспособност и извън стомашно-чревния тракт, поради което лесно се изолира. Използва се като тест-микроорганизъм за установяване на фекалното замърсяване на питейна вода.

Род *Enterobacter* – подвижни пръчици (перитрихи), разпространени в почва, вода, интестиналният тракт на човек и животни. Ферментират захарите с отделяне на газ. Могат да причинят, макар и рядко менингити, сепсиси, раневи инфекции, вътреболнични инфекции.

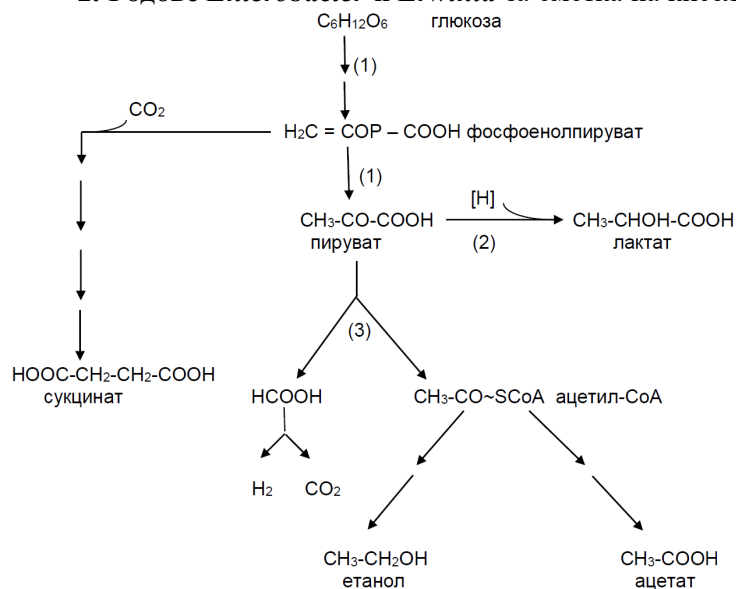
В отсъствие на кислород ентеробактериите осъществяват два вида смесена ферментация.

**1. Родове *Escherichia, Salmonella, Shigella*** ферментират захарите до млечна, оцетна, мравчена, янтърна киселини, неголеми количества  $C_2H_5OH$ ,  $CO_2$  и  $H_2$ .

Глюкозата се разгражда по гликолитичния път. На ниво фосфоенолпируват (ФЕП) се отделя разклонението за синтез на янтърна киселина. Останалата част от ФЕП се превръща в пируват. Значителна част от него се редуцира до млечна киселина; бактериите от родове *Escherichia, Salmonella, Shigella* продуцират значителни количества млечна киселина. От пируват с ензимния комплекс *пируват:формиат лиаза* (ключов за ферментацията) се получава ацетил-СоА и мравчена киселина. Мравчената киселина е краен продукт, но част от нея се разпада до  $CO_2$ . Ацетил-СоА се превръща в етанол и в оцетна киселина (Фиг. 3).

**2. Родове *Enterobacter* и *Erwinia*** за сметка на киселините образуват значителни количества  $C_2H_5OH$ ,  $CO_2$  и 2,3-бутандиол – **бутандиолова ферментация**.

Глюкозата се разгражда по гликолитичния път до пируват (няма разклонение на ниво ФЕП, т.к. не се получава сукцинат). Малка част от пирувата се редуцира до млечна киселина. От пируват, с ензима *пируват:формиат лиаза* се получават формиат и ацетил-СоА. Част от формиата се разпада до  $CO_2$  и  $H_2$ , а ацетил-СоА изцяло се превръща в етанол. От пирувата се получава 2,3-бутандиол – специфичен продукт, който дава име на ферментацията. Двата вида ферментация се разграничават чрез реакция с метилрот (MR) и реакция на Фогес-Проскауер (VP).



**Фиг. 3. Смесена ферментация при *Escherichia, Salmonella, Shigella*.**

(1) ензими на гликолитичния път; (2) лактат дехидрогеназа  
(3) пируват:формиат лиаза

## Маслено кисела ферментация

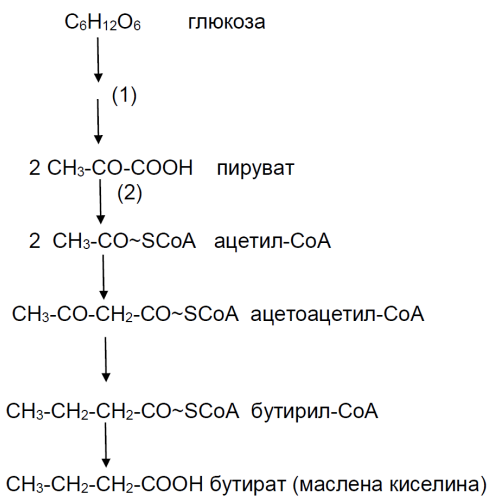
През 1861 г. Луи Пастър открива ферментацията на захари, при която се получава бутират. Осъществява се от облигатни анаероби, представители главно на 4 рода: *Clostridium*, *Butyrivibrio*, *Eubacterium*, *Fusobacterium*.

Видовете *Clostridium* поглъщат захарите с фосфотрансферазна система; хексозите се разграждат до пируват в гликолитичния обменен път; пируватът се превръща в ацетил-СоА, СО<sub>2</sub> и Н<sub>2</sub> под действието на ензима *пируват:фередоксин оксидоредуктаза*, който е ключов за ферментацията. Двете молекули ацетил-СоА кондензират, при което се формира ацетоацетил-СоА, който постепенно се превръща в маслена киселина (Фиг. 4). Енергетичният баланс на ферментацията е 3 mol АТФ на 1 mol глюкоза.

*Clostridium acetobutylicum* ферментират глюкозата до бутират, бутанол и ацетон. Първоначално се образува бутират, но подкислението на средата активира ензими (като *ацетоацетат декарбоксилаза*), които катализират образуването на бутанол и ацетон. Процесите на синтез на различните продукти са свързани. Декарбоксилирането на част от ацетоацетата води до загуба на част от потенциалния акцептор на водорода от редуцирания NAD, който се прехвърля върху бутирил-СоА – образува се бутанол. В процеса се включва, след активиране, постъпващия от средата бутират. Някои щамове редуцират ацетона до 2-пропанол. Ако рН се поддържа на ниво

по-високо от 5.0, образуването на ацетон и бутанол силно се подтилка.

Род *Clostridium* се отнася към Група 3 – Грам-положителни бактерии с ниско съдържание на G+C. *Clostridium* са Грам-положителни; стари култури могат да се оцветят отрицателно по Грам. Изоларат се от почва, оборски тор, замърсени води, храносмилателния тракт на животни и човек. Повечето видове са подвижни перитрихи (срещат се и неподвижни). Образуват терморезистентни спори, които са кръгли или елипсоидни и променят формата на клетката. През определени етапи от развитието си клетките съдържат гранулеза (скорбялоподобно вещество), която се оцветява от йод в синьо. Натрупването на гранулеза се използва като таксономичен белег. *Clostridium* се отличават с изразен ферментативен тип метаболизъм. Анаероби с преходни форми – от строги анаероби (*C. pasteurianum*, *C. kluyveri*) до почти аеротолерантни (*C. histolyticum*, *C. acetobutylicum*). Не



Фиг. 4. Маслено кисела ферментация

(1) ензими на гликолитичния път;

(2) пируват:фередоксин оксидоредуктаза

съдържат хемопротеини (цитохроми и каталаза). Повечето видове са мезофилни (opt.t 30 – 37°C), но се срещат и термофилни, като *C. thermoaceticum*, *C. thermohydrosulfuricum*. *Clostridium* се различават силно по отношение на субстратите, които могат да ферментират. Захаролитичните видове разграждат предимно полизахариди, а пептолитичните – белтъци и аминокиселини. Оптимално рН за развитието е 6.5 – 7.2. Някои пептолитични *Clostridium* могат да причинят болести при раневи инфекции (газова гангрена и тетанус), а също така хранителни отравяния.

## Пропионово кисела ферментация

Пропионово киселите бактерии обитават търбуха и чревния тракт на преживните животни, където превръщат млечната киселина, получена при различни ферментационни процеси в пропионова. Пропионова киселина образуват видовете *Propionibacterium*, *Selenomonas*, *Micromonospora* и *Clostridium propionicum*.

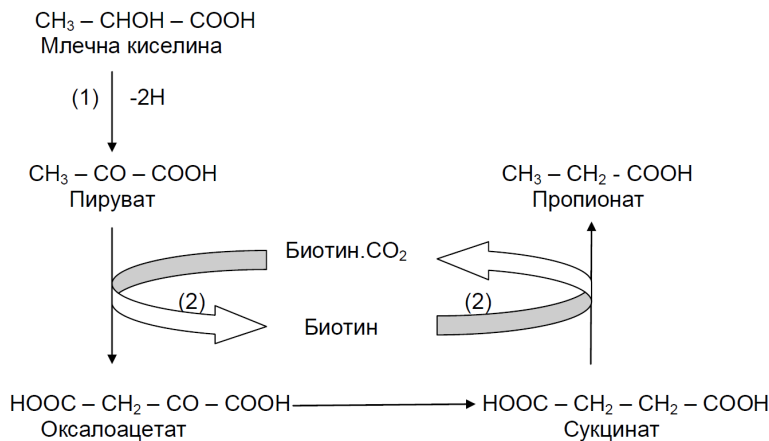
Род *Propionibacterium* се отнася към Група 4 – Грам-положителни бактерии с високо съдържание на G+C. Плеоморфни пръчици с размери 0.5 – 0.8 x 1.0 – 5.0 μm. Срещат се поединично, по двойки, в къси верижки, в Y или V образни конфигурации. Неспорообразуващи, неподвижни. При неблагоприятни условия формират бухалковидни форми. Не растат на твърди

среди при достъп на въздух. Анаероби, но притежават вариабилна аеротолерантност. Притежават цитохроми и каталаза. Оптимална температура за развитие – 30 – 37°C. Хемоорганотрофи. Откриват се главно в сирене и млечни продукти и са част от нормалната микрофлора на човешката кожа. Ферментират глюкоза, захароза, лактоза, пентози, малат, глицерол, лактат с образване на значителни количества пропионат. При ферментацията се получават също ацетат и неголеми количества CO<sub>2</sub>.

**Род *Micromonospora*.** Проактиномицети; отнасят се към **Група 4 – Грам-положителни бактерии с високо съдържание на G+C**. Притежава добре развит, разклонен, септиран субстратен мицел. Въздушен мицел липсва. Грам-положителни клетки. Стената съдържа *meso*-диаминопимелинова киселина и глицин. Аероби и микроаероби. Хемоорганотрофи. Чувствителни са към рН стойности под 6.0. Растат при температури 20–40°C. Обитават почва, води (морски и сладководни), седименти. Няколко вида се откриват в интестиналния тракт на термити и търбуха на овце.

Формирането на пропионата става по два пътя; превръщането на глюкозата се осъществява по гликолитичния обменен път.

**1. Сукцинат-пропионатен път.** Функционира при повечето пропионовокисели бактерии. Първоначално, пируватът се карбоксилира до оксалоацетат. В реакцията участва биотин, като преносител на CO<sub>2</sub>; CO<sub>2</sub> се използва циклично. Оксалоацетатът се превръща в сукцинат. Сукцинатът се активира и декарбоксилира до пропионат (Фиг. 5).



**Фиг. 5. Сукцинат-пропионатен път на пропионовокисела ферментация.** (1) лактат дехидрогеназа; (2) транскарбоксилаза

който се получава акрилоил-СоА. Следва редукция до пропионил-СоА и освобождаване на пропионат. Донори на електрони са редуцирания флавопротеин и редуцирания ферредоксин, получени в другото разклонение на пътя. Крайни продукти в този път са пропионова и оцетна киселини и CO<sub>2</sub>.

## 2. Акрилоил-СоА път.

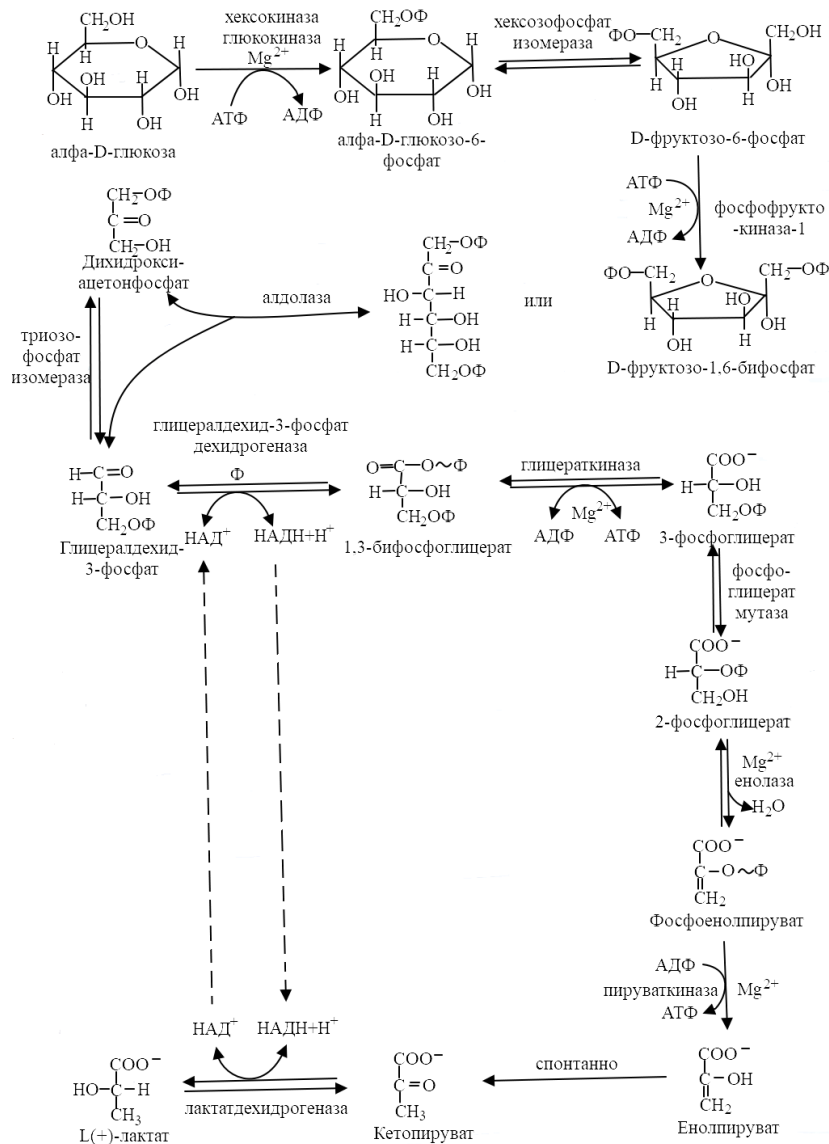
Функционира при *Clostridium propionicum*. Междинен продукт е акрилоил-СоА. Субстрат може да бъде L-, D- или DL-лактат, които претърпяват взаимни превръщания под действие на ензима *лактат рацемаза*. Част от млечната киселина се окислява до пируват, от който се получава ацетил-СоА, CO<sub>2</sub> и редуцират ферредоксин с ензима *пируват:ферредоксин оксидоредуктаза*. Ацетил-СоА се превръща в оцетна киселина. Останалата част от лактата се превръща в лактил-СоА, от

### 1. Катаболизъм на въглехидрати

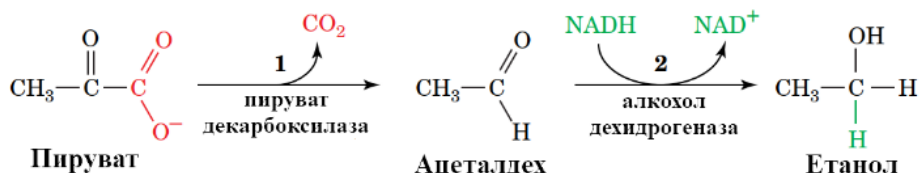
Въглехидратите са най-предпочитаният източник за окислително разграждане, в хода на което организмите получават енергия в използвана форма. Разграждането на въглехидратите протича в два етапа: 1) полизахаридите и олигозахаридите се разграждат до монозахариди; 2) монозахаридите се разграждат до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ .

#### Анаеробно разграждане на глюкоза – гликолитичен обменен път (гликолиза).

Разграждането на глюкозата (респ. др. монозахариди) в клетката започва в цитоплазмата, при анаеробни условия, по гликолитичния обменен път, наречен гликолиза. В хода на гликолизата, 1 молекула глюкоза се разгражда до 2 молекули пирогроздена киселина (пируват), а отделената енергия се съхранява в макроергични връзки – синтезира се АТФ (Фиг. 1., Г. Косекова – Лекции по биохимия).



Фиг. 1. Реакции в гликолитичната верига



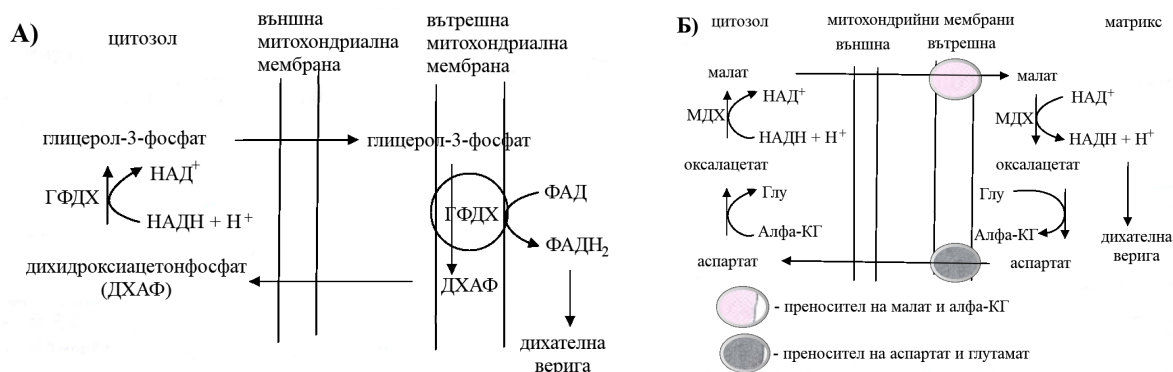
**Фиг. 2.** Анаеробно разграждане на пируват до етанол (алкохолна ферментация)

Разграждането на 1 молекула глюкоза по гликолитичната верига, в анаеробни условия, води до получаване на: 2 молекули пируват + 2H<sub>2</sub>O + 4АТФ. От добитата енергия, под формата на АТФ, само 2 молекули АТФ са реален добив, тъй като в подготвителната фаза на гликолизата се изразходват 2 молекули АТФ.

При анаеробни условия, напр. при хлебни дрожди *Saccharomyces cerevisiae*, пируватът се превръща в етанол (алкохолна ферментация) (Фиг. 2. Voet & Voet, 5<sup>th</sup> Ed.)

### Връзки меду гликолиза и дихателни вериги

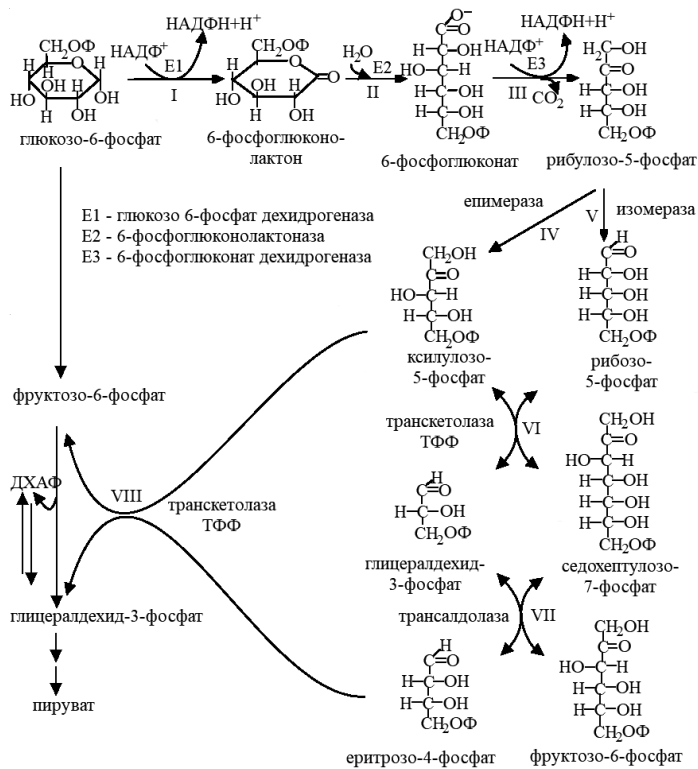
Вътрешната митохондриална мембрана е непрониклива за НАДН и НАДФН, които се отделят в хода на окислителните процеси в цитоплазмата (вкл. гликолизата). Установени са 2 совалкови механизма, осъществяващи преноса на водород от цитоплазмата към митохондриите, където се осъществява транспортирането му по дихателните вериги до кислорода: 1) глицеролфосфатна совалка; 2) малатна совалка (Фиг. 3, Г. Косекова – Лекции по биохимия). При разграждане на 1 молекула глюкоза до 2 молекули пируват по гликолизата (2АТФ) и при използване на глицеролфосфатна совалка (4АТФ) или малатна совалка (6АТФ) се синтезират 6 и съответно 8 молекули АТФ. Глицеролфосфатната совалка действа в скелетните мускули и мозъка, а малатната совалка – в сърдечния мускул, черния дроб и мастната тъкан.



**Фиг. 3** Совалкови механизми за пренос на водород от цитоплазмата към дихателните вериги в митохондриите. А) Глицеролфосфатна совалка. Б) Малатна совалка. Съкращения: ГФДХ – глицеролфосфат дехидрогеназа; МДХ – малат дехидрогеназа; Глу – глутамат; α-КГ – α-кетоглутарат

### Други пътища за разграждане на глюкоза Пентозофосфатен път (ПФП)

ПФП протича в цитоплазмата при анаеробни условия и се отклонява от гликолизата на нивото на глюкозо-6-фосфат. Отново се влива в гликолизата на нивото на фруктозо-6-фосфат и глицералдехид-3-фосфат. В хода на ПФП се получава НАДФН, който е необходим за синтезните процеси. Получава се рибозо-5-фосфат, който се използва в биосинтеза на нуклеотиди, а от тях и на нуклеинови киселини. Полученият глицералдехид-3-фосфат се използва за получаване на глицерол-3-фосфат в мастна тъкан за синтеза на триацилглицероли (Фиг. 4, Г. Косекова – Лекции по биохимия).

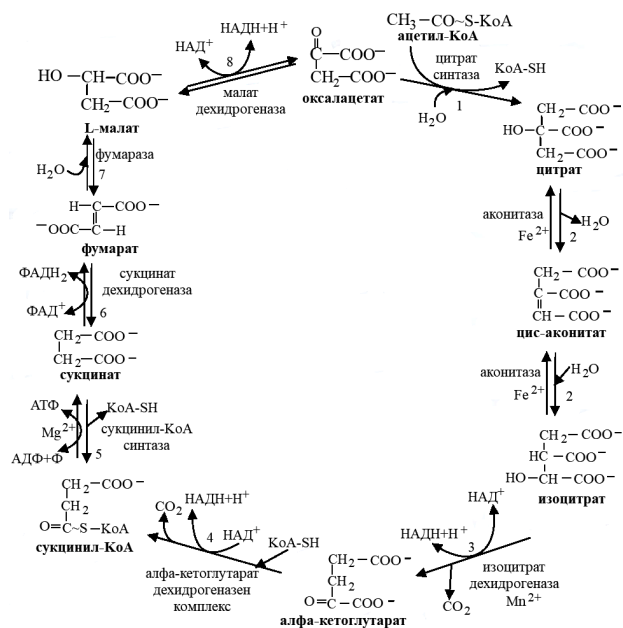


**Фиг. 4.** Пентозофосфатен път, в който 3 молекули глюкозо-6-фосфат се превръщат в 3 CO<sub>2</sub>, 2 фруктозо-6-фосфат и 1 глицералдехид-3-фосфат. Вляво вертикално е представена схематично гликолизата. В реакции VI и VIII, катализирани от транскетолаза, се пренасят C<sub>2</sub>-фрагменти. C<sub>3</sub>-фрагмент се пренася от трансалдолазата в реакцията VII.

**Ензими:** I – глюкозо-6-фосфат дехидрогеназа; II – лактоназа; III – 6-фосфоглюконат дехидрогеназа; IV – епимераза; V – изомераза; VI – транскетолаза; VII – трансалдолаза; VIII – транскетолаза.

### Цитратен цикъл (цикъл на Кребс)

Серия от реакции, катализирани от осем ензима, които разграждат ацетиловата група на ацетил-КоА до CO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O (Фиг. 5, Г. Косекова – Лекции по биохимия). Протича в митохондриалния матрикс при аеробни условия. Главен източник на АТФ – отделя се водород от отделните метаболити, които се поема от НАД и ФАД и се подава към дихателните вериги – синтезира се АТФ. Главен катаболитен път за разграждане на въглехидрати, мазнини и белтъци. Цикълът на Кребс е тясно свързан и с анаболитните процеси – от негови метаболити започват важни синтезни пътища.



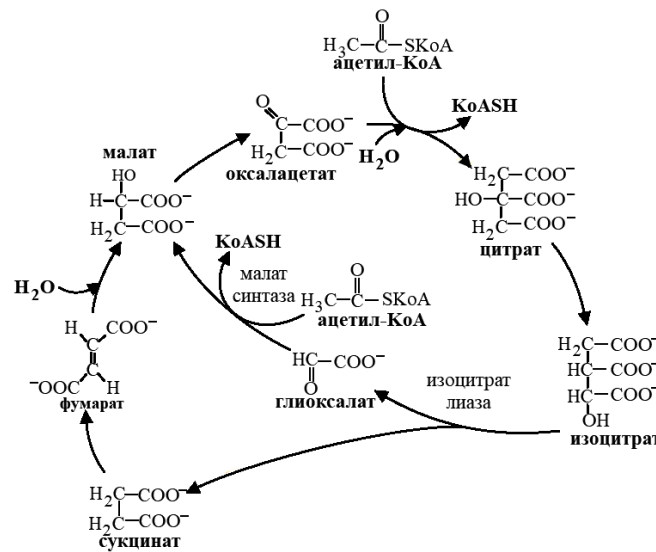
**Фиг. 5.** Реакции на цитратен цикъл. 1 – Кондензация на оксалацетат и ацетил-КоА до цитрат; 2 – превръщане на цитрат в изоцитрат; 3 – окислително декарбоксилиране на изоцитрат (като β-хидроксикиселина) до α-кетоглутарат; 4 – окислително декарбоксилиране на α-кетоглутарат (като α-кетокиселина) до сукцинил-КоА; 5 – енергията на тиоестерната макроергична връзка на сукцинил-КоА се пренася върху АДФ и се получава сукцинат и АТФ на субстрано ниво; 6 – Дехидрогениране на сукцинат до фумарат; 7 – хидратиране на фумарат до малат; 8 – дехидрогениране на малат до оксалацетат.

**Енергиен добив от цитратния цикъл.** От разграждането на 1 молекула ацетил-КоА в цикъла на Кребс се получават 12 молекули АТФ. От 1 молекула глюкоза се получават 2 молекули ацетил-КоА, от които се синтезират 24 молекули АТФ в комбинацията цикъл на Кребс + дихателни вериги.

**Енергиен добив при анаеробно и аеробно разграждане на 1 молекула глюкоза до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ :** гликолиза (2 молекули АТФ) + совалкови механизми за пренос на редуциращи еквиваленти (6/4 молекули АТФ) + окислително декарбоксилиране на пируват до ацетил-КоА (6 молекули АТФ) + цикъл на Кребс (24 молекули АТФ) = 38/36 молекули АТФ.

### Глиоксалатен цикъл

Представява скъсен вариант на цикъла на Кребс. Характерен за някои микроорганизми и растения. При еукариотните организми е локализиран в специализирани цитоплазмени органели – глиоксисоми. От включени в цикъла 2 молекули ацетил-КоА се синтезира оксалацетат или негов предшественик от цитратния цикъл – малат, фумарат или сукцинат. Не се отделя  $\text{CO}_2$  (не се разгражда органично съединение), но има окислителни стъпала – печели се енергия (макар и по-малко). Има синтетично значение – получения оксалацетат респ. малат да се използват за синтез на въглехидрати; да се синтезират аминокиселини. Използва се от микроорганизми и прорастващи растения за превръщане на мазнини във въглехидрати и в аминокиселини (белтъци) (Фиг. 6 Г. Косекова – Лекции по биохимия).



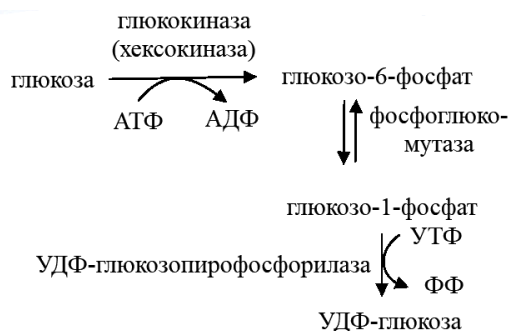
Фиг. 6. Глиоксалатен цикъл

## 2. Биосинтез на олиго- и полизахариди

Олигозахаридите са най-често междинен продукт от разграждането и/или биосинтезата на полизахаридите. Под действие на  $\alpha$ -амилаза, вътрешните  $\alpha$ -1,4-гликозидни връзки в хомополизахаридите скорбяла и гликоген биват хидролизирани до получаване на смес от малтоолигозахариди с разклонена структура. Под действие на  $\alpha$ -1,6-гликозидаза, биват хидролизирани  $\alpha$ -1,6-разклоненията в скорбялата и гликогена.

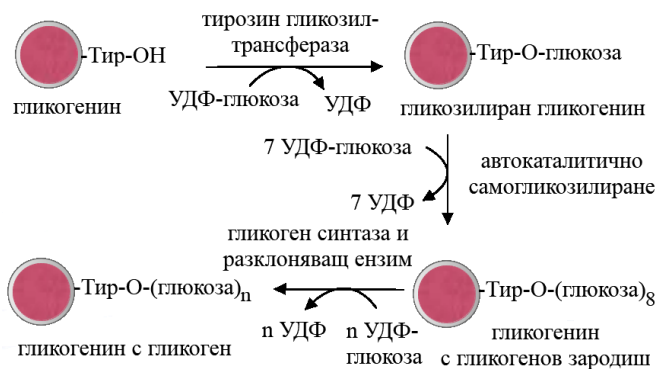
### Биосинтез на гликоген.

Синтезата на гликоген започва с активиране на глюкозата до УДФ-глюкоза. Хексокиназа в мускулите и глюкокиназа в черния дроб фосфорилират глюкозата до глюкозо-6-фосфат (Фиг. 7. Г. Косекова, Лекции по биохимия).



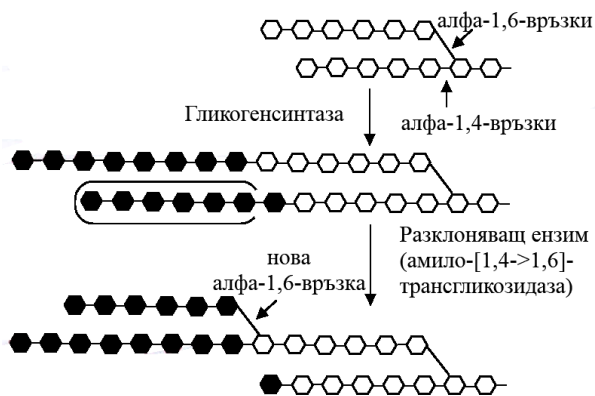
Фиг. 7. Активиране на глюкоза до УДФ-глюкоза при синтезата на гликоген

За синтезата на гликоген е нужен зародиш от поне 7 глюкозни остатъка, свързани с  $\alpha$ -1,4-гликозидни връзки. Той се образува с участието на ензимите тирозин гликозилтрансфераза и гликогенин (автогликозилиращ се ензим) (Фиг. 8. Г. Косекова, Лекции по биохимия).



**Фиг. 8.** Образуване на гликогенов зародиш (праймер), с участието на тирозин гликозилтрансфераза и гликогенин

Полученият къс фрагмент е зародишът, необходим за действие на гликоген синтазата. Тя удължава веригата, добавяйки един по един глюкозни остатъци от УДФ-глюкоза към нередуциращия край на веригата, образувайки  $\alpha$ -1,4-гликозидни връзки (Фиг. 9. Г. Косекова – Лекции по биохимия).



**Фиг. 9.** Действие на гликоген синтаза за удължаване на веригата и на амило-(1,4->1,6)-трансгликозидаза за разклоняване на веригата. Синтазата прехвърля глюкозни остатъци (един по един) от УДФ-глюкоза към нередуциращия край на веригата, а разклоняващият ензим прехвърля фрагмент от 7 остатъка от главната верига към -ОН група на 6-о място в глюкозен остатък от същата или друга верига.

### 3. Регулация на въглехидратния метаболизъм

#### Регулация на гликолиза и глюконеогенеза

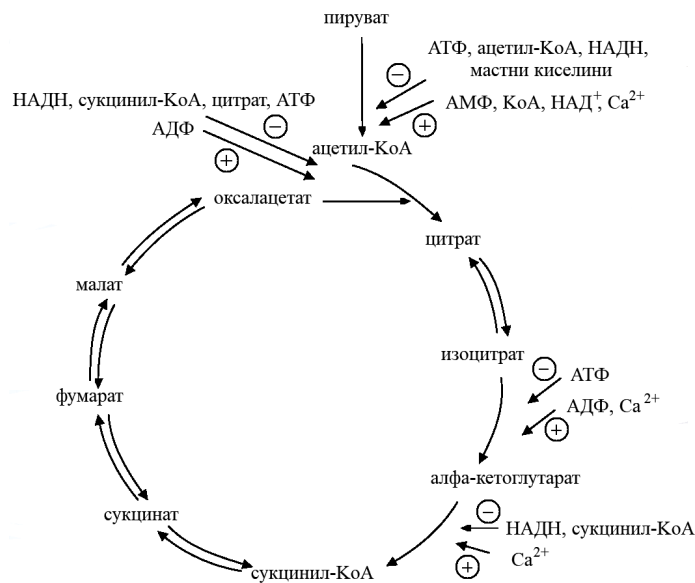
Гликолизата и глюконеогенезата не протичат едновременно, а се регулират реципрочно, в зависимост от нуждите на организма. Регулаторни ензими за глюконеогенеза са: пируват карбоксилаза, ФЕП карбоксикиназа, фруктозо-1,6-бифосфатаза и глюкозо-6-фосфатаза (Фиг. 10, Г. Косекова – Лекции по биохимия). Катализираните реакции са екзергонични и необратими. Най-важният регулаторен ензим при глюконеогенезата е фруктозо-1,6-бифосфатазата – инхибира се алостерично от фруктозо-2,6-бифосфат, който активира фосфофруктокиназа-1 от гликолизата. Балансът между гликолиза и глюконеогенеза е под хормонален контрол. В черния дроб, при ниско ниво на глюкоза, глюкагонът стимулира образуване на АМФ, който активира протеин киназа А да фосфорилира фосфофруктокиназа-2 (инактивиране) и фруктозо-2,6-бифосфатаза (активиране). Това инактивира фосфофруктокиназа-1 и активира фруктозо-1,6-бифосфатаза. Това измества равновесието в полза на глюконеогенезата. Високо ниво на глюкоза намалява концентрацията на цАМФ, увеличава концентрацията на фруктозо-2,6-бифосфат и това стимулира гликолизата.



**Фиг. 10.** Регуляция на глюконеогенеза и гликолиза.

### Регуляция на цикъла на Кребс

В цикъла на Кребс има 3 регулаторни ензима: цитрат синтаза, изоцитрат дехидрогеназа,  $\alpha$ -кетоглутарат дехидрогеназен комплекс. Значение има и пируват дехидрогеназния комплекс (ПДХК), който доставя ацетил-КоА (**Фиг. 11, Г. Косекова – Лекции по биохимия**).



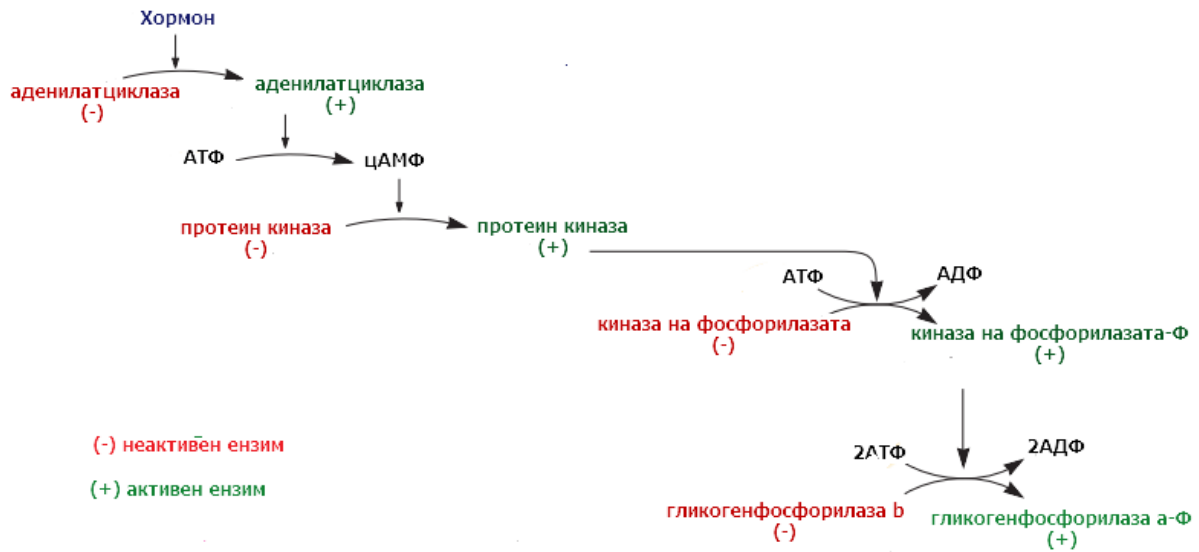
**Фиг. 11.** Регуляция на пируват дехидрогеназен комплекс и цитратен цикъл. Знакът плюс показва активиране, а минусовият знак – инхибиране

ПДХК се инхибира алостерично от висока концентрация АТФ, НАДН и ацетил-КоА – показател за наличие на енергия и субстрати. АМФ, КоА и НАД<sup>+</sup> активират алостерично ПДХК. Интезитетът на цитратния цикъл намалява при недостиг на субстратите (оксалацетат и ацетил-КоА) или НАД<sup>+</sup>. Сукцинил-КоА, АТФ и цитрат са алостерични инхибитори на началните реакции на цикъла. Калциевите йони сигнализируют мускулно съкращение и стимулират окислителните реакции, доставящи енергия в използваем вид.

### Регуляция на гликогеновия метаболизъм.

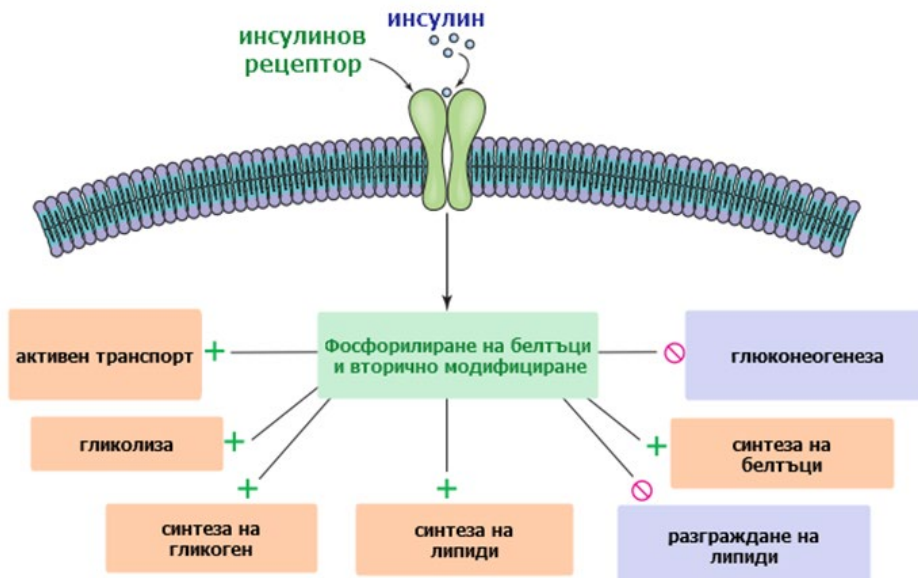
Глюкагон и епинефрин (адреналин) стимулират разграждането на гликогена (гликогенолиза) – епинефрин активира гликогенолизата в черния дроб и в мускулите. Хормон-активирана

ензимна каскада активира гликоген фосфорилазата, водеща до разграждането на гликогена (Фиг. 12, Garrett & Grisham, 6<sup>th</sup> ed.).



Фиг. 12. Хормон-активирана ензимна каскада активира гликоген фосфорилазата

Инсулинът стимулира синтеза на гликоген, чрез активиране на фосфопротеин фосфатаза, която дефосфорилира гликоген синтаза b (неактивна) и я превръща в активна форма (гликоген синтаза a) (Фиг. 14, Garrett & Grisham, 6<sup>th</sup> ed.).



Фиг. 13. Ефекти на инсулина върху гликогеновия метаболизъм и ковалентното модифициране на регулаторни ензими

Динамичното състояние на белтъците в организма е свързано с процеси на непрекъснато разграждане. При животните и човека, разграждането на белтъците има и смилателна стойност – постъпващите с храната белтъци се разграждат до  $\alpha$ -аминокиселини (АК), които се усвояват от организма. Разграждането на белтъците е хидролитно – извършва се от протеолитични ензими, наречени пептидхидролази (протеази), които хидролизират пептидните връзки, при което се получават по-къси белтъчни фрагменти (пептиди) и свободни аминокиселини. Протеази се синтезират от всички живи организми, като изпълняват разнообразни функции – храносмилателна, защитна, регулаторна и др. Според мястото си на действие в полипептидната верига, протеазите се разделят на две основни групи ендопептидази и екзопептидази. Ендопептидазите хидролизират връзки във вътрешността на полипептидната верига, като повечето от тях проявяват специфичност по отношение на аминокиселините, участващи в образуването на пептидната връзка (трипсин, химотрипсин, пепсин, ренин, тромбин, плазмин, еластаза, колагеназа, кератиназа, протеази с растителен произход, като папаин, химопапаин, фицин, бромелин, както и някои микробни протеази).

Пепсин, трипсин, химотрипсин и ренин са смилателни ендопептидази при животинските организми. Те се отделят извън клетката и действат в средата или в кухината на храносмилателния тракт. Тези ензими се синтезират в клетките в неактивна форма – като преензими или зимогени и се активират извън клетките. Това е защитен акт на организма срещу нежелано вътреклетъчно действие. Активирането се състои в отделяне на части от полипептидната верига, които блокират активния център.

Екзопептидазите хидролизират крайни пептидни връзки в полипептидната верига, което води до освобождаване на аминокиселини и дипептиди. Разделят се на: карбоксипептидази – отделят АК със свободна карбоксилна група от С-края на полипептидната верига и аминокептидази – отделят АК със свободна amino група от N-края на полипептидната верига.

Хидролизното разграждане на белтъците води до получаване на 20  $\alpha$ -АК, които се подлагат на разграждане (катаболизъм).

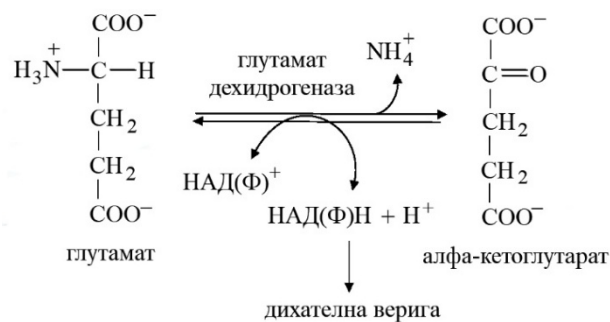
### Катаболизъм на $\alpha$ -аминокиселини

Разграждането на аминокиселините започва с отделяне на amino групата.

*Дезаминиране на АК* – отделяне на amino групата от АК като амоняк.

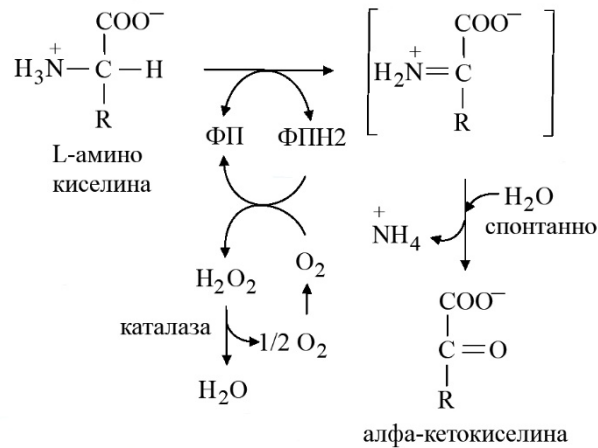
*Окислително дезаминиране*

Единствено глутаматът се дезаминира окислително с ензима глутамат дехидрогеназа, която пренася отделения водород върху НАД, който се редуцира и по дихателната верига се синтезират теоретично 3 молекули АТФ. Азотът се отделя като амониев йон (Фиг. 1).



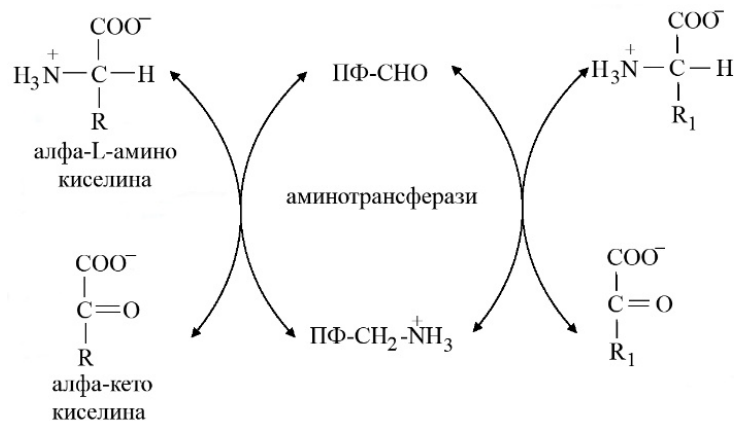
**Фигура 1.** Окислително дезаминиране на глутамат под действие на ензима глутамат дехидрогеназа (Косекова Г. и съавт., 2010)

С изключение на глутамат, всички останали АК се дехидрогенират от ензими, свързани с флавинова редокс-система, която е свързана с аеробни дехидрогенази и отдава водорода директно на кислорода с образуване на водороден пероксид  $H_2O_2$  – процес, при който не се печели енергия. Ензимите, които катализират този процес се наричат аминоксидази (Фиг. 2).



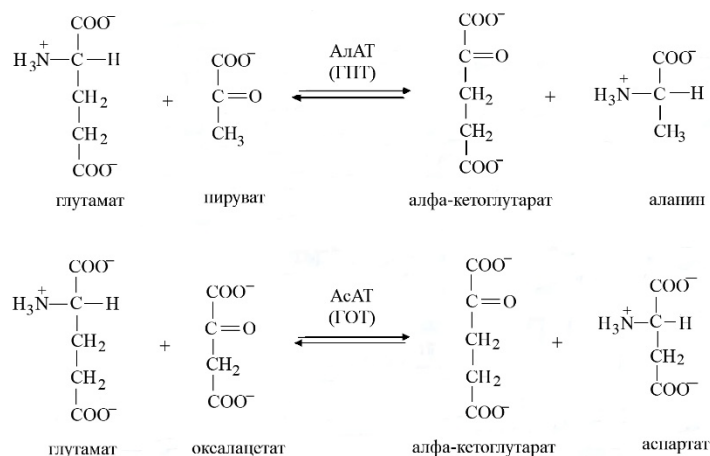
**Фигура 2.** Окислително дезаминиране на L-аминокиселини (Косекова Г. и съавт., 2010)

*Трансаминиране на АК* – прехвърляне на amino група от една АК към кетокиселина, при което АК се превръща в кетокиселина, а кетокиселината в аминокиселина. Широко застъпен процес в животински организми и микроорганизми. Ензимите, които катализират този процес са аминотрансферази, които действат с коензим пиридоксал фосфат (ПФ) (Фиг. 3).



**Фигура 3.** Трансаминиране на аминокиселина и кетокиселина под действие на аминотрансферази с кофактори пиридоксал фосфат (ПФ-CHO) и пиридоксаминфосфат (ПФ-CH<sub>2</sub>-NH<sub>3</sub><sup>+</sup>) (Косекова Г. и съавт., 2010)

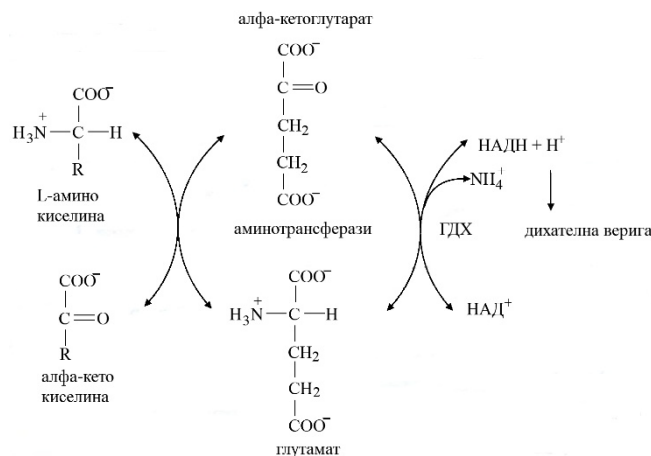
Като примери се представят реакциите, катализирани от аланин аминотрансферазата (АЛАТ) и аспартат аминотрансфераза (АсАТ). Amino групата на глутамата се прехвърля към кетокиселината пируват. При отделяне на amino групата, глутаматът се превръща в α-кетоглутарат. Прехвърлянето на amino групата към пируват води до получаване на аминокиселината аланин. Тази реакция се катализира от аланин аминотрансферазата. Аспартат аминотрансферазата катализира прехвърляне на amino групата от глутамат към кетокиселината оксалацетат, който се превръща в аминокиселината аспартат (Фиг. 4).



**Фигура 4.** Реакции, катализирани от аланин аминотрансферазата (АлАТ) и аспартат аминотрансфераза (АсАТ). (Косекова Г. и съвт., 2010)

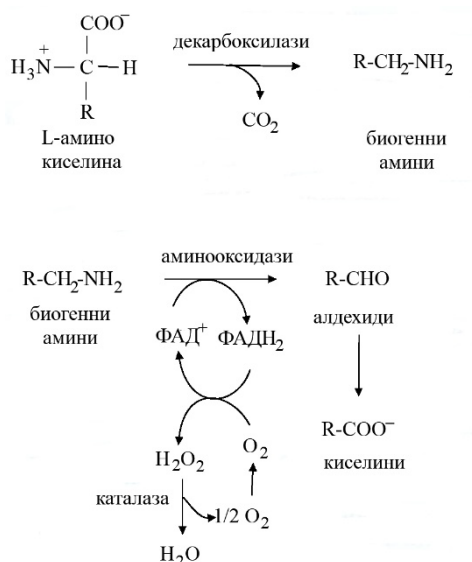
При трансаминирането аминогрупите не се отделят като амоняк, но процесът има значение за превръщането на кетокиселините (продукти от въглехидратната обмяна) в АК и обратно т.е. осъществява се връзка между обменните пътища на белтъци и въглехидрати. Чрез трансаминирането се регулира в качествено отношение АК резервоар в клетките в зависимост от нуждите на белтъчната биосинтеза.

*Трансдезаминиране на АК* – комбинация между трансаминиране и окислително дезаминиране на глутамат, който е единствената АК, дезаминираща се с енергетичен добив. Ако АК се трансаминира с  $\alpha$ -кетоглутарат ще се получат различни кетокиселини и глутамат. Глутаматът се подлага на окислително дезаминиране, отделя се амоняк и отново се превръща в  $\alpha$ -кетоглутарат, с което се затваря кръгов процес. Така се осигурява бързо и лесно дезаминиране на всички АК (Фиг. 5).



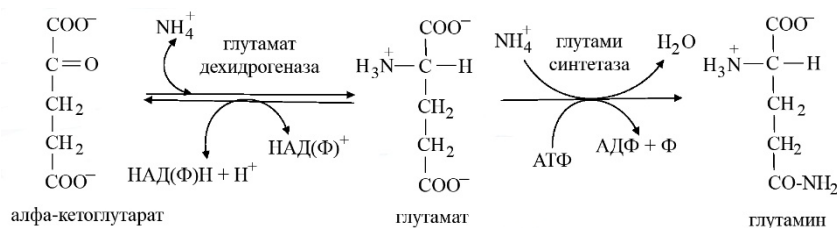
**Фигура 5.** Обща схема на трансдезаминиране. (Косекова Г. и съвт., 2010)

*Декарбоксилациране на АК* – отделяне на  $\text{CO}_2$  от АК. Процесът се катализира от декарбоксилази. Страничен обменен път за АК при растенията и животинските организми. При микроорганизмите декарбоксилацирането на АК е широко застъпен процес и обикновено доминира над дезаминирането като главен обменен път. Получават се амини, които в малки количества упражняват физиологични и фармакологични ефекти върху организмите и се наричат биогенни амини. Отстраняването на биогенните амини от клетките включва окислително им дезаминиране до алдехиди. Процесът се катализира от аминоксидази, които действат с ФАД и в резултат на дехидрогенирането се получава  $\text{H}_2\text{O}_2$ . Получените алдехиди се окисляват до карбоксилни киселини, които се включват в катаболитните пътища на мастните киселини. (Фиг. 6).



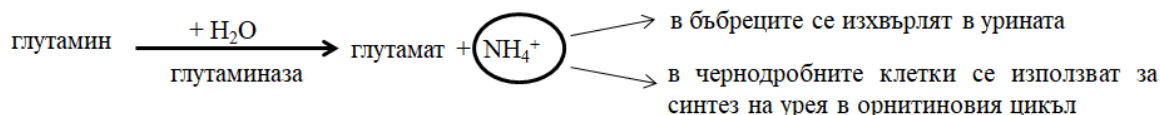
**Фигура 6.** Декарбоксилиране на аминокиселини до биогеинни амини и тяхното обезвреждане (Косекова Г. и съавт., 2010)

Обезвреждане на токсичния амоняк, отделен при разграждане на аминокиселините става чрез свързването му в използваема и нетоксична форма. Това става чрез редуктивно аминирание на  $\alpha$ -кетоглутарат и синтез на глутамин (Фиг. 7). Глутаминът се синтезира в мозъка и други тъкани. Тази аминокиселина е транспортна форма на включения в нея амоняк.



**Фигура 7.** Редуктивно аминирание на  $\alpha$ -кетоглутарат и синтез на глутамин (Косекова Г. и съавт., 2010)

Глутаминът лесно преминава през мембрани, тъй като е незареден и е източник на безвреден амоняк, който може да се използва за различни синтези. По кръвен път се пренася до черния дроб, бъбреци и други тъкани. Под действие на ензима глутаминаза, глутамин се разгражда хидролитно до глутамат и амониев йон:



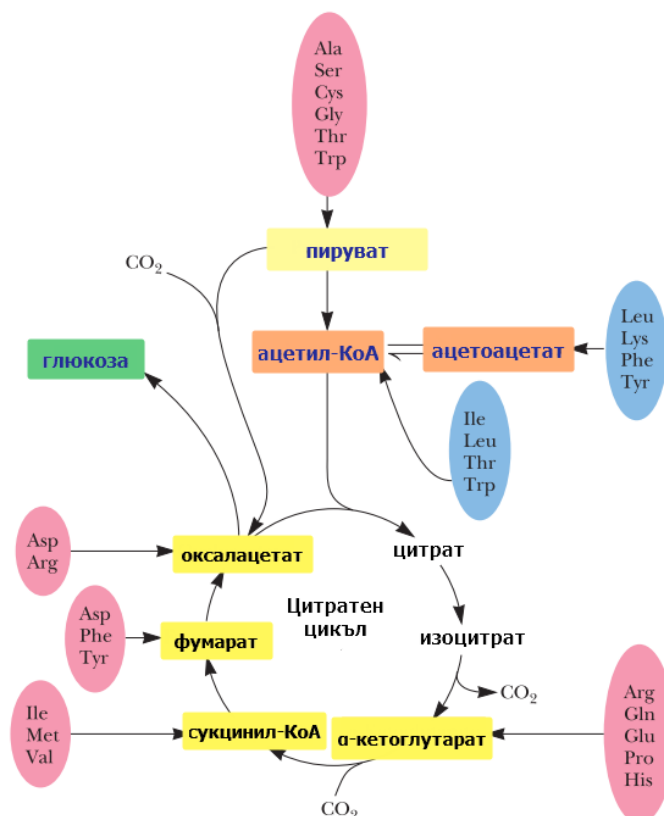
### Разграждане въглеродния скелет на аминокиселините

В зависимост от това до какви метаболити се разграждат АК, се разделят на гликогенни, кетогенни и смесени (Фиг. 8).

Гликогенни АК – при разграждане се превръщат в предшественици на глюкозата (пируват, оксалацетат,  $\alpha$ -кетоглутарат, фумарат, сукцинил-КоА).

Кетогенни АК – при разграждане се превръщат в ацетоацетат, ацетил-КоА, ацетоацетил-КоА

Смесени АК – при разграждането им може да се получат както предшественици на глюкозата, така и на кетоновите тела.



**Фигура 8.** Обобщена схема за разграждане на гликогенни аминокиселини и кетогенни аминокиселини (R. Garrett & C. Grisham, 2010)

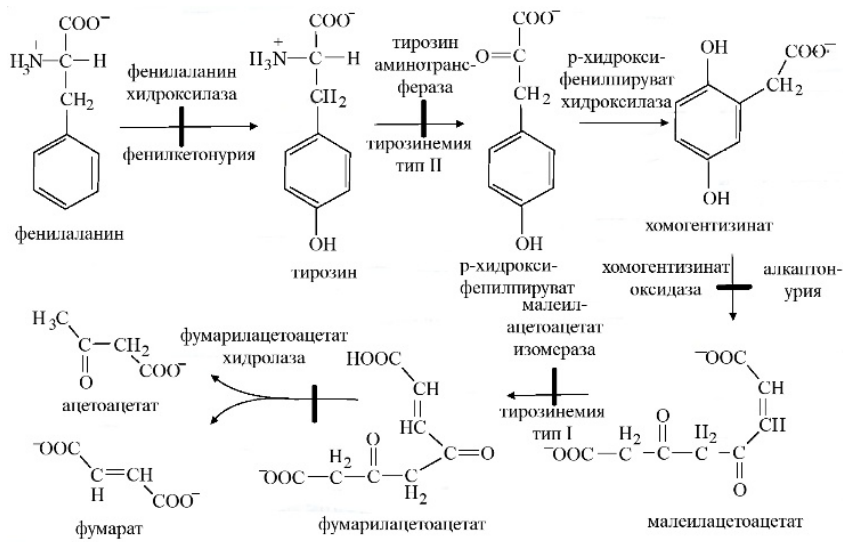
Основни закономерности при разграждане на аминокиселини.

Азотът на АК се отделя като амоняк, а при аргинин се отделя като урея (карбамид). Съдържащите сяра АК губят свързаната сяра чрез пренасяне (при метионин), отделяне в неокислена форма (сулфид) или в окислена форма (сулфит). Въглеродните скелети на АК чрез различни реакции се включват в основните катаболитни пътища – гликолиза или цикъл на Кребс.

Някои АК достигат до две от посочените места, защото имат различни пътища на разграждане или при своя път на разграждане дават два различни продукта. Повечето АК дават отклонения от основните пътища за разграждане, което води до различни крайни продукти, някои от които имат специфично биологично действие. При някои от тези отклонения АК се превръщат една в друга. При разграждане на някои АК се отделят едновъглеродни групи: формилни (-CHO), формиминни (-CH=NH), хидроксиетилни (-CH<sub>2</sub>OH), метилови (CH<sub>3</sub>), които чрез трансферни процеси вземат участие в синтеза на важни от биологична гледна точка метаболити. Като преносител на тези групи се явява кофакторът тетраhydroфолиева киселина (ФКН4), която се получава от фолиева киселина (ФК). С ензимния белтък (специфични трансферази) ФКН4 се свързва посредством ковалентна връзка. В образуването на връзката взема участие карбоксилната група на глутаминовата киселина от кофактора.

Като пример се представя разграждане на фенилаланин и тирозин.

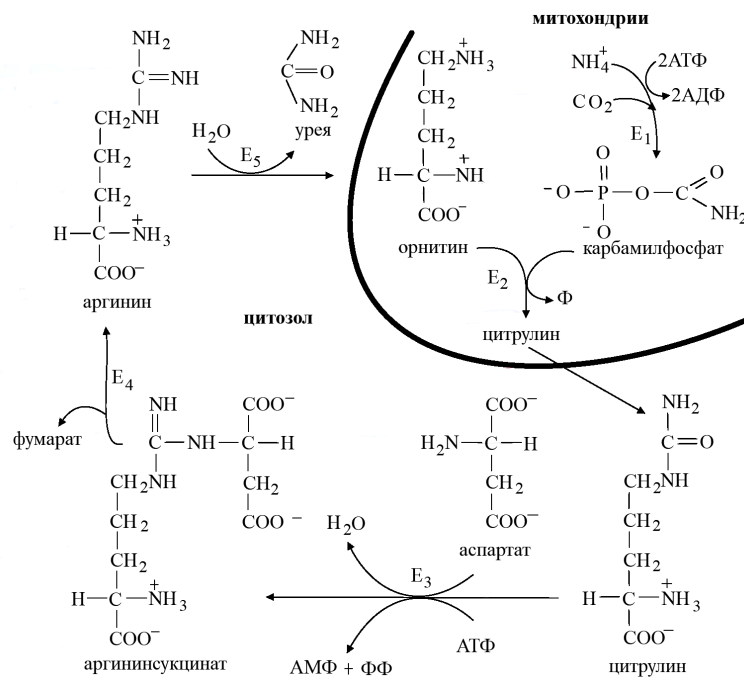
Нормалният път за разграждане на фенилаланин в тъканите е хидроксилирането му до тирозин – реакцията се катализира от фенилаланин хидроксилаза. (Представя се реакцията, Фиг. 8 – 20, стр. 279) При недостатъчност на някои от ензимите, необходими за разграждането на тези две аминокиселини се развиват някои заболявания. При невъзможност да се хидроксилира, фенилаланинът се дезамина до фенилпируват, който със своите производни фениллактат и фенилацетат се натрупват като крайни продукти – при деца това води до нарушаване на умственото развитие. Тирозинът може да се включи в синтеза на важни от биологична гледна точка съединения: хормони на щитовидната жлеза; хормона на сърцевината на надбъбречните жлези – адреналин; меланин – кожен пигмент или да се декарбоксилира до биогенния амин тирами (Фиг. 9).



**Фигура 9.** Разграждане на фенилаланин и тирозин (Косекова Г. и съвт., 2010)

### Крайно обезвреждане на амоняка в уреен (орнитинов) цикъл

Орнитиновият цикъл протича в чернодробните клетки – част от реакциите протичат в митохондриите, а друга част в цитозола. В този обменен път се извършва крайно обезвреждане на токсичния амоняк до урея. Уреята се синтезира от амоняк, CO<sub>2</sub> и азота от α-аминогрупата на аспартат. За получаване на 1 молекула безвредна урея в уреиния цикъл се изразходват 3 молекули АТФ. Уреята е крайния продукт на азотния катаболизъм при човека (при човека липсва ензима уреаза, който разгражда уреята до CO<sub>2</sub> и 2NH<sub>3</sub>) (Фиг. 10).



**Фигура 10.** Орнитинов (уреен) цикъл. Ензими, катализиращи отделните реакции: E1-карбамилфосфат синтетаза; E2 – орнитин транскарбамилаза; E3 – аргининосукцинат синтетаза; E4 – аргининосукциназа; E5 – аргиназа (Косекова Г. и съвт., 2010)

Орнитиновият цикъл е свързан с цикъла на Кребс (цитратен цикъл) чрез обмен на метаболити и енергия. Цикълът на Кребс доставя на уреиния цикъл необходимите CO<sub>2</sub> и АТФ. Полученият фумарат в уреиния цикъл, в митохондриите може да се включи в цикъла на Кребс и да се превърне в оксалацетат, който чрез трансаминиране да се превърне в аспартат (необходим за уреиния цикъл).

### 1. Растителна клетка

Растителната клетка има еукариотна организация – има ясно обособено ядро, клетъчна мембрана и цитоплазма, в която са разположени специализирани клетъчни органели. Сред тях някои са специфични за растителната клетка – пластиди, вакуола, включения и целулозна клетъчна стена.

**Пластидите** са обвити с двойна мембрана, а вътрешността им е изпълнена с белтъчно-липидна маса (строма, матрикс). Те имат своя пластидна ДНК и 70S рибозоми (полуавтономни органели). Според начина на оцветяване се разделят на хлоропласти (зелени); хромопласти (оранжево-червени) и левкопласти (безцветни). *Хлоропластите* осъществяват фотосинтезата и се разполагат основно в листата. Формата им е дисковидна при висшите растения. Молекулата на хлорофила (зеленият пигмент) поглъща светлината и я трансформира в химична енергия (АТФ), която се използва за превръщането на водата и въглеродния диоксид в органични вещества (асимилационна скорбяла). *Левкопластите* не съдържат пигменти и се разполагат в резервните органи (корени, грудки, коренища, семена). В тях се натрупват запасяващи вещества – скорбяла (амилопласти), белтъчини (протеинопласти), мазнини (олеопласти), каучук (каучукопласти). *Хромопластите* възникват при стареенето на хлоропласти или левкопласти. Натрупват каротиноиди (жълто-оранжево-червени пигменти) в пластоглобули, тубули или като кристали. Придават окраската на цветовете (невен, лютиче), семената (царевица), зрелите плодове (домат, пипер) и рядко на корените (морков). Тези пластиди имат роля за опрашването и разпространението на семената и плодовете.

**Вакуолата** е отделена от цитоплазмата с единична мембрана (тонопласт) и е изпълнена с течност (клетъчен сок). Тя поддържа на тургура на клетката, натрупва резервни вещества, отлага крайни непотребни продукти. Клетъчният сок съдържа около 90 % вода и разнообразни неорганични и органични вещества (въглехидрати, органични киселини, алкалоиди, гликозиди, сапонини, дъбилни вещества, пигменти-антоциани, антохлори и др.). Съставът на клетъчния сок определя стопанската стойност на голяма част от растенията.

**Включенията** са продукти от жизнената дейност на клетката – запасни храни или отпадъчни вещества, течни или твърди, морфологично обособени и могат да се наблюдават под микроскоп. Към резервните включения спадат: *скорбелните зърна, алейроновите зърна и мастните капки*. Скорбелните зърна се образуват в амилопласти и биват прости – с 1 център (хил) на наслояване (картоф, пшеница, царевица) и сложни – с повече хилове (ориз, овес). Алейроновите зърна се срещат в семена (житни, бобови). Мастните капки се отлагат в цитоплазмата и съдържат тлъсти масла (в семената на маслодайните растения- слънчоглед, фъстък). Към отпадните включения спадат *кристалите от калциев оксалат* (видими като пясък, друзи, прости кристали или рафиди), *етеричните масла, балсамите, смолите*.

**Целулозната клетъчна стена** придава определена форма и здравина на клетките и предпазва живото съдържимо – протопласта. Тя се разполага навън от плазмалемата, прозрачна е и има пълна пропускливост за водата и солите. Скелетното вещество е целулоза (полизахарид от D-глюкозни остатъци, линейна структура), а матриксът на клетъчната стена е изграден от хемичелулоза, пектин и структурен белтък. Делящите се клетки имат тънка, еластична *първична клетъчна стена*, която съдържа повече вода и малко целулоза (под 30%). Когато след преустановяване на растежа на клетката се отлагат други слоеве, става надебеляване. Образованата *вторична клетъчна стена* (частична и цялостна) е здрава, неразтеглива и съдържа повече целулоза. В нея често настъпват химически промени (вдървесняване, вкорковяване, кутинизиране, минерализиране, ослизняване, пигментиране), които водят до промяна на нейните свойства.

### 2. Растителни тъкани

Растителните тъкани се формират при преминаването от воден към сухоземен начин на живот. Те са съвкупност от клетки, които имат еднаква форма, изпълняват еднаква функция и имат еднакъв произход в онтогенезата. Според функцията която изпълняват в растителното тяло

тъканите се подразделят на образувателни (меристемни), паренхимни (основни), покривни, механични, проводящи и други като отделителни, всмукващи. В зависимост от произхода в онтогенезата, тъканите се подразделят на първични и вторични.

**Образувателни (меристемни) тъкани.** Тези тъкани са изградени от клетки, които се делят непрекъснато и образуват градивния материал за растителния организъм. *Първичните меристеми* произлизат от зародишната меристема и са свързани с нарастването. Към тях спадат връхните меристеми (*връхна стъблена* и *връхна коренова*) и остатъчни (*странични-прокамбий*, *перицикъл* и *вмъкнати*). Клетките им са дребни, плътно разположени, изодиаметрични, с големи ядра и дребни органели. Връхните меристеми действат през целия живот на растението и осигуряват нарастването на стъблото и корените на дължина. Остатъчните меристеми действат по-кратко време. *Вмъкнатите* са в основата на междувъзлията на житните стъбла, цветни дръжки, листа. *Прокамбият* участва във формирането на камбий. *Перицикълът* образува странични коренови разклонения, добавъчни пъпки. *Вторичните меристеми камбий* и *фелоген* са характерни за многогодишните растения и осъществяват надебеляването на корена и стъблото. Камбият образува вторичната дървесина и вторичното лико. Фелогенът (корков камбий) образува вторичните покривни тъкани (корк и мъртва кора).

**Паренхимни (основни) тъкани.** Свързани с процесите на хранене. Осъществяват непрекъснатост в растителното тяло. Клетките са изодиаметрични, но могат и да са по-издължени (стълбчест паренхим), с тънки нелигнифицирани клетъчни стени с прости пори. Съдържат пластиди, големи вакуоли (най-често една централна вакуола) и са рехаво разположени, с междуклетъчни празнини. В онтогенезата паренхимните тъкани могат се превръщат в делящи се вторични меристеми или сърцевина от мъртви, изпълнени с въздух клетки или да образуват кухини. Според изпълняваната функция паренхимът бива: основен, фотосинтезиращ, резервен, водоносен, въздухоносен. *Основният паренхим* е между другите тъкани в органите (паренхим на кората, паренхим на централния цилиндър, на сърцевината и др.). *Фотосинтезиращият паренхим (хлоренхим)* съдържа много хлоропласти, разполага се във всички зелени части на растението, но най-типичен е за листата (органите на фотосинтезата). В *резервния паренхим* се натрупват хранителни вещества (захари, скорбяла, белтъци, масла), което осигурява развитие през следващия сезон (в семена, коренища, грудки, луковици). *Водоносният паренхим* се развива при растения (сукуленти) от пустинни и полупустинни области (кактуси, алое, дебелец). Клетките са едри, тънкостенни, с големи вакуоли, изпълнени с вода. *Въздухоносният паренхим (аеренхим)* се среща при водни и блатни растения. Характеризира се с наличието на големи междуклетъчни празнини, изпълнени с въздух, който подпомага затруднения газообмен и олекотява органите.

**Покривни тъкани.** Покриват растителното тяло и го предпазват от неблагоприятни външни влияния. Първични покривни тъкани са *епидермис* и *екзодермис*. *Епидермисът* е по повърхността на надземните органи (листа, млади стъбла, цветни части и плодове). Изграден е от три вида клетки: основни, устични и клетки на трихомите. Основните клетки са живи, безцветни и се разполагат плътно в един слой. Външните им стени отлагат кутин и се образува прослойка (кутикула), ограничаваща изпарението. Устицата регулират движението на газовете и транспирацията. Те са образувани от две бъбрековидни клетки (с хлоропласти) с отворче между тях, което се отваря и затваря (тургурни движения). Заедно с околоустичните клетки се образува устичен апарат. Трихомите са израстъци на основните клетки към външната среда. Някои загиват, изпълват се с въздух и са добър изолационен слой (покривни трихоми), а други са живи, активно функциониращи (жлезести, парливи, всмукващи). *Екзодермисът* е първична покривна тъкан на корена, която се образува след разрушаването на всмукващата тъкан (ризодермиса). Той е изграден от многостенни, плътно разположени суберинизирани клетки. *Вторичната покривна тъкан*, която замества първичните при дървесните растения е *коркът*. Той се образува от фелогена, който отлага навън няколко слоя от коркови клетки (мъртви, изпълнени с въздух), а навътре – *фелодермис* (фотосинтезираща тъкан). Така се оформя тъканен комплекс от корк, фелоген и фелодермис – *перидермис*. Контактът с външната среда се осъществява с лещанки (аналог на устицата). При многогодишните дървета и храсти, поради многократно залагане на фелогена, новообразуваният корк (по-навътре) изолира живите тъкани навън от него и те загиват. Образува се многослойно покритие, наречено *мъртва кора*, която бива гладка (бук, трепетлика), напукана (дъб, орех), опадлива (бреза, бор, чинар).

**Механични тъкани.** Придават здравина и устойчивост на растенията. Клетките са удължени, плътно разположени, с надебелени клетъчни стени. Биват два вида – *коленхим* и *склеренхим*. *Коленхимът* е жива тъкан, с частични надебелявания (нелигнифицирани). Среща се в листата и младите стъбла, на които осигурява здравина и еластичност, без да пречи на нарастването. Коленхимът бива *ъглест* (тиква), *пластинков* (бъз) и *рехав* (чобанка). *Склеренхимът* е мъртва тъкан, с цялостно надебелени лигнифицирани клетъчните стени, което я прави много твърда. Различават се два типа – *склереиди* (*каменисти клетки*) и *склеренхимни влакна* (*фибри*). Склереидите имат разнообразна форма и се срещат във всички органи. Фибрите са силно удължени, вретеновидно източени и със заострени краища клетки, плътно разположени и винаги събрани на групи (снопчета). Те са здрави и устойчиви на теглене (влакната на лена, върбата).

**Проводящи тъкани.** Провеждат водата и солите от корените към листата по дървесинна проводяща тъкан (*хулем*) и асимилатите, получени при фотосинтезата, от листата до всички други части на растението по ликова проводяща тъкан (*phloem*). Двете проводящи тъкани образуват цялостна разклонена система в растението, имат силно удължени структури, чиито напречни стени са с пори или перфорации. Ксилемът съдържа *трахеални елементи* (*трахеиди* и *трахеи*) по които се движи водата. Те са мъртви, имат само лигнифицирана клетъчна стена (пръстенчато, спирално, стъпалчесто, мрежесто или цялостно надебелена). При покритосеменните растения водата се провежда основно по трахеи (тръбици от много клетки-членчета), сред които се разполагат *дървесинни фибри* и *дървесинен паренхим*. Флоемът отвежда асимилатите по решетъчни елементи (*решетъчни клетки* и *цеви*), които са живи, с целулозни клетъчни стени. Решетъчните клетки са по-примитивни и се срещат при спорови и голосеменните растения. Покритосеменните растения провеждат органичните вещества по решетъчни цеви, които са обградени с по-малки *придружаващи клетки* (поддържат живота на безядрените решетъчните цеви), *ликов паренхим*, *ликови фибри*. Двете проводящи тъкани се разполагат винаги в една до друга под формата на съседни цилиндри или като *проводящи снопчета* (*коллатерални*, *биколлатерални*, *концентрични*, *радиални*).

### 3. Растителни органи

Органите са части от растението, специализирани да изпълняват определена функция. Биват два вида: вегетативни и размножителни (генеративни).

#### 3.1. Вегетативни органи

Основните вегетативни органи са **корен**, **стъбло** и **лист**. Те изпълняват функции, свързани с храненето при растенията, но участват и във вегетативното размножаване.

**Листът** е надземен орган, с ограничено нарастване, не образува други органи. Той осъществява основно процесите фотосинтеза, газообмен и транспирация. Листът се състои от *листна петура*, *листна дръжка*, *листна основа* и *прилистници*. Най-важната част е петурата, която фотосинтезира. Петурата може да е една (*прост лист*) или да са повече (*сложен лист* – двоен, троен, четворен, дланест, перест). Листната петура може да има различна *форма* (игловидна, линейна, продълговата, ланцетна, овална, кръгла, ромбична, лопатовидна яйцевидна и др.), *ръб* (целокраен, назъбен, напилен, вълновиден, бодлив и др.), *степен на начленяване* (врязан, нарязан, разделен лист в двата варианта – дланест и перест), *жилкуване* (дихотомично, просто, пересто, дланесто, успоредно и дъговидно). Основната тъкан на листата е *фотосинтезиращият паренхим* (*хлоренхим*). Той заема цялото пространство между двата епидермиса, откъдето идва и другото наименование – *мезофил*. Според строежа на мезофила се формират два листни типа при покритосеменните растения – *двулицев* (със *стълбчест* паренхим към горната повърхност и *гъбчест* – към долната повърхност) и *еднаквилицев лист* (еднороден мезофил към двете повърхности). Двулицевият (бифациален) лист е характерен за повечето двусемеделни растения, а еднаквилицевият (еквифациален) – за едносемеделните растения. Листата са покрити с *епидермис* (най-често еднослоен) с *устница*, които осъществяват газообмена и транспирацията. Проводящите тъкани, под формата на *затворени коллатерални снопчета*, и механичните тъкани около тях образуват т.нар. *жилки на листата* (листната арматура, листния скелет). **Видоизменения на листата** във връзка с поемането на нови функции са: бодли (кактуси), мустачки (грах), луковици (месестите люспи), ловни апарати (венерина мухоловка), сукулентни листа (алоес, дебелец).

**Стъблото** е надземен орган с неограничено нарастване, състоящ се от възли и междувъзлия. Във възлите се разполагат пъпки и листа. Пъпките са скъсени клонки в състояние на покой. Стъблото дава опора на растението и осъществява преноса на вещества между корена и листата. Стъблото се характеризира по *форма, размери, разполагане в пространството, разклоняване и продължителност на живот*. Според формата на напречния пререз, стъблата най-често са *кръгли* или *ръбести* (три-, четири- или многоръбести). По дължина и диаметър има вариране в широки граници. Стъблата най-често са *изправени* (топола, пшеница), но могат да са *приповдигнати* (машерка), *лежащи* (тиква), *пълзящи* (ягода), *катерливи* (грах, бръшлян) или *увиват* (хмел). Начинът на разклоняване е три вида – *дихотомично* (върхът се цепи на две и формира два клона; при плауни), *моноподиално* (страничните клонки не надрастват върха; голосеменни растения) и *симподиално* (едно, две или повече разклоненията надрастват върха – *монохазно*-липа, бук; *дихазно*-имел; *плейохазно*-млечки). Стъблата живеят един сезон (*едногодишни* – тревистите растения) или надебеляват и живеят повече (*многогодишни* – дървесните растения). Във връзка с провеждащата функция на стъблото, най-силно са развити проводящите тъкани, разположени под формата на проводящи снопчета или цялостни пръстени, ориентирани с ликото навън и с дървесината навътре. Младите стъбла с първично устройство показват известни различия в типа на снопчетата и начина на разполагане. При едноседелните растения снопчетата са колатерални затворени, разпръснати сред основен паренхим и обхванати от склеренхимно влагалище. При двуседелните растения снопчетата са отворени колатерални или биколатерални, кръгово разположени (тревисти видове). При дървесните видове младите стъбла са с неснопчесто устройство. В резултат на дейността на камбия и фелогена стъблата на голосеменните и голяма част от двуседелните растения надебеляват и при тях вторичната дървесина заема по-голяма част от обема на стъблото. Тя е с ясно оформени годишни пръстени (сезонност в дейността на камбия в умерените ширини), по чийто брой може да се съди за възрастта на растението. За дървесината на голосеменните са характерни смолестите канали. Вторичното лико и вторичните покривни тъкани влизат в състава на вторичната кора. **Видоизменения на стъблото:** *коренища* (здравец, трескот), *тръни* (глог), *стъблени грудки* (картоф), *стъблени мустачки* (лоза), *филокладии* (миши трън), *сукулентни стъбла* (кактуси, африкански млечки) и др.

**Коренът** е разположен в почвата, рядко във водна или въздушна среда. Добре развит при семенните растения, с неограничено нарастване, положителен геотропизъм, не образува листа и пъпки. Той закрепва растението в почвата и всмуква вода и соли, но също натрупва резервни вещества. Според произхода в онтогенезата корените биват *главен* (произлиза от зародишния корен на семето), *странични* (разклонения на главния) и *добавъчни* (образуват се от стъблото). Съвкупността от всички корени на едно растение образува *неговата коренова система*. Различават се два основни типа – *осева* и *брадата*. Осевата коренова система се състои от главния корен и неговите разклонения (при голосеменни и повечето двуседелни растения). Брадатата коренова система е съставена от добавъчни корени (плауни, папрати, едноседелни растения). В младото коренче, на около 1 – 2 см от върха, се оформят трайни тъкани (*първично анатомично устройство* – първична кора и централен цилиндър). Повърхността е покрита с всмукващата тъкан (*ризодермис* с коренови власинки), която поглъща водата и солите, а когато тя отпадне, се заменя с екзодермис. В кората преобладава паренхимната тъкан. В централния цилиндър основно място заемат проводящите тъкани под формата на *радиално снопче*. На границата между двата цилиндъра се разполагат *ендодермис* (физиологична бариера) и *перцикъл* (образува странични корени). При многогодишните голосеменни и двуседелни растения вторичните меристеми камбий и фелоген формират *вторично анатомично устройство* (*вторична кора* и *вторична дървесина*). Вторичната дървесината преобладава (както при стъблото), но има неясни годишни пръстени и е богата на дървесинен паренхим. Образованата мъртва кора на периферията е гладка. **Видоизменени корени:** коренови грудки (салеп), кореноплоди (морков), фотосинтезиращи корени (дяволски орех), въздушни корени (епифитни орхидеи), дихателни корени (блатен кипарис) и др.

### 3.2. Размножителни органи

**При кормусните спорови растения** (мъхови, плаунови, папратови, хвощови) размножителните органи са: *спорангии* (образуват спори – специализирани клетки за безполово размножаване), *антеридии* и *архегонии* (мъжки и женски полови органи – образуват сперматозоиди и

яйцеклетки). При голосеменните растения се образуват **шишарки** (имат вдървесиняла ос със спирално наредени люспи) със **семена**. В мъжки шишарки се образуват прашници (микроспорангии) и пращцови зърна (микроспори), носещи по две мъжки гамети (спермии), а по люспите на женски шишарки – семепъпки (мегаспорангии), в които се образуват архегонии с по една яйцеклетка. Образуваните след оплождането семена са разположени открито върху шишарковите люспи (голи). При покритосеменните растения размножителните органи са **цветовете** и **плодовете** със **семената**. **Цветът** е скъсена и видоизменена клонка, в която се образуват спори и гамети. Цветовете може да единични или събрани на групи – **съцветия**. Според разклоняването на оста на съцветието те биват: прости, с неразклонена ос (*грозд, клас, реса, кочан, сенник, кошничка, щит*), сложни (моноподиални – *сл.грозд, сл.клас, сл.сенник метлица*) и симподиални – *монохазий, дихазий, плейохазий, тирс*) и съставни (*метлица от класове, щит от кошнички* и др.). Цветът се състои от *тичинки* и *плодници* (фертилни части) и *околоцветник* от *чашка* и *венче* (стерилни части). Околоцветникът е *двоен*, когато е с чашка и венче (череша) или *прост* – с еднакви листчета (лале). Всички части са разположени върху *цветно легло* и заловени с *цветна дръжка*. Околоцветникът не участва пряко в размножаването, има защитна функция и съдейства за привличане на насекоми-опрашители чрез ярка багра и аромат. Според симетрията на цветните части цветовете са *радиалносиметрични, моносиметрични, асиметрични*. Според пола цветовете са *двуполови* (с тичинки и плодници) и *еднополови* (*мъжки* – с тичинки и *женски* – с плодници). *Тичинките* имат дръжка и прашник, в чиито гнезда се образуват пращцови зърна. Във всяко зрънце се формира *мъжкото половото поколение* (вегетативна клетка и два спермия). *Плодникът* е новообразуване за цветните растения, възникнал при срастването на плодолисти. Състои се от завръз, стълбче и близалце. В завръза се разполагат семепъпките. В тях се образува *женското половото поколение* – зародишна торбичка, съставена от 7 клетки, едната от които е яйцеклетката. След *опрашването* (пренасяне на зрелия пращец до близалцето на плодника), следва *оплождане* (двойно оплождане) и семепъпката се превръща в семе. **Семето** носи *зародиш, хранителна тъкан* (ендосперм) и е обвито със *семенна обвивка*. Зародишът има зародишно коренче, зародишни листа (1 или 2 семедела), зародишно стъбълце и пъпка, и при покълването на семената формира ново растение. *Ендоспермът* е триплоиден, резултат от оплождане. **Плодът** се образува от стената на завръза на плодника и включва в себе си семената, които защитава и подпомага разпространението им. Плодовете биват *сухи* и *сочни* според консистенцията на плодната обвивка след узряването. *Сухите плодове* са разпукливи (*мехунка* – ралица; *сборна мехунка* – магнолия; *боб* – фасул; *кутийка* – мак, памук; *шушулка/шушулчица* – кръстоцветни), разпадливи (*дробна кутийка* – слез; *двойна крилатка* – явор; *двойна семка* – ким) и затворени (*сборно орехче* – лютиче, *орех* – леска, *жълъд* -дъб, *крилатка* -ясен, *плодосемка* -сложноцветни, *зърно* – житни). *Сочни плодове* са: *костилка* – слива; *сборна костилка* – малина; *ягода* – домати; *лимоновидна ягода* – портокал. Когато в образуването на плода участват други цветни части плодът е „*лъжлив*“ (*ябълковиден плод* – ябълка, *дюля*, *цинародий* – шипка, *ягодовидно многоорехче* – ягода).

**Растенията** живеят във водата и на сушата. Тези, които живеят във водата, притежават едноклетъчно или многоклетъчно тяло, което няма диференцирани тъкани и органи. Тези растения се наричат талусни растения (низши) или еукариотни водорасли. Някои автори отделят едноклетъчните еукариотни водорасли от царството на растенията и ги отнасят към царство Протиста. Многоклетъчните талусни растения имат нишковидно, пластинковидно или храстовидно тяло, което често е със значителни размери. Клетките в талуса са еднообразни, притежаващи цитоплазмени връзки, чрез които си обменят вещества. При водораслите, необходимите вещества за осъществяване на фотосинтезата се приемат с цялата повърхност от водната среда. В пластидите на всички водорасли се съдържа хлорофил. Комбинацията от пигменти определя различния цвят на талуса (зелен, червен, жълто-кафяв). Характерно е безполово и полово размножаване. Безполовият процес се осъществява чрез спори или вегетативно чрез делене на клетката при едноклетъчните или накъсване на талуса на части при многоклетъчните, като всяка част дава началото на ново растение. Половият процес е свързан с образуването на мъжки и женски полови клетки, сливащи се във водната среда и формиращи зигота, с изключение при харовите водорасли, където оплождането е вътрешно в женския полов орган. Класифицирането на водораслите в отдели е базирано на устройството и баграта на талуса, натрупваните резервни вещества, особеностите в размножаването и др.

**Отдел Червени водорасли (Rhodophyta)** – Повечето червени водорасли са морски, бентосни организми. Баграта им варира от розово до тъмночервено. Разпространени са в тропичната и субтропична зона на моретата и океаните. Развиват се на дълбочина до 80 метра, а при чисти води и до 180 метра. Талусът на Червените водорасли е прикрепен към субстрата. Притежават нишковидно, пластинковидно и храстовидно, рядко едноклетъчно (*Porphyridium*) тяло. Най-едри представители достигат 1 метър. Стените на клетките при някои видове се импрегнират с  $\text{CaCO}_3$  и те наподобяват корали. От тази група в Черно море се среща видът *Corallina officinalis*. **Значение:** Използват се за храна, както и за добиване на агар, карагенан и агароид. Калциевите съединения съдържащи се в някои червени водорасли са полезни за профилактика и лечение на остеопороза. **Представители:** *Porphyra sp.*, *Phylophora sp.*, *Ceramium sp.* и др.

**Отдел Кремъчни водорасли (Bacillariophyta)** – Най-богатият на видове отдел сред еукариотните водорасли. Те са важна съставна част на фитопланктона и фитобентоса в моретата и сладководните басейни. Повечето видове са студено- и сенколюбиви. Срещат се също в почвата и върху влажни скали. Кремъчните водорасли са изключително едноклетъчни микроскопични организми. Клетките са обхванати от прозрачна черупка, съставена основно от силициева киселина – кремъчно вещество. Черупката (тека) прилича на кутия, съставена от две части: по-голяма (епитека) и по-малка (хипотека). Това специфично устройство на черупката на кремъчните водорасли стои в основата за различията в изгледа на клетките откъм дъното (в анфас) и откъм пояса (в профил). **Значение:** Редица видове са приспособени към точно определени условия на средата и се използват като биоиндикатори. Поради високото съдържание на мазнини, те се отглеждат в индустриални култури за добив на липиди или се използват като висококалорична храна за малките рибки в рибовъдни басейни. След отмирането на клетките, черупките на кремъчните водорасли формират диатомит (кизелгур), представляващ лека и фино порьозна скала. Диатомитът влиза в състава на хранителни добавки, богати на лесно усвоим силиций. Кизелгурът намира приложение и в стратиграфията за определяне възрастта на земните пластовете. **Представители:** *Pinnularia sp.*, *Pleurosigma sp.*, *Gyrosigma sp.*, *Melosira sp.*, *Tabellaria sp.* и др.

**Отдел Кафяви водорасли (Phaeophyta)** – оцветени са в жълто-кафяво до тъмнокафяво и заемат водеща позиция по размери сред всички групи водорасли. По-голяма част са морски, прикрепени организми. Талусът на някои видове образува въздушни мехури, чрез които се задържат на повърхността на водата. Някои кафяви водорасли достигат сложна морфологична диференциация. Най-висшите наподобяват кормусни растения, с оформени корено-, стъбло- и листоподобна части, и изключителни размери. Рекордър по размери, признат за най-едротото водорасло в света, е *Macrocystis pyrifera*, достигащо дължина до 60 метра. В Черно море, най-едротото

кафяво водорасло е *Cystoseira barbata*, с размери до 1,5 метра. Кафявите водорасли имат важно икономическо значение, базирано както на директната им употреба, така и на добива на алгинати и манит от тях. В официалната медицина се използват както алгинатите, така и биологично-активните вещества, извлечени от кафяви водорасли. Традиционно е и използването на кафявите водорасли за храна в свежо състояние или стрити на прах, като подправки в редица азиатски страни. **Представители:** *Ectocarpus sp.*, *Padina sp.*, *Laminaria sp.*, *Fucus sp.* и др.

**Отдел Зелени водорасли (Chlorophyta)** – обитават сладки и солени води. Зелените водорасли са изключително разнообразни по морфология. При тях са представени почти всички морфологични типове, известни при талусните растения. Едноклетъчните зелени водорасли са представени от отделни клетки (*Chlorella*) или клетките са групирани в ценобии (*Scenedesmus*). Формата на клетката при различните родове е изключително разнообразна. Клетъчната стена е здрава, целулозна, гладка или с различни скулптурни образувания – зъбчета, шипове и т.н. Някои едноклетъчни имат флагелуми, с които се придвижват (*Dunaliella salina*). Многоклетъчните имат разнообразно тяло: нишковидно, пластинковидно, храстовидно. Едрите зелени водорасли се използват като храна за човека в свежо състояние или след кулинарна обработка, а едноклетъчните под формата на хранителни добавки. Някои зелени микроводорасли могат да акумулират ценни и редки метали (кобалт, никел, молибден, злато и др.) и се използват за добив на тези метали. **Представители:** *Chlamydomonas sp.*, *Hydrodictyon sp.*, *Ulva sp.*, *Enteromorpha sp.* и др.

**Кормусните растения** са преобладаващо сухоземни. Тялото (кормус) е съставено от подземни и надземни растителни органи. Кормусните растения са треви, храсти и дървета. Размерите им варират от няколко милиметра (*волфия*) до 100 метра (*секвоя*). При тези растения се наблюдава голямо вариране в продължителността на живот – от няколко седмици (*Erophila verna*) до 4600 години (*Pinus aristata*). Размножават се безполово и полово. Безполовото размножаване е със спори или вегетативно, а половото – чрез сливане на полови клетки. Цикълът на развитие при кормусните растения преминава през две поколения – безполово и полово. Обособени са в две групи кормусни растения: висши спорови растения (Мъхообразни, Плаунообразни, Хвощообразни и Папратообразни), разпространяващи се чрез спори и семенни растения (Голосеменни и Покритосеменни), разпространяващи се чрез семена.

**Отдел Мъхообразни (Bryophyta)** – примитивни кормусни растения без коренова система. Прикрепването към почвата се осъществява с помощта на тънки нишки, наречени ризоиди. Обитават сенчести и влажни места. В цикъла на развитие преобладаващо е половото поколение (гаметофит), върху който е прикрепен спорофитът (безполово поколение). Размножават се безполово (чрез спори), като при някои видове се образуват пъпки за вегетативно размножаване. Органите за полово размножаване се образуват на върха на стъблата (*Funaria hygrometrica*) или на специални държатели (*Marchantia polymorpha*). Разпространени са на всички континенти без Антарктида. Класифицират се на *чернодробни* и *листостъблени*. При чернодробните мъхове тялото е пластинковидно и наподобява на зелено водорасло. При листостъблените мъхове тялото е диференцирано на изправено стъбло с листа. **Представители:** Торфен мъх (*Sphagnum sp.*), Влакнестокачулест мъх (*Polytrichum commune*) и др.

**Отдел Плаунообразни (Lycopodiophyta)** – древни, тревисти спорови растения. В цикъла на развитие преобладава безполовото поколение (спорофит). В българската флора се срещат: Иглолистна хуперция (*Huperzia selago*), Бухалковиден плаун (*Lycopodium clavatum*), Швейцарски бронец (*Selaginella helvetica*) и др.

**Отдел Хвощообразни (Equisetophyta)** – тревисти растения с изправени, кухи и начленени на възли и междувъзлия стъбла. Листата са редуцирани, заловени за възлите и срастват във влагалище, завършващо със заострени зъбци. Външната част на епидермиса на стъблото е импрегнирана със силициев диоксид. Фотосинтезиращата функция на растението е поета от стъблото. Някои видове образуват два вида стъбла – пролетно (със спороносна функция) и лятно (с фотосинтезираща функция). В България се срещат: Полски хвощ (*Equisetum arvense*), Блатен хвощ (*Equisetum palustre*), Голям хвощ (*Equisetum telmateia*), Горски хвощ (*Equisetum sylvaticum*), Речен хвощ (*Equisetum fluviatile*), Зимуващ хвощ (*Equisetum hyemale*) и Разклонен хвощ (*Equisetum ramosissimum*).

**Отдел Папратообразни (Polypodiophyta)** – тревисти растения с брадата коренова система. Стъблото е видоизменено в подземно разположено коренище. Листата нарастват чрез охлювидно завита върхна част. Спорангиите се разполагат по долната листна повърхност, на групи

(сори). Размножават се основно вегетативно (чрез фрагментация) и спорово (с неподвижни спори). **Представители:** Мъжка противоглистна папрат (*Dryopteris filix-mas*), Обикновено изравниче (*Asplenium trichomanes*), Лечебна златиста папрат (*Ceterach officinarum*), Обикновен волски език (*Asplenium scolopendrium*), Орлова папрат (*Pteridium aquilinum*), Обикновена сладка папрат (*Polypodium vulgare*) и др.

**Семенните растения** са най-приспособени за живот на сушата и притежават най-сложно устроени вегетативни и размножителни органи. Размножаването и разпространението им се осъществяват чрез семена. Разделят се на голосеменни и покритосеменни (цветни) растения.

Голосеменните растения са дървета и храсти с различни по форма листа – ветриловидни, игловидни, люсповидни. Характеризират се с формирането на шишарки. Шишарките биват мъжки и женски. Еднодомните растения формират мъжки и женски шишарки, докато при двудомните видове на отделните растения има само мъжки или само женски шишарки. Всяка шишарка има семенни люспи. При мъжките, върху семенните люспи има прашиници, а при женските – семепъпки. Семепъпката след оплождането се превръща в семе, лежащо открито върху семенната люспа. Широко разпространените представители днес са групирани в 4 класа:

**Клас Гинкови (*Ginkgopsida*)** – включва 1 представител с ветриловидни листа – Двуделно гинко (*Ginkgo biloba*);

**Клас Иглолистни (*Pinopsida*)** – с най-голямо значение е семейство Борови (*Pinaceae*). Листата са разположени единично или на групи от 2 и повече. У нас се срещат Бял бор (*Pinus sylvestris*), Черен бор (*Pinus nigra*), Черна мура (*Pinus heldreihii*), Бяла ела (*Abies alba*), Обикновен смърч (*Picea abies*) и др. От семейство Кипарисови (*Cupressaceae*) у нас най-често е разпространена Обикновената хвойна (*Juniperus communis*). Семейство Тисови (*Taxaceae*) включва видът *Taxus baccata* (Обикновен тис).

**Клас Сагови (*Cycadopsida*)** – тропични видове, стъблата им са еднакво дебели от основата до върха. На върха на стъблото се разполага кичур от листа, по което приличат на палмите и често неправилно ги наричат сагови палми. Правилното име е сагови голосеменни растения. Саговите растения образуват мъжки и женски шишарки. Листата им са едри, кожести и живеят до 10 години. У нас декоративно се отглежда *Cycas revoluta*.

**Клас Гнетови (*Gnetopsida*)** – включва родовете Ефедра (*Ephedra*), Велвичия (*Welwitschia*) и Гнетум (*Gnetum*). В България по сухи, скалисти и пясъчливи места се среща Обикновена ефедра (*Ephedra dystachya*).

**Покритосеменните (цветни) растения** са най-младите в еволюцията на растителния свят. Те са най-съвършените в своето външно и вътрешно устройство и са най-широко разпространени на Земята. Спорофитът е представен с всички биологични типове: треви, храсти, дървета, за разлика от голосеменните, при които няма треви. Вегетативните им органи претърпяват някои метаморфози (коренища, грудки, луковици, бодли, тръни и др.). Най-характерните особености на тази група растения са цветът и плодът. Семепъпката е обхваната от обвивка- плодник, състоящ се от близалце, стълбче и завръз. Според броя на семеделите в зародиша на семето цветните растения се разделят на два класа: Едносемеделни и Двусемеделни.

**Клас Едносемеделни растения (*Liliopsida*)**

**Семейство Кремове (*Liliaceae*)** – Многогодишни луковични тревисти растения. Листата са линейни, ланцетни или елипсовидни, последователни, рядко в прешлени. **Представители:** Бял крем (*Lilium candidum*), Градинско лале (*Tulipa gesneriana*), Конски зъб (*Erithronium dens-canis*), Жълт гарвански лук (*Gagea lutea*) и др.

**Семейство Салепови (*Orchidaceae*)** – Най-богатото на видове семейство след Сложноцветните растения. Към него спадат много видове орхидеи, срещащи се предимно в тропичните гори. В България са разпространени: Салеп (*Orchis sp.*), Двурога пчелица (*Ophrys scolopax*), Венерина пантофка (*Raphiopedilum insigne*), Обикновена пърчовка (*Himantoglossum carpinum*) и др.

**Семейство Житни (*Poaceae*)** – Едногодишни или многогодишни тревисти растения. Листата са линейни, обхващащи с основата си стъблото. Цветовете формират класовидни съцветия. Представителите на семейството са хранителни, фуражни, лечебни, декоративни, плевели: Мека пшеница (*Triticum aestivum*), Царевица (*Zea mays*), Обикновен ечемик (*Hordeum vulgare*), Ръж (*Secale cereale*), Захарна тръстика (*Saccharum officinarum*), Троскот (*Cynodon dactylon*) и др.

### **Клас Двуседелни растения (Magnoliopsida)**

**Семейство Сложноцветни (Asteraceae)** – Най-голямото семейство в клас Двуседелни, разпространено космополитно. Представено е главно от треви, по-малко храсти и полухрасти. Цветовете са групирани в съцветие кошничка. У нас се среща: Глухарче (*Taraxacum officinale*), Лайка (*Matricaria chamomilla*), Слънчоглед (*Helianthus annuus*), Магарешки бодил (*Carduus sp.*) и др.

**Семейство Бобови (Fabaceae)** – Дървета, храсти и треви. Листата са сложни, рядко прости, с прилистници. Погледнат от страни цветът наподобява кацнала пеперуда, откъдето идва и едно от старите имена на семейството – пеперудоцветни. Плодът е боб. Към семейството спадат: Фасул (*Phaseolus vulgaris*), Грах (*Pisum sativum*), Леща (*Lens culinaris*), Фъстък (*Arachis hypogaea*), Детелина (*Trifolium sp.*) и др.

**Семейство Розоцветни (Rosaceae)** – Включва дървета, храсти, полухрасти, лиани и треви. Цветовете са единични, като цветните части са разположени в кръг. Листата са прости или сложни. Представители: Шипка (*Rosa canina*), Малина (*Rubus idaeus*), Къпина (*Rubus caesius*), Ябълка (*Malus domestica*), Паскова (*Prunus persica*) и др.

**Семейство Кръстоцветни (Brassicaceae)** – Чашелистчетата и венчелистчетата са по 4, свободни, разположени на кръст. Във видоизменените вегетативни органи при някои видове се натрупват хранителни вещества: Градинско зеле (*Brassica oleracea*), Черна горчица, Черен синап (*Brassica nigra*), Бял синап (*Sinapis alba*), Овчарска торбичка (*Capsella bursa-pastoris*), Дива ряпа (*Raphanus raphanistrum*) и др.

**Семейство Картофови (Solanaceae)** – Предимно тревисти растения, по-рядко храсти, лиани и малко дървета. В България единствения храст от това семейство е Мерджан (*Lycium barbarum*), среща се по рудерални места, а плодчетата му са известни с наименованието Годжи Бери. Като хранителен източник от семейство картофови се използват: Картоф (*Solanum tuberosum*), Патладжан (*Solanum melongena*), Домат (*Lycopersicon esculentum*), Пипер (*Capsicum annuum*). Отровни видове са: Лудо биле (*Atropa belladonna*), Татул (*Datura stramonium*), Тютюн (*Nicotiana tabacum*).

**Семейство Устноцветни (Lamiaceae)** – Космополитно семейство. Включва треви, храсти и полухрасти. Стъблата са четириръбести, листата са срещуположни, цветът е двуустен. Представителите на семейството са етеричномаслени, лечебни, подправки, декоративни, медоносни: Маточина (*Melissa officinalis*), Чубрица (*Satureja hortensis*), Градински чай (*Salvia officinalis*), Лавандула (*Lavandula angustifolia*), Мента (*Mentha sp.*), Мащерка (*Thymus sp.*) и др.

Растителните пигменти се делят на два основни вида: фотосинтетични пигменти и нефотосинтетични пигменти.

### 1. Фотосинтетични пигменти

Най-специфичните химични компоненти на тилакоидните мембрани на хлоропластите са фотосинтетичните пигменти (ФСП). Именно те поглъщат енергията на слънчевата светлина, която след това в растенията, цианобактериите и фотосинтезиращите бактерии се преобразува в енергия на химичните връзки. ФСП се разделят на 3 основни групи: хлорофили, каротиноиди и фикобилини. Най-голямо значение за фотосинтезата имат хлорофилите, главно хлорофил *a*. В отделните растителни организми се срещат различни комбинации на пигментите, но във всички случаи е задължително присъствието на хлорофил *a* (или бактериохлорофил *a* във фотосинтезиращите бактерии), чрез който се реализира първичното фотохимично действие на светлината. Затова ФСП на фотосинтезиращите организми се разделят на **основни** (хлорофил *a* и бактериохлорофил *a*) и **допълнителни** (останалите хлорофили, каротиноидите и фикобилините). Големият спектър от допълнителни пигменти, препокриващи със своето поглъщане практически цялата „видима“ (и инфрачервена при фотосинтезиращите бактерии) част от слънчевия спектър, дава възможност на фотосинтезиращите организми активно да улавят падащата на земята светлинна радиация. Каротиноидите също са характерни за висшите растения, водораслите и фотосинтезиращите бактерии, а фикобилините – за цианобактериите и някои водорасли.

#### Хлорофили

Хлорофилите принадлежат към видовете *a*, *b*, *c*, *d* и *e*, които са застъпени в различни организми. Всички фотосинтезиращи организми съдържат хлорофил *a* (фотосинтезиращите бактерии бактериохлорофил *a*). Хлорофил *b* се среща във висшите растения, зелените и еугленовите водорасли, както и в прокариоти от отдел *Prochlorophyta* (в някои фотосинтезиращи бактерии бактериохлорофил *b*). Не е установен нито един фотосинтезиращ организъм без хлорофил *a*. Във водораслите от отдел *Phaeophyta* присъства хлорофил *c*, в много червени водорасли (отдел *Rhodophyta*) – хлорофил *d*. Хлорофил *e* е открит само в жълтозеленото водорасло *Tribonema bombicinum* от сем. *Xanthophyceae*.

Хлорофилите са магнезий-съдържащи порфирины – циклични тетрапирили. Те са естери на дикарбоновата хлорофилинова киселина с два алкохола – метилов и фитол. Порфириновото ядро представлява плоска квадратна структура, състояща се от четири пиролови пръстена (*A-D*). В центъра на тази „глава“ е разположен магнезиевият атом, който се свързва чрез 4 координационни връзки с азота на пироловите пръстени. Пръстените са съединени помежду си с метинов мостчета и всеки от тях съдържа различни странични вериги. Хлорофил *b* се различава от хлорофил *a* по това, че има формилна СНО-група като страничен заместител при С-7 вместо метилна СН<sub>3</sub>. Биосинтезата на хлорофила се осъществява по биосинтетичния път на порфирините. Ключовият предшественик на тетрапирилолите, включително на хлорофила, е 5-аминолевулинова киселина (АЛК).

Хлорофилите са водонерастворими. *In vivo* те се намират нековалентно свързани с белтъци в хлорофил-белтъчни комплекси, които са включени в тилакоидните мембрани. Извличат се с органични разтворители: алкохол, ацетон, бензол, хлороформ. Разтворът на хлорофил *a* в алкохол или етилов етер има синьозелен цвят, а на хлорофил *b* – жълтозелен.

При взаимодействие на хлорофилен извлек с разредени киселини магнезиевият атом на хлорофила се замества от водорода и се образува феофитин, който има кафявозелен цвят, а при хидролиза с основи се получават съответни соли на хлорофилиновата киселина и се освобождават двата алкохола.

Много важно свойство на хлорофилите е избирателното поглъщане на светлинните лъчи – максимумите на поглъщане са в червената (640 – 660 *nm*) и синята област (430 – 450 *nm*) на

видимия спектър. Спектърът на поглъщане на пигментите зависи от характера на разтворителя, от взаимодействието им в интактните клетки с белтъците.

Хлорофилите поглъщат много слабо оранжевите и жълтите лъчи, а отразяването или пропускането на зелената светлина (около 550 nm), която не се абсорбира от пигментите, дава познатия зелен цвят на растенията и на хлорофилните разтвори.

Функцията на Mg-порфирина се е формирала в процеса на еволюцията в тясна връзка с еволюцията на фоторецепторните структури. Пиролният пръстен, състоящ се от 4 атоми въглерод и атом азот, представлява хромофор, способен да поглъща енергията на видимата област на спектъра. Затварянето на пиролните пръстени в тетрапиролната структура на порфирина, химически по-устойчив, има решаващо значение в еволюцията на хлорофилите като първични фоторецептори. Благодарение формирането на циклична система и на ефекта на спрягане се появяват интензивни ивици на поглъщане във видимата област на спектъра с по-висока енергия на квантите. Образувашите се в процеса на еволюцията порфирини представляват сложна система с общ  $\pi$ -електронен облак, обединяващ четирите пиролни пръстена в единен цикъл.

Хлорофилът може да абсорбира светлината поради специфичната структура на порфириновото ядро. Конюгираната система на спрегнатите връзки във всички хлорофили представлява основна хромофорна група, отговорна за избирателното поглъщане на светлината.

Структурата на хлорофилната молекула може много успешно да осъществява функцията на фотосенсибилизатор (съединение, което поглъща светлинната енергия и я насочва към други безцветни съединения) на фотохимичните реакции.

## Каротиноиди

Каротиноидите са мастноразтворими пигменти с жълт, оранжев, червен и кафяв цвят. Присъстват в пластидите на всички висши растения и водорасли, в цианобактериите, зелените и пурпурните фотосинтезиращи бактерии, в халобактериите. В листата на растенията каротиноидите обикновено са замаскирани от хлорофилите, но през есента, когато първи се разрушават зелените пигменти, именно каротиноидите придават характерния за есенните листа жълт или оранжев цвят.

Каротиноидите са тетратерпени, изградени от 8 изопренови единици, които дават  $C_{40}$ -съединение. Към каротиноидите се отнасят:

1. оранжеви или червени пигменти **каротини** – въглеводороди ( $C_{40}H_{56}$ );
2. жълти **ксантофили** – с кислородсъдържащи функционални групи в молекулата ( $C_{40}H_{56}O_2$ ,  $C_{40}H_{56}O_4$  и др.).

В пластидите на висшите растения от каротините главно се съдържа  $\beta$ -каротин, а от ксантофилите лутеин, виолаксантин, неоксантин. В много растения, особено в израслите на сянка, при ниска интензивност на светлината, е открит  $\beta$ -каротин. Във фотосинтетичните тъкани могат да се включат и други каротиноиди, често в големи количества – антраксантин, зеаксантин и пр. Тяхното съдържание силно зависи от условията на средата, особено от наличието или отсъствието на светлина, стресови фактори.

Биосинтеза на каротиноидите е локализирана в самия пластид и обикновено се осъществява в тилакоидната мембрана, с която са свързани отговорните за нея мултиензимни комплекси. Предполага се участие и на хлоропластната обвивка, доколкото и в зелени, и в незелени изолирани мембрани са открити каротиноиди, в по-значителни количества виолаксантин, следван от неоксантин.

Биосинтезата на каротиноидите в хлоропластите има връзка с общия път на образуване на полиизопреноидните съединения (стероли, убихинон, странични вериги на пластохинон и др.). Той изисква наличие на ацетил-CoA, който през мевалонова киселина (основен предшественик на изопреноидите) се превръща в *изопентенилпирофосфат* ( $C_5$ -съединение), основна структурна единица на изопреноидната верига. Синтезата на каротиноиди се осъществява на тъмно, но светлината, особено червената, която действа чрез фитохрома, рязко ускорява този процес.

Както хлорофилите, каротиноидите са нековалентно свързани с белтъците на тилакоидните мембрани в пигмент-белтъчни комплекси. Те се извличат с органични разтворители – хлороформ, бензол, бензин. Каротините се разтварят лесно в петролеев и етилов етер, а ксантофилите – в метилов и етилов алкохол.

Каротиноидите поглъщат светлинни лъчи от виолетовата и синята област на спектъра, като спектърът им на поглъщане има два максимума между 400 и 500 nm. Те отразяват и пропускат зелените, жълтите, оранжевите и червените лъчи.

Каротиноидите изпълняват редица физиологични функции във фотосинтезиращите организми: антена – като допълнителни пигменти участват в поглъщането на светлината; защитна – гасители на триплетния хлорофил и на синглетния кислород; фотопротекторна – предпазват реакционния център от мощните потоци енергия при висока интензивност на светлината и стабилизират липидната фаза на тилакоидните мембрани, защитавайки я от преокисление.

### **Антенна функция на каротиноидите – поглъщане на светлината**

Каротиноидите се включват както в светосъбиращите комплекси на пигментните системи, така и в пигментираните протеини на реакционния център (РЦ), като поглъщат светлина в синьо-виолетовата и синята част на спектъра (400 – 500 nm) и препредават нейната енергия до хлорофилите на РЦ. В спектъра на сумарната слънчева радиация на повърхността на Земята значителна част се пада на синята и виолетовата част на спектъра (480 – 530 nm). При ниско положение на Слънцето се увеличава делът на червените лъчи и нараства частта на разсеяната светлина, в която има много синьо-виолетови лъчи. Техният дял се повишава и при облачно време. Така че значението на каротиноидите като допълнителни пигменти е да използват късовълновата част на светлинния спектър при фотосинтезата, като с това се разширява ефективността на фотосинтетичната зона на спектъра и съответно екологичната приспособеност на организмите.

### **Защитна функция на каротиноидите**

*Защитна функция на  $\beta$ -каротина – фотохимично гасене на възбуденото състояние на хлорофила (или кислорода)*

Каротиноидите, особено  $\beta$ -каротинът, изпълняват много важна защитна функция, предпазвайки светлочувствителните хлорофили от фотоокислителни повреди. Причина за фотодинамичните увреждания може да бъде кислородна молекула, намираща се в първо възбудено синглетно състояние. Синглетният кислород има много висока реакционна способност и може да окислява различни органични молекули, включително хлорофили, пурины в нуклеиновите киселини и полиненаситени мастни киселини, като ги уврежда.

Молекулите на  $\beta$ -каротина защитават РЦ на фотосистема II (ФСII) от фотоокислителни повреди главно по два начина:

– *Гасене на възбуденото триплетно състояние на хлорофила чрез триплет-триплетен енергиен пренос.*

Когато енергията, съхранена в хлорофилите във възбудено състояние бързо се разпръсква чрез трансфер на възбуждането или фотохимичен процес, възбуденото състояние се „гаси“. В противен случай възбуденият хлорофил може да взаимодейства с молекулния кислород, като се образува възбудено състояние на кислорода – синглетен  $O_2$ . Каротиноидна молекула, която се намира в основно синглетно състояние, може да конкурира атмосферния кислород за триплетния хлорофил ( $^3\text{Хл.}^*$ ). Когато реагира с него, получава се хлорофил в основно синглетно състояние и каротиноид във възбудено триплетно състояние ( $^3\text{Кар.}^*$ ). Възбуденото състояние на каротиноида няма достатъчно енергия, за да формира синглетен  $O_2$ , така че се връща бързо в основно невъзбудено състояние, губейки своята енергия като топлина.

С тази си роля на защитни агенти срещу хлорофил-сенсibiliзираното фотоокисление каротиноидите участват в т.нар. неензимна система на антиоксидантна защита на растенията.

– *Фотозащитна функция на ксантофилите в ССК – нефотохимично гасене на хлорофилната флуоресценция*

Когато интензивността на светлината е по-висока от необходимата за насищане степен на електронния транспорт, излишъкът от абсорбирана енергия може да доведе до увреждане на РЦ на ФСII, формиране на триплетен хлорофил в антената и фотоокисление на пигментите. Развита е механизъм, който да разсейва излишъка от енергия безвредно като топлина, включващ взаимно превръщане на ксантофилите, наречено виолаксантинов или ксантофилов цикъл. Процесът се индуцира от подкиселяването на тилакоидния лумен, което е свързано с формирането на протонна движеща сила. Чрез него енергията се разсейва главно в ССКII на ФСII.

## Структурна роля на каротиноидите

Каротиноидите, и особено ксантофилите, са важна съставна част на светосъбиращите комплекси и водят до тяхното стабилизиране и/или правилно комплектоване. Под действие на светлина с висока интензивност молекулата на зеаксантин се ориентира в липидния слой на тилакоидната мембрана перпендикулярно към нейната повърхност, като благодарение на двете си полярни хидроксилни групи съединява двата липидни слоя. В резултат вискозитетът на мембраните се повишава, което намалява тяхната чувствителност към преокисление от активни кислородни форми.

Освен във фотосинтезиращи, каротиноидите са разпространени в нефотосинтезиращи организми (гъби, бактерии) и в нефотосинтезиращи растителни органи – венчелистчета, плодове, прашници и др., в които изпълняват функции, несвързани с фотосинтезата. Например ярко оцветените с каротиноиди цветове и плодове привличат насекоми, птици и др. и така подпомагат опрашването и разпространението на семената.

## Фикобилини

Фикобилините се срещат в цианобактериите и във водорасли от отделите *Phodophyta* и *Cryptophyta*. В зависимост от цвета пигментите се делят на:

- червени фикоеритробилини (главно в червените водорасли)
- сини фикоцианобилини (преобладават в цианобактериите)
- алофикоцианини (в цианобактерии и водорасли).

Фикобилините са тетрапирили с отворена верига, които имат система от конюгирани двойни и прости връзки. Те са хромофорни групи на фикобилипротеините – глобуларни протеини, с които са здраво свързани с ковалентни връзки. Истинската форма на тяхната молекула може да се представи като „незатворен пръстен“. В клетките на водораслите и цианобактериите фикобилипротеините агрегират помежду си, образувайки особени гранули, наречени фикобилизоми, които са подредени в ансамбли на повърхността на тилакоидните мембрани.

Фикобилипротеините са разтворими във вода или в разтвори на соли. Всяка от трите групи има характерен спектър на поглъщане на светлинните лъчи главно в жълтозелената част на спектъра. Това е точно тази част, в която зелените растения не абсорбират фотони и по такъв начин остава отворена като един „оптичен прозорец“. Фикоеритрините имат максимум на поглъщане от 498 до 568 nm, фикоцианините от 585 до 630 nm, а алофикоцианините – от 585 до 650 nm. За фикобилипротеините е характерна ярка флуоресценция: за фикоеритрина оранжева с максимум около 575 nm, за алофикоцианина червена с максимум 660 nm.

Най-важната функция на фикобилините във водораслите и цианобактериите е включването им в светосъбиращия комплекс на фотосистемата като допълнителни пигменти, последователно разположени във фикобилизомата: на повърхността са късовълновите пигменти – фикоеритробилини, следват фикоцианобилини и в центъра на фикобилизомата пигментите с най-дълговълнов максимум – алофикоцианини (винаги присъстващи в малки количества). Те лежат директно върху тилакоидната мембрана и могат да предават своята енергия на възбуждане върху антенните пигменти хл.а. Такова разположение на пигментите във фикобилизомата позволява висока скорост и ефективност на миграция на погълнатата енергия до хл. а, локализиран в мембраната. Около 90% от погълнатата енергия на зелените, жълтите и оранжевите фотони, уловени от фикобилините, се предава главно към реакционния център на фотосистема II, докато фотосистема I се състои преди всичко от пигменти хл.а и каротиноиди.

Фикобилините вземат участие в т.нар. хроматична адаптация при водораслите. Имат се предвид качествените изменения в състава на светлината при проникването ѝ в дълбочина в моретата и океаните в зависимост от оптичните свойства на водата и разпределението на фотосинтезиращите организми по етажи, което от своя страна се определя от фотосинтетичните им пигменти. До 34 m дълбочина напълно се поглъщат червените лъчи, затова в горните слоеве обитават предимно зелените водорасли. До 177 m изчезват жълтите, после зелените (322 m) и около 500 m – сините и виолетовите лъчи. Във връзка с това под зелените водорасли се срещат кафявите, а още по-дълбоко – цианобактериите и червените водорасли. Установено е, че ако цианобактериите *Oscilaria sancta* се оттеждат на светлина с различен спектрален състав, в тях се развива допълнително оцветяване: на зелена светлина стават оранжевочервени, а на червена – зелени. Тези промени се свързват главно с изменения в синтезата на фикобилините. В много цианобактерии и червени водорасли е установено

обаче, че за адаптацията към вариращия спектрален състав на светлината значение имат и промените в количеството и състава на различните спектрални форми хлорофили *a* и *b*.

### **Нефотосинтетични пигменти**

За растителните организми светлината е източник не само на енергия, но и на информация, и в този случай тя има регулаторна функция. За да може светлината да оказва регулаторното си въздействие, растението трябва да „вижда“ и да „диференцира“ различните светлинни потоци, техния спектрален състав, като в крайна сметка *трансформира светлинния сигнал в биологичен отговор*. За тази цел растителният организъм разполага със специфични фоторецепторни пигменти, различни от пигментите на фотосинтезата:

**Фитохром** – фоторецептор главно на червената светлина,

**Криптохром** – фоторецептор на синята светлина.

Други фоторецептори в растенията на синята светлина са флавинови, каротиноиди, фототропини и някои порфирины.

### **Фитохромна пигментна система**

Най-важен фоторецептор на растенията е **фитохромът** – той е тяхната „зрителна система“. С негова помощ светлината контролира – пряко или косвено, повечето основни процеси от жизнената дейност на растителния организъм и преди всичко процесите на неговия растеж, диференциация, морфогенеза.

Ключов момент в историята на фитохрома има откритието, че ефектите на червената светлина (ЧС 650 – 680 nm) върху морфогенезата може да бъдат обърнати чрез следващо облъчване със светлина с по-голяма дължина на вълната (710 – 740 nm), наречена далечна червена светлина (ДЧС). Изследванията в това отношение са проведени с фотопериодичночувствителни растения и с покълващи на светло семена. Съвършено различни по своята проява морфогенетични ефекти (потискане растежа на стъблото на ечемик, за изправяне извивката на етиолиран прорастък от грах, за забавяне на стъбленото удължаване и за други процеси на деетиоляция) се контролират в растенията от една и съща фоторецепторна система. Тя е наречена фитохром (P) и съществува в две взаимнопревърщащи се форми – P<sub>660</sub> и P<sub>730</sub>. На тъмно се синтезира P<sub>730</sub>, физиологично неактивната форма. Под действието на червената светлина P<sub>730</sub> се превръща във физиологично активната P<sub>660</sub>, а под влиянието на далечната червена светлина P<sub>660</sub> се превръща обратно във формата P<sub>730</sub>.

Сигналът, индуциран от светлината, се подава от P<sub>730</sub> по сигнално трансдукционен път към промоторни области на гени, контролиращи фотоморфогенеза и други светлиннозависими биологични реакции.

За прехода P<sub>730</sub> във P<sub>660</sub> е достатъчно кратковременно осветяване с ЧС, а превръщането на P<sub>660</sub> в неактивна форма P<sub>730</sub> става (освен след осветяване с ДЧС) на тъмно, самопроизволно за 4 – 24 h, при това значителна част от него може и да се разруши.

Фитохромът се среща във всички растителни организми – висши растения, папрати, мъхове, зелени и червени водорасли, синтезира се в пластидите. Фитохромът представлява синьо-зелен цитозолен хромопротеин, предимно хидрофилен, който се състои от белтъчна и хромофорна част. Фитохромът поглъща светлина в *червената/далечната червена* и в *синята област* на светлинния спектър. В червената област на спектъра *максимумът на поглъщане* на P<sub>660</sub>-формата е около 660 nm, на P<sub>730</sub>-формата – около 730 nm.

### **Криптохром-фоторецептор на синята и ултравиолетовата светлина.**

Криптохроми се срещат навсякъде в растителното царство. Спектърът на действие на криптохрома показва два пика в диапазона на ултравиолетовата (320 – 400 nm) и един пик в синята област на видимия спектър (400 – 500 nm). Хромофорът (поглъщащата молекула) на криптохрома е флавин. Ефектът на криптохрома е в цялостната фотоморфогенеза-контрол на фотопериодизма при цъфтежа, инхибиране удължаването на стъблото, стимулиране удължаването на листата, регулиране на движението на хлоропластите в клетката.

### Обща характеристика

Тип Мешести обединява водни, предимно морски и по-рядко сладководни животни. Някои видове живеят поединично, а други образуват колонии. Представителите на типа се характеризират с радиална (лъчева) симетрия на тялото. При отделни видове (например корали) радиалната симетрия се измества към билатерална.

Мешестите се отличават с диплобластна организация, при която телесната стена е изградена от два диференцирани пласта: външен (ектодерма) и вътрешен (ендодерма). За разлика от Porifera, тези два ембрионални пласта не променят положението си в онтогенезата и са постоянни. Между двата слоя се намира опорна пластинка или слой от пихтиеста, желеподобна материя – мезоглея.

Нервната система е дифузна (мрежеста), като нервните клетки са разположени поединично в ектодермата и са свързани помежду си чрез тънки израстъци в мрежовидна структура.

Характерен белег за представителите на типа е наличието на специализирани копривни клетки – книдоцити (cnidocytes), откъдето идва и наименованието на типа (Cnidaria).

### Размножаване и развитие. Жизнени форми

Мешестите се размножават безполово и полово. Безполовото размножаване е чрез пъпкуване. Половото размножаване се осъществява чрез гамети, образувани в ектодермата.

Мешестите се срещат в две жизнени форми: прикрепени – полипи и свободно плуващи – медузи. При много видове се наблюдава метагенеза – закономерно редуване на двете жизнени форми в хода на индивидуалното им развитие. При други едната форма може да бъде редуцирана: при хидрите и коралите липсва стадий медуза, докато при някои сцифоидни полипният стадий е отпаднал.

Много мешести имат твърд скелет – варовит, разположен при някои в мезоглеята, а при други е външен или имат скелетна структура от органично вещество.

### Класификация

Мешестите включват около 13 000 вида, разпределени в четири основни класа: Hydrozoa, Scyphozoa, Anthozoa и Muxozoa.

#### Клас Hydrozoa (Хидрозои)

Класът обединява свободно плуващи и прикрепени животни, повечето от които са предимно морски представители. Към класа се отнасят около 3 000 вида. У нас са известни малък брой видове, някои от които са сладководни.

**Разред Hydroida** (Хидроидни). Разредът включва единични и колониални форми. Колониите имат силно развито полипно и медузно поколение. При единичните хидроидни съществува само една от двете жизнени форми.

**Подразред Hydrida. Род Hydra.** Видовете от този род се срещат в бавно течащи и застояли, сладки води. Просто устроени полипи с цилиндрична или вретеновидна форма с дължина до 1,5 см. На предния край, около устата са разположени 6 – 12 дълги пипала. На противоположния край се намира прикрепителния диск, с помощта на който животните се захващат към субстрата. Стените на тялото са изградени от ектодерма, ендодерма и тънка опорна пластинка – мезоглея. Стените заграждат пространство, наречено **гастрална празнина**. В нея се извършва извънклетъчното смилане. Гастралната празнина се свързва с външната среда посредством устния отвор. Освен приеждането на храна, през устния отвор се осъществява и изхвърлянето на неусвоените остатъци.

**Ектодермата** е изградена от различни по строеж и функция клетки. Най-многобройни са **епително-мускулните** клетки. Те изпълняват едновременно покривна и двигателна функция. Имат кубична или цилиндрична форма. Всяка клетка притежава миофибрилни израстъци, разположени успоредно на мезоглеята. Чрез тяхното съкращаване се осъществява движението на стените и цялото тяло. По този начин хидрите се скъсяват или удължават.

Между епително-мускулните клетки се намират недиференцирани, резервни клетки, наречени **интерстециални**. При необходимост те могат да се диференцират в копривни, полови и други видове клетки.

В ектодермата се намират поединично или на групи копривни клетки – незрели **книдобласти**, които се формират в зрели **книдоцити** – функционални, готови да отделят токсин. Всяка от тези клетки съдържа спирално завита нишка, разположена в капсула, която е изпълнена с парлива течност. На външната повърхност на клетката се намира тънък израстък – **книдоцил**, който е чувствителен на механични, химични и друг вид дразнения. С тези клетки хидрите се защитават. При допир на външно тяло до повърхността на животното, книдоцила се задейства и навигатата нишка се изстрелва заедно с парливата течност. Най-много книдобласти са съсредоточени в пипалата. Тук те образуват комплекси, означавани като батареи. Копривните клетки биват няколко вида: пенетранти (проникващи) – притежават капсула с нишка, която при дразнене се изхвърля, пробива нападнатото животно и вкарва в него парализираща течност; волвенти (обвиващи) – изхвърлят нишка, която се обвива около плячката; глутинанти – произвеждат лепкав секрет и изстрелват леплива нишка; стереолини – дребни, лепкави (глутинантни) структури, които имат опорна функция и помагат на хидрата да се прикрепя към субстрата; стрептолини – друг тип глутинанти, при които нишката се навива спираловидно.

Близо до опорната пластинка, в ектодермата, в основата на епително-мускулните клетки се намират **нервни клетки**. Те са малки звездовидни, биполярни, свързани чрез израстъците си в мрежовидна структура, обхващаща цялото тяло.

**Ендодермата** постила стените на гастралната празнина и продължава в пипалата на хидрите. Изградена е от ендодермални **хранително-мускулни клетки**, чиито миофибрилни израстъци са разположени перпендикулярно на надлъжната ос на тялото. Тези клетки са снабдени с един или два флагелума.

Между ендодермалните хранително-мускулни клетки се намират **жлезисти клетки** с голяма вакуола, без миофибрили и без флагелуми. Те отделят ферменти за смилане на храната и са разпределени равномерно по стените на гастралната празнина. Ферментите, които отделят жлезистите клетки започват смилането на храната още в гастралната празнина. Едновременно с извънклетъчното се осъществява и вътреклетъчно смилане. Ендодермалните хранително-мускулни клетки образуват псевдоподи, с които улавят хранителните частици и ги вкарват в цитоплазмата, където се образуват храносмилателни вакуоли. Несмлени остатъци се изхвърлят като отделни продукти в гастралната празнина и заедно с хитиновите и други неусвоени компоненти се изхвърлят през устния отвор във външната среда. Храната на хидрите е предимно от животински произход, включваща дребни сладководни животни – циклопси, дафнии, нематоци и др.

**Размножаване и развитие.** Хидрите се размножават безполово и полово. Единичните полипи са хермафродитни или разделнополови.

**Безполовото размножаване** се осъществява чрез пъпкуване. Младите индивиди обикновено се залагат в основата на майчиния организъм. Първоначално изглеждат като подутина, която нараства. След образуване на устния отвор и зачатъците на пипала около него, дъщерния индивид се отделя и заживява самостоятелно.

**Половото размножаване** се осъществява в края на лятото и началото на есента, чрез гамети, образувани в ектодермата от интерстециалните клетки. На местата, където тези клетки са струпани се образуват подутини на външната повърхност на полипа.

При хермафродитните видове половите жлези се разполагат в един индивид, като в горната част на тялото подутините имат конусовидна форма – семенници, с множество сперматозоиди. В долната част на тялото се образуват кълбовидни подутини – яйчници, в които се образуват от една до осем яйцеклетки. Сперматозоидите напускат тялото на полипа и достигат до яйцеклетките на други индивиди. Оплодените яйцеклетки започват да се делят и се обвиват в двуслойна обвивка. Те се отделят от яйчника и падат на дъното на водоема, където прекарват зимата. През пролетта от яйцето излиза малка хидра.

При разделнополовите яйцата и сперматозоидите се образуват в различни индивиди. Мъжките образуват семенници по цялата дължина на тялото, а женските образуват яйчници в близост до прикрепителния диск. Оплождането е както при хермафродитните видове.

**Типични представители.** Често срещани видове в стоящите, сладки води у нас са обикновената хидра (*Hydra vulgaris*) и зелената хидра (*Chlorohydra viridissima*). Зеленият цвят на последната се дължи на симбионтни водорасли (зоохлорели) от род *Symbiodinium* в ектодермата. В същия ареал се установява и кафявата хидра (*Hydra (Pelmatohydra) oligactis*), която се отличава с полупрозрачен кафяв цвят, дълги пипала и предпочитание към по-хладни и чисти води. Хидрата притежава силно изразена регенерационна способност и е един от удобните лабораторни обекти за изучаване на това явление.

**Морски хидроидни полипи. Колониални форми. Подразред Leptomedusa.** Населяват главно морета и бракични водоеми. Род *Obelia* – към този род се отнасят колониални хидроидни полипи, които имат добре развита полипна и медузна форма. Полипната форма образува прикрепени дървовидни колонии. Основата на ствола е прикрепена към субстрата, а върху страничните разклонения се намират структурите, формиращи колонията. Те се образуват чрез пъпкуване и се различават по строеж и функция. На крайните разклонения, отделните индивиди на колонията се наричат **хидранти**. Колониите се характеризират със своя полиморфизъм, като част от хидрантите са вегетативните индивиди на колонията, които имат пипала и изпълняват изхранваща функция, наричат се гастрозоиди. Други хидранти са силно модифицирани полипи, удължени, без пипала, снабдени с голям брой копривни клетки (нематоцити) и изпълняват защитна функция, наричат се нематофори. По строеж хидрантите са сходни с хидрите, но имат специфични особености – пипалата на хидрантите са плътни, в тях няма разклонения на гастралната празнина; гастралните им празнини са свързани чрез ствола на колонията. Отвън хидранта е обвит от чашковидна **хидротейка**. Колонията има обща обвивка от твърд пласт органично вещество – **перизарк**, който е отделен от ектодермата. Вътрешността на стъблото и разклоненията на колонията се нарича **ценозарк**. Освен хидранти в колонията на *Obelia* съществуват специализирани размножителни гонозоиди, наречени **бластостили**. Те са лишени от уста и пипала, тъй като основната им функция е генерирането на полови форми. Бластостилите имат цилиндрична форма и са обвити от **гонотейка** с отвор в свободния си край.

Чрез пъпкуване по дължината на бластостила се образуват хидромедузите. Хидромедузите са свободно плуващи медузи и са половите индивиди на колонията. Възрастните хидромедузи са малки, 2 – 3 мм в диаметър, разделнополови. Оформените медузи се откъсват от бластостила, излизат във външната среда и заживяват самостоятелно. Оплождането се извършва във водата. От оплодената яйцеклетка се образува ресничеста ларва – планула, която дава началото на нова полипна колония.

В Черно море се среща *Obelia geniculata*. Полупрозрачна, дървовидна колония, която достига височина до 15 см. Хидромедузата достига до 3 мм. Полипното поколение е прикрепено по водорасли или твърд субстрат.

**Разред Siphonophora** (Сифонофори). Топлолюбиви, морски колониални хидрозои със силно изразен полиморфизъм при половозрелите индивиди. Големината на сифонофорите варира от няколко сантиметра до 2 – 3 метра. При разпуснати пипала някои представители достигат дължина до 20 метра. Много от видовете притежават пневматофор – специален мехур, който е изпълнен с газ и регулира плаваемостта на колонията. Не се срещат в Черно море. *Physalia physalis* – среща се в Средиземно море и топлите тропически пелагиални зони на Атлантическия океан, Тихия океан и Индийския океан. Стъблото ѝ достига дължина около 1 м, а пипалата до 10 м. Видът се отличава с пневматофор, който е обагрен в яркочервен цвят. Копривните клетки отделят хипнотоксин с парализиращи свойства. Опасна е за човека.

### **Клас Scyphozoa** (Същински медузи, Сцифомедузи)

От този клас в света са известни около 300 вида, които са изключително морски представители. Развитие то преминава през полипно и медузно поколение, като полипното е силно редуцирано. Медузното поколение се нарича **сцифомедуза**. Медузите притежават дисковидно тяло, чиято горна изпъкнала част се дефинира като **умбрела** (чадърче). Външната повърхност е известна като **ексумбрела**, а долната – **субумбрела**. Ръбът на умбрелата е разделен на осем дяла, което

ги отличава от хидромедузите. Във връзка с дисковидната форма на тялото се наблюдава силно разрастване на мезоглеята и редуциране на гастралната празнина до система от канали, а по периферията на диска се образува специална ектодермална гънка – велум, която има значение при плуването. Медузите се придвижват, като периодично свиват и отпускат тялото си.

Широко разпространен вид в Черно море е *Aurelia aurita* (Ушата медуза). Цветът на ушата аурелия обикновено е млечнобял, понякога със синкав или розов оттенък. Диаметърът на умбрелата ѝ достига от 5 до 40 см. По ръба на умбрелата има голям брой тънки пипалца, между които се открояват осем **ропалии**. Те са видоизменени пипала и изпълняват осезателна функция – обонятелна, зрителна и равновесна.

В средата на субумбрелата се намира четириъгълен устен отвор, чиито ъгли се източват в четири устни пипала. Тези пипала са снабдени с копривни клетки и чрез тях медузата улавя плячката си.

След устата следва глътка, която води в обемист стомах с четири джобовидни разширения, разделени с прегради. Върху тези разширения се намират голям брой гастрални нишки, които отделят ферменти за смилане на храната. Гастралните нишки прозират през мезоглеята и се виждат като дъговидно извити нишки. От стомаха излизат 16 радиални канала, от които 8 са разклонени, а 8 – неразклонени, вливащи се в един общ периферен пръстеновиден канал, разположен по ръба на умбрелата. Вътрешната повърхност на радиалните канали е покрита с ресничести епителни клетки, осигуряващи непрекъснато движение на храната в тях. Смилането започва в стомаха, а всмукването – главно в радиалните канали. Медузата е хищник, храни се основно с нисши планктонни ракообразни.

**Размножаване и развитие.** *A. aurita* е разделнополов вид. Половите жлези се образуват в ендодермата и представляват четири подковообразно нагънати ленти. Те нямат канали и след узряване на половите продукти, стените на жлезата се разкъсват и от гастралната празнина напускат тялото. Оплождането се осъществява във водата. От оплоденото яйце се образува ресничеста ларва – **планула**. Тя плува известно време, след което се спуска на дъното на водоема и се превръща в полип. Полипът нараства и след появата на уста и четири пипала се превръща в **сцифостом**. По-късно пипалата закърняват, а тялото получава напречна сегментация. Явлението се нарича стробилация, а получената нова форма – **стробила**. Чрез стробилация сегментите се отделят и се превръщат в свободно живеещи, плуващи **ефири**, които постепенно се обособяват в медузи.

#### **Класификация и по-важни представители**

**Разред Semaestomeae** (Дискомедузи). Разредът обединява видове с дисковидна умбрела и множество пипала по периферията. Освен *Aurelia aurita* към този разред се отнася *Cyanea capillata* (*Cyanea arctica*) – Арктическа цианеа, разпространена по бреговете на северните части на Атлантическия и Тихия океан. Умбрелата на арктическата цианеа достига до 2 м в диаметър, а пипалата са събрани в 8 снопа и достигат до 30 метра.

**Разред Stauromedusae** (Прикрепани медузи). Живеят прикрепени върху скали, водорасли или други водни предмети. В разреда няма плуващи форми. *Lucernaria haeckeliana* – този вид е единственият представител на прикрепените медузи в Черно море. Тялото представлява звънце-видна чашка, чиято периферия е изтеглена в осем тънки дяла, носещи на върха си снопче пипала. В дъното на чашката, на къс манубриум е разположен устния отвор. Прикрепва се за субстрата чрез късо стълбче. Достига височина до 2 см, а океанските форми са до 4 см.

**Разред Rhizostomeae** (Кореноусти медузи). Видовете от този разред притежават силно изпъкнала умбрела, без пипала по периферния ръб. *Rhizostoma pulmo* (Ризостома) – често срещан вид в Черно море и по крайбрежията на Европа. Умбрелата е силно изпъкнала, полусферична. Има масивен манубриум, образуван от срастването на ръбовете на четирите раздвоени дяла. В средната част устните дялове са силно нагънати, а краищата им се източват в осем тръбовидни пипала, с които улавя храната си. Устата при възрастните е закърняла. Медузата достига до 50 см в диаметър.

Интерес представляват видовете *Carukia barnesi* и *Malo kingi* от клас **Cubozoa**, известни като **ируканджи** – малки, изключително отровни медузи, срещащи се във водите на Австралия и Индонезия. Тялото на медузите е с размери от 1,2 до 2,5 см, пипалата им достигат от 5 см до 1 м. Опасни за човека, след ужилване се появява т. нар. „**синдром на ируканджи**“.

## Клас Anthozoa (Корали)

Коралите са морски организми, които водят прикрепен начин на живот. Повечето образуват скелет от органично или неорганично вещество. В Черно море се срещат малък брой видове, от които най-широко разпространение има *Actinia equina* (Конска актиния), която не образува колонии. Кафеникаво-ръждив на цвят полип, с късо цилиндрично тяло, до 3 – 4 см в диаметър. С долния си край полипът се прикрепва за субстрата, а в средата на горния, свободен край се намира цепковидна уста, обкръжена от голям брой пипала, разположени в шест концентрични кръга. При по-едрите индивиди пипалата могат да достигнат до 200.

Стените на тялото са изградени от ектодерма, ендодерма и добре развита мезоглея. Мезоглеята е съставена от пихтиесто вещество, често с влакнеста структура. Под екто- и ендодермата се обособяват самостоятелни мускулни слоеве. Устата води в тръбовидна ектодермална глътка, която се отваря в гастралната празнина. Глътката е странично сплесната, като в двата ѝ края са разположени специални ресничести образувания – сифоноглифи. По тях преминава водата към вътрешността на тялото. Гастралната празнина е разделена от радиално разположени преградни стени, наречени септи. Септите са изградени от мезоглея и са покрити с ендодерма. Вътрешните краища на септите не достигат центъра, а висят свободно, наричат се непълни. В горния край септите срастват с глътката. Тези септи се наричат пълни и образуват изолирани една от друга камери. Свободните краища на септите са удебелени и нагънати, като образуват мезентериални нишки. Тези нишки имат важна роля при храносмилането и са снабдени с множество жлезисти и копривни клетки.

**Размножаване и развитие.** Коралите са разделнополови и се размножават безполово и полово. При единичните корали безполовото размножаване е чрез напречно или надлъжно делене, а при колониалните чрез пъпкуване, като дъщерните индивиди не напускат колонията и тя нараства.

Под ендодермата на септите се разполагат половите жлези. След оплождане зиготата се развива в планула, която след прикрепване за субстрата се преобразува в нов полип.

Колониалните корали образуват скелет, изграден от варовито или рогоподобно вещество. Варовитият скелет се развива в мезоглеята. При единичните корали скелет не се развива.

### Класификация и по-важни представители

**Подклас Octocorallia** (Осемлъчеви корали). Към този подклас се отнасят колониални форми, индивидите на които имат осем пипала и осем септи. Скелетните елементи се отлагат в мезоглеята.

**Разред Alcyonacea** (Кожести корали). Примитивни колониални корали, които не образуват плътен скелет. Скелетните елементи не са свързани, а са пръснати в мезоглеята. *Alcyonium acuale* – средиземноморски, ендемичен вид с височина от 15 до 20 см, с дребни полипи, разположени върху месесто тяло. В Средиземно море се среща и вида *Alcyonium palmatum*. В Черно море няма представители от този разред.

**Разред Gorgonaria** (Рогови корали). Дървовидни корали с варовит или рогов скелет. *Corallium rubrum* (Червен благороден корал) – красив корал с дървовидни разклонения и плътен, варовит осев скелет. Повърхността на колонията е покрита от мека, яркочервена кора, в която са разположени снежнобели полипи. Средиземноморски вид.

**Разред Pennatularia** (Морски пера). Колониални организми с централен, опорен рогов скелет и странични перовидни разклонения, по които се разполагат отделни полипи. *Pennatula rubra* (Червено морско перо) – колонията е с форма на перо, чиято централна ос представлява първичен полип. Закрепва се в пясъка чрез стълбче, а в горната му част, на страничните разклонения се разполагат голям брой дребни полипи. Коралът е с червеникав или розов цвят. Средиземноморски вид.

**Подклас Hexacorallia** (Шестлъчеви корали). Шестлъчевите корали притежават голям брой пипала и септи, кратни на шест. Скелета е варовит и се отлага към повърхността на тялото. Предимно колониални, но се срещат и единични представители. Някои от последните нямат скелет и могат да пълзят.

**Разред Actiniaria** (Актинии). Единични корали, без скелет. Освен *Actinia equina* към реда се отнася и *Actinotheroe clavata*. Среща се в Черно море.

**Разред Madreporaria** (Рифообразуващи, корали). С малки изключения, всички представители на разреда са колониални форми. Притежават варовит и плътен скелет. Някои видове образуват масивни, кръгли образувания, а други дървовидни колонии, достигащи до 2 – 3 м. Разпространени са в топлите тропическите морета, където се развиват масово и образуват рифове и коралови острови. Рифовете се образуват само в плитководните морски участъци, в близост до островите и континенталната суша, тъй като коралите се развиват на дълбочина до 50 м. Тези рифове, които се образуват в близост до брега се наричат брегови и могат да се видят при отлив на водата. Бариерните рифове са отдалечени от брега и се простират на огромни разстояния, достигайки дължина от стотици километри. Така например Големият бариерен риф, който се намира в Австралия, представлява сложна екосистема от коралови рифове и острови, простиращи се на над 2 300 км дължина. През 1981 г. ЮНЕСКО включва рифа в списъка на Световното наследство, признавайки го за обект с универсална стойност, който човечеството е длъжно да пази.

#### **Клас Muxozoa (Миксозои)**

Представителите на този клас са известни като миксозойни паразити в безгръбначни и водни гръбначни животни, предимно риби. Често срещан паразит по шарановите риби в Европа е *Muxobolus pseudodispar*.

### Обща характеристика на хордовите животни

Хордовите животни притежават общи морфологични и ембрионални белези, които ги характеризират и в същото време разграничават от безгръбначните животни. Фундаментални характеристики за всички хордови са наличието на **вътрешна опора (хорда – предшественик на гръбначен стълб)** и на разположена дорзално над нея **централизирана нервна система (нервна тръба – предшественик на централна нервна система, представена от главен мозък и гръбначен мозък)**. Върху тези два признака се изгражда организацията на всички останали системи. Отличителните белези на хордовите могат да бъдат разделени на *първостепенни* – характерни само за хордовите животни, и *второстепенни* – срещащи се и при някои безгръбначни. Не всички от тези признаци се проявяват при възрастните индивиди, много от тях се срещат само през ембрионалното развитие или в ларвните стадии. Основните първостепенни признаци са:

**1. Вътрешна опора на тялото – хорда или гръбначен стълб.** При безгръбначните животни, по правило, опората, когато е налична (кутикула, хитинова обвивка, черупка и др.), е външна (*екзоскелет*) и обхваща по-голямата част на тялото. За хордовите е характерна вътрешна опора (*ендоскелет*) на меките тъкани на тялото, под формата на гръбно разположен осев скелет, който при нисшите хордови е представен от хорда – *chorda dorsalis* (от латински език *chorda* – дебела струна; *dorsum* – гръб), или нотохорда – *notochorda* (от гръцки език *noton* – гръб). Двата термина – хорда и нотохорда – са синоними. Хордата лежи дорзално по надлъжната ос на тялото, над храносмилателния канал и под нервната тръба. Хордата съществува при всички хордови организми. При нисшите хордови и при някои череспни животни, като Безчелюстни (Agnatha), Целоглави (Holocerphali) и Двойнодишащи риби (Dipnoi), тя се запазва през целия живот като основна опора на тялото. При хрущялните и костните риби тя остава включена в прешлените на гръбначния стълб, а при всички останали по-висши класове изчезва след ембрионалното развитие, като функцията на вътрешна опора се поема изцяло от гръбначния стълб (*columna vertebralis*). Някои нисши хордови, като например опашнохордовите (Urochordata), развиват хорда само по време на ларвния си стадий, и то само в опашния дял, като я губят в зряла възраст.

Преимствата на вътрешната опора пред външната са: (1) позволява поддържането на по-голям размер на тялото – съвременните гръбначни животни са много по-едри от безгръбначните; (2) расте заедно с животното, поради което отпада нуждата от линейно – така отпада един рисков за оцеляването на индивида период; (3) осигурява по-ефективно движение и по-голяма гъвкавост чрез мускули, заловени директно за вътрешния скелет и подвижни стави, поради което движенията са по-координирани, а тялото не е „затворено“ в твърда обвивка; (4) по-сигурна защита на вътрешните органи – черепът, гръбначният стълб и гръдният кош защитават жизненоважни структури.

Ембрионално хордата произлиза от мезодермата. Тя има сходно устройство както при нисшите хордови, така и при гръбначните животни. Централно е изградена от редици големи, вакуолизирани клетки, обвити от *първично хордално влагалище*, богато на колагенови и еластични влакна, и *вторично скелетогенно влагалище*. Вакуолизираните клетки осигуряват вътрешно хидростатично налягане, което заедно с еластичната обвивка позволява на хордата да функционира като гъвкава, но стабилна осева опора, способна да противостои на компресия и огъване. В скелетогенното влагалище при висшите хордови се отлага хрущялно или костно вещество, което формира прешлените на гръбначния стълб.

**2. Дорзална нервна тръба или централна нервна система.** За разлика от безгръбначните животни, при които нервната система е коремно разположена, дифузна, съставена от нервни ганглии или кордони, свързани помежду си, при хордовите животни тя е разположена гръбно и има тръбесто устройство с нервен канал (*neurocoel*). Тази тръбеста нервна система е разположена над хордата и има ектодермален произход. При опашнохордовите нервна тръба има само в ларвния стадий, а във възрастно състояние тя се редуцира до нервни ганглии. При безчерепните (Acrania) тя остава трайно във възрастно състояние. При висшите хордови по време на ембрионалното

развитие предната част на нервната тръба се разширява и сегментира, давайки началото на първичните мозъчни мехури, а впоследствие на отделите на главния мозък, а задната ѝ част се удължава и формира гръбначния мозък, съхранен в невралния канал на гръбначния стълб. В резултат на тези морфогенетични и хистогенетични процеси нервната тръба се превръща в централна нервна система, която осигурява интеграцията, координацията и регулацията на всички функции на организма. Преимуществото на тръбестата структура на нервната система е, че дава предпоставка за развитието на многоделен, добре развит диференциран мозък (главен и гръбначен), който да взаимодейства със сложни сензорни органи.

**3. Дихателни органи (хриле или бели дробове), образувани от хрилните цепнатини на глътката на храносмилателната система (фаринкс с отвори).** Докато при безгръбначните животни дихателните органи (хриле, трахеи, бели дробове) имат ектодермален произход, при хордовите животни хрилете и белите дробове имат ендодермален произход и водят началото си от общо образуване с отвори, наречено глътка (*pharynx*), което изпълнява едновременно дихателна и храносмилателна функция. Такъв фаринкс с отвори функционира при нисшите хордови (Опашнохордови и Безчерепни). При висшите хордови по време на ембрионалното развитие от двете страни на глътката се образуват различен брой цепнатини или отвори – стигми, които разрастват във фарингеални джобчета, достигат до ектодермата и се отварят на повърхността на тялото. В тази форма са хрилете при кръглоустите. При хрущялните и костните риби тези отвори се усложняват чрез разделянето с междухрилни прегради – септи, върху които са разположени богато кръвоснабдените хрилни ламели. При сухоземните гръбначни животни развитието на фарингеалните джобчета спира през ембрионалното развитие, като се развива само последната двойка, която се разраства, образува мехурчета, които навлизат в телесната празнина и образуват белите дробове. Така произхода на хрилете и белите дробове е тясно свързан с храносмилателната система. Преимущества на този тип дихателна система при нисшите хордови са: (1) глътката изпълнява двойна функция – храносмилателна и дихателна; (2) по-ефикасно доставяне на кислород в тялото.

**4. Вентрално сърце.** Местоположението на сърцето при безгръбначните животни (където то е налично) е винаги гръбно, докато при хордовите животни то е разположено на коремната страна на тялото – под хордата и храносмилателния канал. Хордовите имат **затворена кръвоносна система** (с изключение на Полухордови и Опашнохордови) – кръвта се придвижва по съдове със собствени стени, докато при повечето безгръбначни тя е отворена – кръвта се излива в телесните кухини (лакуни или синуси), където директно облива тъканите и органите, преди да се върне обратно в сърцето. Предимствата на затворената кръвоносна система с многоделно сърце са: (1) бърз и ефективен транспорт на кислород и хранителни вещества чрез съдове под високо налягане; (2) прецизна регулация на кръвоснабдяването – чрез вазоконстрикция и вазодилатация на съдовете се позволява селективно разпределение на кръвта според моментните нужди на организма; (3) усложняването до четириделно сърце позволява ефективно разделяне на кръвта в самостоятелни потоци на артериална (богата на кислород) и венозна кръв (бедна на кислород) и поддържането на постоянна телесна температура. Тези особености създават условия за интензивния метаболизъм, активния начин на живот и сложната организация на гръбначните животни.

**5. Ендостил** – структура (бразда) във фаринкса от ресничести и жлезисти клетки, които филтрират хранителните частици при опашнохордовите (*Urochordata*) и безчерепните (*Acrania*). Секретира слюз, която улавя хранителните частици, попадащи с преминаващата през фаринкса вода, и ги придвижва към хранопровода. Някои клетки на ендостила секретират йодсъдържащи протеини – хомолози на йодсъдържащите хормони на щитовидната жлеза при висшите хордови. При кръглоустите ендостилът се трансформира в щитовидна жлеза. Ето защо ендостилът се разглежда като първичен ембрионален или функционален белег на хордовите, свидетелстващ за общ произход и за еволюционния преход от филтриращ начин на хранене към ендокринна регулация при гръбначните.

**6. Постанална опашка.** Опашката е характерно образуване за хордовите животни и представлява **постанално образуване с вътрешна опора** – хорда или гръбначен стълб, което продължава след аналния отвор. Всички хордови (без възрастните опашнохордови) имат постанална опашка, докато такава липсва при безгръбначните животни. Преимуществата на опашката при хордовите е в множествената ѝ функция – двигателна, балансираща, поведенческа, защитна и др.

**7. Мускулни сегменти – миомери.** Представяват V-образни мускулни сегменти, разделени от съединително тъканни прослойки *миосепти*, които се появяват за първи път при ланцетниците и останалите безчерепни (Acrania). Тези сегменти са подредени последователно, с острата си част напред, и осигуряват вълнообразно движение на тялото, адаптирано към водната среда. Имат мезодермален произход. При повечето риби те увеличават площта си и стават W-образни. При четирикраките (Tetrapoda) по време на ембрионалното развитие се прегрупират в сложни диференцирани скелетни мускули. При хордовите животни гръбната мускулатура е по-добре развита от коремната, за разлика от много безгръбначни, при които доминира коремната рехава мускулатура. Поради ранната си поява, универсалното си разпространение при нисши и висши хордови и фундаменталната им роля за предвиждането на тялото, миомерите се приемат като първичен структурен признак на хордовите животни.

Освен изброените седем първостепенни белега на хордовите, съществуват и **второстепенни белези**, които, освен при тази група, се наблюдават и при някои, обикновено близкородствени до хордовите, безгръбначни. Основните второстепенни белези са пет:

**Двустранна (билатерална) симетрия** – характерна за всички хордови (с изключение на опашнохордовите), среща се и при много безгръбначни (червеи, членестоноги, някои мекотели и др.). За нея е характерно, че през тялото може да се прекара само една равнина на симетрия, която го разделя на две симетрични огледални половини.

**Трипластно устройство** – тъканите и органите се развиват от три зародишни пласта – *ендодерма, мезодерма и ектодерма*, общ признак с по-висшите многоклетъчни безгръбначни.

**Същинска телесна празнина (целом).** При нормалната организация отвън – навътре би следвало зародишните пластове да следват поредността ектодерма (външен слой), мезодерма (среден слой) и ендодерма (вътрешен слой). Така някои кухини при хордовите са покрити с ендодерма и са наречени *несъщинска телесна празнина* или *атриална празнина*. Други кухини обаче поради вгъването на слоевете отвътре са напълно обградени от мезодерма и формират пространство, изпълнено с течност, което се нарича *същинска (вторична) телесна празнина* или *целом*. В целома при хордовите животни се разполагат вътрешните органи. Той разделя храносмилателния канал от телесната обвивка и дава възможност на вътрешните органи да нарастват и да се „движат“, независимо от телесната стена. При някои групи безгръбначни животни (прешленести червеи, мекотели, членестоноги, бодлокожи) освен първична, се наблюдава също вторична телесна празнина. При бозайниците перикардиалната, перитонеалната и плевралната празнини се формират от тази телесна празнина.

**Вторична уста.** По време на ембрионалното развитие, при фаза гаструлация, в предната част на тялото се бразува **първична уста (blastoporus)**. При повечето безгръбначни развитието спира дотук (Първичноустни), но при някои групи безгръбначни (бодлокожи, погонофори, четинкочелюстни) и всички хордови бластопорусът се обособява като заден анален край на храносмилателната система, а на обратната част на тялото се развива същинска уста, която превръща тази част в предна страна. Така изброените групи безгръбначни и всички хордови животни са **Вторичноустни** (устата им има вторичен произход).

**Метамерия** – наличие на линейно повтарящи се сходни по структура телесни сегменти, обикновено от екто- и мезодермален произход, които изпълняват специални функции. Метамерността е много важна от биологична гледна точка, тъй като осигурява активно координирано движение и позволява модулно развитие и специализация на части от тялото. При безгръбначните метамерността е широко застъпена в разположението на основните системи при членестоногите и много от червеите, където тялото е сегментирано. Метамерията при хордовите се наблюдава при разположението на мускулните сегменти (миомери) на ланцетника и рибите, скелетните елементи (прешлени, ребра), разположението на кръвоносни съдове и нерви, отделителните органи (нефридиите) и др.

#### **Класификация на хордовите животни**

Възгледите на съвременните зоолози за систематиката на хордовите в някои отношения се различават. Според едно от по-широко разпространените схващания, въз основа на степента на организация и морфологичните им особености, хордовите се разделят на два типа, няколко основни подтипа и съответните класове:

#### **Тип Полухордови животни (Hemichordata)**

Клас Чревнодишащи (Enteropneusta)

Клас Перестохрили (Pterobranchia)

**Тип Хордови животни (Chordata)**

Подтип Безчерепни (Acrania)

Клас Главохордови (Cephalochordata)

Подтип Опашнохордови или Туникати (Urochordata s. Tunicata)

Клас Асцидии (Ascidiacea)

Клас Салпи (Thaliacea)

Клас Личинкови (Appendicularia s. Larvacea)

Подтип Черепни или Гръбначни животни (Craniota s. Vertebrata)

**Надклас Безчелюстни или Кръглоусти (Agnatha s. Cyclostomata)**

Клас Миноги (Petromyzontia s. Petromyzontida)

Клас Миксини (Muxinoidea s. Muxini)

**Инфратип Челюстни (Gnathostomata)**

**Надклас Риби (Pisces)**

Клас Хрущялни риби (Chondrichthyes)

Клас Костни риби (Osteichthyes)

**Надклас Четирикраки (Tetrapoda)**

Клас Земноводни (Amphibia)

Клас Влечуги (Reptilia)

Клас Птици (Aves)

Клас Бозайници (Mammalia)

Представителите на Подтиповете Acrania (Безчерепни) и Urochordata (Опашнохордови) са известни още и под общото име *низши хордови*, а на Подтип Черепни (Craniota) – като *висши хордови*. Висшите хордови имат по-съвършена организация, обитават всички основни жизнени среди и се отличават с голямо видово разнообразие. Около половината от видовете (~ 49%) са риби, ~ 17% се падат на птиците, ~ 13% на влечугите, ~ 9% на бозайниците, ~ 8% на земноводните и едва ~ 4% на нисшите хордови.

**Излизане на сушата и адаптации за сухоземен начин на живот**

**Екологичните предпоставки** за излизането на гръбначните животни на сушата са много. Девон е период, през който започва рязко образуване на суша, а средната температура на повърхността на водата е около 30° С. Заради оптималните условия, водните басейни са били пренаселени с разнообразни видове риби, които са се конкурирали за храна. Сушата е предоставяла нови хранителни ресурси и пространство. Поради редуване на периоди с обилни валежи и периоди на засушаване, земната повърхност бива заселена с васкуларни растения (папрати, плауни, хвощове, покритосеменни и голосеменни растения), формиращи обширни гори. За разлика от водната, сухоземната среда е предоставяла обилна хранителна база с ниско ниво на конкуренция и много по-разнообразни места за живеене и укритие. Това предопределя и основните фактори, допринесли за прехода от водна към сухоземна среда, които могат да се обобщят като периодично пресъхване на водоеми през Късния девон (преди ~370 млн. г.), недостиг на кислород във водата, търсене на нови източници на храна и избягване на конкуренцията в „пренаселените“ водни басейни. Това обуславя и прехода към сушата, където има изобилие от храна (членестоноги) и липсват сухоземни хищници в ранните етапи. Произходът на четирикраките е тясно свързан с еволюцията на костните риби (клас Osteichthyes), по-специално с групата на ръкоперките (Sarcopterygii). Тези риби имат месести, мускулести перки с вътрешен скелет, които представляват еволюционна основа за развитието на крайниците. С откриването на *Tiktaalik roseae* – междинна форма, съчетаваща анатомични белези на рибите и на първите четирикраки, се предоставя пряко палеонтологично доказателство за произхода на четирикраките от ръкоперките и за прехода от воден към сухоземен начин на живот.

**Адаптации за сухоземен начин на живот.** Преминването от водна към сухоземна среда представлява един от най-съществените еволюционни преходи в историята на хордовите животни, съпроводен с комплекс от морфологични, физиологични и функционални адаптации, насочени към преодоляване на гравитацията, дишане на атмосферен въздух, ефективно придвижване и размножаване на сушата, предотвратяване на загубите на вода от тялото:

– *Развиват се чифтни крайници с пръсти*, които осигуряват стабилна опора на тялото и ефективно придвижване срещу силата на земното притегляне. Предните крайници са съставени

от кости на пръстите (*phalanges digitorum manus*), киткови кости (*carpus*), лъчева (*radius*) и лакътна кост (*ulna*), и раменна кост (*humerus*), а задните крайници – от кости на пръстите (*phalanges digitorum pedis*), кости на ходилото (*tarsus*), малък (*fibula*) и голям пищял (*tibia*) и бедрена кост (*femur*). Обикновено пръстите са пет. При земноводните крайниците са ориентирани перпендикулярно на оста на тялото, докато при амниотите те се завъртат към тялото и надлъжната им ос лежи успоредно на основната.

– **Здрав ендоскелет.** Опорно-двигателната система претърпява фундаментални промени. Хордата постепенно се заменя от добре развит гръбначен стълб, способен да поема механични натоварвания на сушата. Гръбначният стълб постепенно се диференцира на отдели (шиен, гръден, поясен, кръстен, опашен) за стабилна опора на крайниците.

– **Подвижен врат и раменен пояс, отделени от черепа.** Позволяват подвижност на главата, независима от тялото при първите четирикраки, докато техните предшественици са имали раменен пояс, прикрепен директно към черепа. Тази подвижност се осъществява чрез специализацията на първите два шийни прешлена – атлас (*atlas*) и аксис (*axis*). Атласът осигурява движение на черепа във вертикална посока, а аксисът, познат още като епистрофей – ротация на главата, което значително разширява зрителното поле и ориентацията в пространството.

– **Дишане с бели дробове.** Дихателната система се трансформира чрез преминаване от хрилно към белодробно дишане. Белите дробове осигуряват голяма дихателна повърхност и ефективен газообмен на атмосферния въздух.

– **Два кръга на кръвообращение.** След появата на белия дроб кръвоносната система на четирикраките се усложнява и еволюира към по-добро разделяне на артериалната и венозната кръв, както и от двуделно сърце при рибите към *три-* и *четириделно сърце* при четирикраките. Тези промени осигуряват по-ефективно снабдяване на тъканите с кислород, необходимо за живот на сушата и позволяват поддържането на *постоянна телесна температура*.

– **Амниотично развитие и вътрешно оплождане.** Размножаването първоначално е зависило от водата (земноводни), но появата на *амниотично яйце* при влечугите, позволява пълна независимост от водната среда. Появата на *амниона* (торбичка, изпълнена с амниотична течност) създава самостоятелна водна среда за развитие извън водния басейн на ембриона, който диша чрез *хорион* (ципата под черупката) и отделя непотребните вещества от метаболизма чрез *алантоис*. Амниотичното яйце притежава голямо количество жълтък, който осигурява пълното развитие на индивида без ларвен стадий. Черупката осигурява механична защита и позволява газообмен. Успешното размножаване на амниотите в сухоземна среда се гарантира от **вътрешно оплождане**, чрез копулационен орган при мъжките, при което се осигурява максимална защита на гаметите. Усъвършенствана репродуктивна стратегия се постига с **живораждането** – по-добра защита на ембриона от околната среда и хищниците, и пълен физиологичен контрол от страна на майката при осигуряване на хранителни вещества, кислород и терморегулация.

– **Вроговяване на кожата, предотвратяващо изпаряването на вода.** Кожата се уплътнява и образува защитни структури (рогов слой, люспи, пера или косми), които предпазват организма от изсушаване и механични увреждания. Тези изменения са тясно свързани с поддържането на вътрешната хомеостаза.

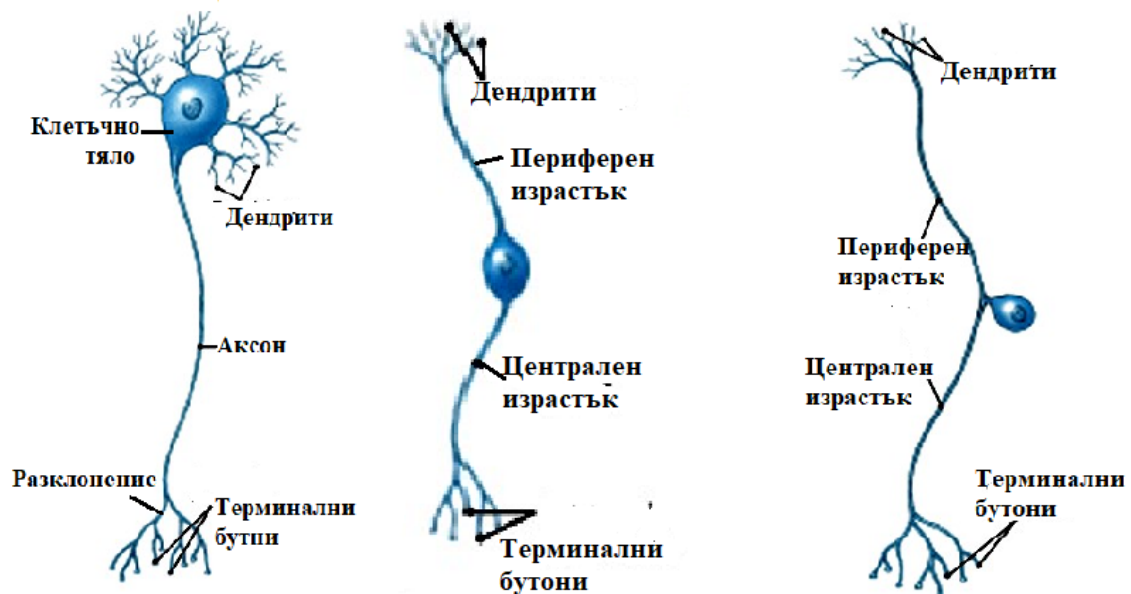
– **По-ефективна отделителна система.** При сухоземните гръбначни се наблюдава преминаване от *мезонефрос* (функционален при водни и ранни наземни форми) към *метанефрос* – по-сложно устроен бъбрек, способен по-ефективно да регулира водно-солевия баланс. Това позволява значително ограничаване на загубата на вода и е решаващо за живот извън водната среда.

– **Постепенно развитие на сегментиран мозък и на мозъчна кора от сиво мозъчно вещество за прецизна обработка на информация и сложни поведенчески способности.** Еволюцията на **сетивните органи** е свързана с адаптация на слуха за възприемане на въздушни звукови вълни (поява на *средно ухо* при земноводните и на *външно ухо* със слухов канал при влечугите) и приспособяване на очите за възприемане на светлината във въздушна среда. Обонянието става ключово за ориентация и поведение на сушата.

Съвкупността от изброените адаптации осигурява на сухоземните хордови животни структурна стабилност, физиологична ефективност и висока екологична пластичност. Тези ключови еволюционни промени обуславят успешното завладяване на сушата и изключителното разнообразие на съвременните сухоземни гръбначни.

Нервната система осъществява връзката на организма със средата и го адаптира към непрекъснато изменящите се условия в нея. Тя пуска в ход и регулира дейността на органите и системите, и осигурява функционалното единство на организма. Подялбата на нервната система (НС) се извършва по два принципа: топографски и функционален. Според топографския принцип НС е **централна**, чиито структури са разположени в черепната кухина и гръбначния канал (главен и гръбначен мозък) и **периферна**, чиито структури са извън тези кухини (периферни нерви, възли и рецептори). Според функционалния принцип НС е **соматична**, която осъществява връзката на организма с околната среда и осигурява инервацията на скелетните мускули и **вегетативна**, която регулира и координира дейността на вътрешните органи, кръвоносните съдове и жлезите. Основната тъкан, която изгражда структурите на нервната система е нервната тъкан. Тя се състои от два основни клетъчни типа: високоспециализирани функционални клетки (неврони) и клетки с поддържаща функция (глиални клетки). Невроните са способни да възприемат дразненията от външната или вътрешната среда на тялото, да се възбудят и да провеждат нервни импулси, а глиалните клетки (невроглия) имат опорна, трофична, защитна и секреторни функции. **Невронтът** е основна морфологична и функционална структура на нервната тъкан (Фигура 1). Притежава клетъчно *тяло* (сoma, перикарион); къси, разклонени в близост до тялото израстъци – *дендрити* и дълъг израстък, наречен *аксон* или неврит. Тялото съдържа основната част от цитоплазмата, ядрото и клетъчните органели. Нервният импулс се пренася от дендритите към перикариона и от него към аксона.

**Фигура 1. Устройство на неврон. Видове неврони.**



**Мултиполарен неврон    Биполарен неврон    Псевдоуниполарен неврон**

По-голямата част от аксоните са покрити с миелинова обвивка, която се образува от клетъчната мембрана на един вид невроглиални клетки – Шванови клетки (в ПНС) и олигодендроти (в ЦНС). На места миелиновата покривка се прекъсва – т.нар. *прищъпвания на Ранвие*. Миелинът е мастно-белтъчно вещество, което придава белезникав цвят на аксона. Действа като електрически изолатор, предотвратявайки разсейването на импулсите и позволявайки им да „ска-

чат“ между прекъсванията на Ранвие. Миелиновата обвивка е свързана с провеждане на възбудането. Колкото е по-дебела, толкова по-голяма е скоростта на провеждане. Аксоните в края се разклоняват и завършват с окончания, наречени *терминални бутони*. Невронът има свойства на секреторна клетка. В перикариона се синтезират химични вещества (медиатори или невротрансмитери), които се пренасят до терминалните бутони и имат голямо значение при предаване на нервния импулс от един неврон на друг.

**Видове неврони.** Класификацията на невроните може да се направи по различни критерии:

1. Според скоростта на провеждане: **А** неврони – богато миелинизирани, провеждат с най-голяма скорост. **В** неврони – слабо миелинизирани, провеждат с по-малка скорост. **С** неврони – немиелинизирани, провеждат с най-малка скорост.

2. Според големината на перикариона: клетъчното тяло варира в широки граници – от 3 – 4  $\mu\text{m}$  до 120  $\mu\text{m}$  и в зависимост от това невроните се делят на – гигантски, големи, средни, малки и много малки.

3. Според формата на клетъчното тяло: звездовидни, пирамидни, крушовидни, вретеновидни, овални и пр.

4. Според броя на израстъците: *многополюсни* (мултиполарни) – имат много дендрити и един аксон и са най-много в нервната система; *двуполюсни* (биполарни) – имат два израстъка, изхождащи от двата полюса на тялото. Единият (по-къс) израстък, е централен и е насочен към структурите на ЦНС, а другият (по-дълъг), е периферен, достигащ до рецептори, разположени в различни части на тялото; *псевдоеднополюсни* (псевдоуниполарни) – имат един къс израстък, който Т-образно се разделя на два противоположни клона (периферен и централен).

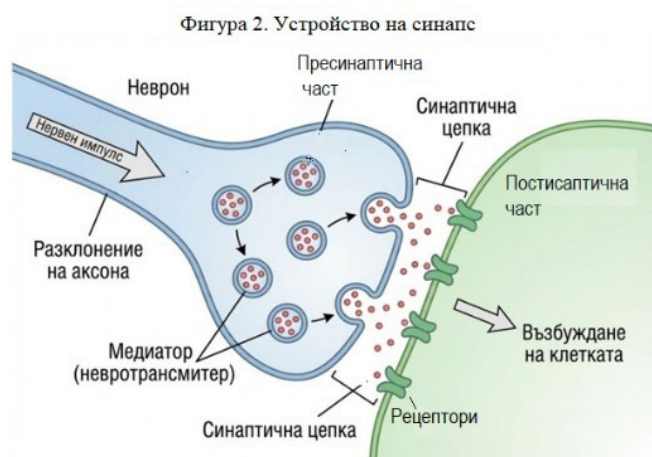
5. Според функциите невроните биват: сетивни, двигателни и междинни (интерневрони).

6. Според посоката на провеждане на нервните импулси – аферентни (пренасят импулси от периферията към мозъка), еферентни (пренасят импулси от мозъка към периферията) и асоциативни (свързват аферентните с еферентните неврони).

Невроните се свързват помежду си чрез **синапси** (Фигура 2). Те представляват специализирани контакти между две нервни клетки или между нервна и ефекторна клетка (мускулна или жлезиста), чрез които става предаване на нервния импулс. Синапсът има три части: 1. *пресинаптична част* – това най-често е крайното окончание на аксона (мембраната на терминалния бутон). Тази част е разширена и съдържа множество митохондрии и малки мехурчета (везикули) с определено химическо вещество (медиатор). 2. *постсинаптична част* – това е мембраната на следващия неврон. На нея се разполагат рецептори (протеини), които могат специфично да се свържат с медиатора. 3. *синаптична цепка* – пространството между двете части, което е широко около 20 nm. Когато нервният импулс достигне пресинаптичната част, медиаторът се отделя от везикулите, дифундира в синаптичната цепка и се свързва с рецепторите на постсинаптичната част. В резултат на това настъпва деполаризация (възбуждане) или хиперполяризация (задържане) на постсинаптичната мембрана в зависимост от характера на медиатора. Според контактуващите части на невроните синапсите биват: *аксо-соматични*, *аксо-дендритни*, *аксо-аксонални* и *дендро-дендритни*.

В ЦНС нервната тъкан е организирана в сиво и бяло мозъчно вещество. **Сивото вещество** (substantia grisea) е изградено от телата на невроните, дендритите, невроглия и кръвоносни съдове. **Бялото вещество** (substantia alba) е изградено от аксоните на невроните, невроглия и кръвоносни съдове. Аксоните в бялото вещество се групират и образуват добре оформени снопчета.

**Произход.** НС произлиза от ектодермата. По гръбната страна на зародиша се появява нервна пластинка (плочка), която към края на първия месец се превръща в нервна тръба. Предният край на тръбата задебелява и от него се обособяват три мозъчни мехурчета (предно, средно и



задно), от които по-късно се развиват частите на главния мозък. От задния край на тръбата се оформя гръбначния мозък.

### Краен мозък – външно описание на хемисферите и вътрешен строеж

Крайният мозък (telencephalon) се развива от предното мозъчно мехурче във връзка с обонянието, инстинктивното и съзнателно поведение на човека. Той е най-голямата част на главовия мозък и представлява 80% от масата му. Нарича се още голям мозък (cerebrum). Изграден е от две **полукълба** (хемисфери), разделени едно от друго с надлъжна цепка, в дъното на която се намира бяло образуване, наречено **мазолесто тяло** (corpus callosum). То е съставено от миелинови нервни влакна, преминаващи от едната в другата хемисфера. Полукълбото има овална издължена форма с *три повърхности*: горновъншна (изпъкнала), медиална (плоска) и долна. По повърхността на полукълбото преминават множество бразди (sulci cerebri), които ограничават мозъчни гънки или извивки (gyri cerebri). От три основни бразди (*централна, латерална и теменно-тилна*), полукълбото се разделя на **четири дяла**: *челен* (lobus frontalis), *теменен* (lobus parietalis), *тилен* (lobus occipitalis) и *слепоочен* (lobus temporalis). Във всеки дял се намират бразди от втори порядък, които ограничават съответни мозъчни извивки (фигура 3). По-важни извивки на полукълбото са: По **горно-външната повърхност** в **челния дял** – предцентрална гънка (*гирус прецентралис*) и три челни гънки (*гирус фронталис супериор, гирус фронталис медиус, гирус фронталис инфериор*); в **темения дял** – задцентрална гънка (*гирус постцентралис*) и две теменни делчета – горно и долно (*лобулус париеталис супериор и лобулулус париеталис инфериор*); в **слепоочния дял** – три хоризонтални слепоочни гънки (*гирус темпоралис супериор, гирус темпоралис медиус, гирус темпоралис инфериор*); в **тиления дял** – няколко тилни гънки (*гири оксипиталис*). По **медиалната повърхност** – поясна гънка (*гирус цингули*), клин (*кунеус*), предклиние (*прекунеус*), парацентрално делче (*лобулулус парацентралис*). По **долната повърхност** – права гънка (*гирус ректус*), орбитални гънки (*гири орбиталис*), парахипокампова гънка (*гирус парахипокампалис*).

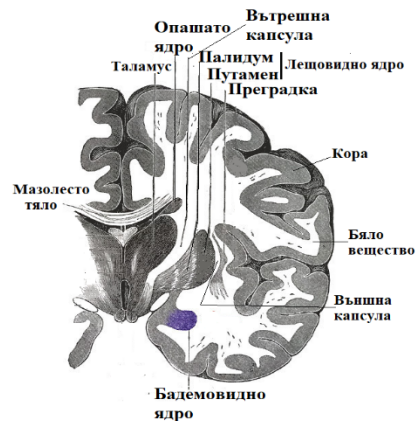
Всяко полукълбо се състои от части, с различна филогенетична възраст: *мозъчна кора, бяло мозъчно вещество, базални ядра, странично мозъчно стомахче, обонятелен мозък, лимбична система*. **Мозъчната кора** (cortex cerebri) е най-силно развита и покрива останалите части като плащ. Във филогенетично отношение тя е най-младото образуване на нервната система (неенцефална част). **Бялото вещество** (substantia alba) също е неенцефална част. Изградено е от нервни влакна, невроглия и кръвоносни съдове. Според посоката си нервните влакна са три вида:

- 1) **асоциативни** – свързват части на едно и също полукълбо. Те биват *къси*, свързващи съседни извивки и *дълги*, свързващи различните дялове на полукълбото;
- 2) **комисурални влакна** – свързват симетрични части от двете полукълба, влизайки в състава предимно на мазолестото тяло;
- 3) **проеекционни влакна** – свързват кората на хемисферите с други части на главовия мозък и с гръбначния мозък. Съобразно посоката, в която провеждат влакната биват *низходящи*-двигателни, достигащи до по-ниско стоящи части на ЦНС и *възходящи* – сетивни, идващи от други части на мозъка до кората. **Базалните ядра** на хемисферите представляват струпвания от сиво вещество (видими при срез) в основата на полукълбата,

Фигура 3. Бразди и гънки на хемисферите



Фигура 4. Базални ядра на хемисферите



сред бялото вещество (фигура 4). Към базалните ядра спадат: *о п а ш а т о я д р о* (nucleus caudatus) – има форма на запетая и дължина около 7 см. Притежава широка предна част – глава и дълга опашка, която се извива върху таламуса от междинния мозък; *л е щ о в и д н о я д р о* (nucleus lentiformis) – разполага се латерално от опашатото ядро, като се отделя от него чрез слой бяло вещество (*вътрешна капсула*). Има форма на двойно-изпъкнала леща. Състои се от външна, по-тъмна част – *черупка* (путамен) и вътрешна, по-светла част – *бледо тяло* (палидум). Опашатото и лещовидното ядро, заедно с разположеното по между им бяло вещество формират т.нар. *ивичесто тяло* (corpus striatum). Двете ядра функционират в тясно взаимодействие с коровите двигателни зони и до голяма степен са отговорни за двигателния контрол на тялото. Имат ключово участие в екстрапирамидната система, осигурявайки плавност, прецизност и координация на произволните движения, както и в регулиране на мускулния тонус. Увреждането на различни части от ядрата предизвиква сложни нарушения в регулацията на движенията – т.нар. паркинсонов синдром (тремор, масковидно лице, скованост на мускулите и др.); *п р е г р а д к а т а* (claustrum) представлява вертикална нагъната сива пластинка, с дебелина 1 – 2 мм, разположена в страни от лещовидното ядро. От него се отделя чрез тънък слой бяло вещество (външна капсула); *б а д е м о в и д н о т о я д р о* (corpus amigdaloidium) е сива маса, намираща се в дълбочина на бялото вещество в слепоочния дял. То е основна част на лимбичната система. **Страничното мозъчно стомахче** (ventriculus lateralis) е чифтна кухня, разположена във вътрешността на съответната хемисфера (лява и дясна) и е остатък от ембрионалното предно мозъчно мехурче. Състои се от четири части, разположени в различните дялове на хемисферата: *централна част* – в теменния дял; *преден рог* – в челния дял; *заден рог* – в тилния дял; *долен рог* – в слепоочния дял. Във вътрешността на стомахчето има съдов сплит, отделящ цереброспинална течност (ликвор). Чрез отвора на Монро предният рог се свързва с кухнята на третото мозъчно стомахче в междинния мозък. **Обонятелният мозък** е свързан с приемане и анализиране на обонятелната информация. Това е филогенетично най-старата част на полукулбото, която у човека е сравнително слабо развита.

Има два дяла – периферен и централен. П е р и ф е р н и я т дял включва няколко, свързани едно с друго, образувания: *обонятелна луковица*, *обонятелен път*, *обонятелен триъгълник*, *обонятелно поле*. Структурите залягат по долната повърхност на челния дял. Те приемат и обработва първичната информация за миризмите, разграничавайки различните аромати. След това предават данните към централния дял на мозъка за по-нататъшна интерпретация. Към Ц е н т р а л н и я т дял се отнасят главно: *извивка на морския кон* (gyrus hippocampus) – особена гънка на кората, вградена (втлачена) в долния рог на страничното стомахче и изолирана с бяло вещество; *бадемвидно ядро* (амигдала). Хипокамът участва в запамяването на миризмите, а амигдалата добавя емоционален заряд, правейки спомените за различните аромати емоционално наситени. Обонятелният мозък има много връзки с лимбичната система, като някои от неговите структури са част от тази система. **Лимбичната система** включва мозъчни структури, разположени около мазолестото тяло. Тя отговаря за емоционалното състояние, настроенятия, паметта, инстинктите и обонянето. Морфологично към нея се отнасят едни от най-старите образувания на к о р а т а: *извивка на морския кон* (хипокам) – има основна роля при обучение и памет – формиране на краткосрочна памет и нейното преминаване в дългосрочна; *поясна гънка*, *парахипокампова гънка*, *зъбчата гънка* – ключови корови структури, свързани с внимание, пространствено възприемане и формиране на спомени. Освен корови гънки към лимбичната система се отнасят и редица я д р а: *бадемвидното ядро* – обработва емоции като страх и гняв, участва в емоционалната памет и формиране на реакции "борба или бягство"; някои *ядра на междинния мозък* (сисовидни телца, ядра на таламус и на епиталамус). Всички части на лимбичната система са свързани помежду си чрез нервни влакна. Невроните на тази система притежават и многобройни връзки с кората, с мрежестата формация и с хипоталамуса. По този начин в лимбичната система се осъществява интеграция на соматична, вегетативна и обонятелна информация.

### **Кора на крайния мозък. Цито- и миелоархитектоника на кората**

**Кората** (*cortex cerebri*) представлява слой сиво вещество, покриващо повърхността на хемисферите. Дебелината ѝ варира от 1.5 до 5 mm. Тя е силно набраздена и нагъната. Съдържа около 14 – 20 милиарда неврони, които влизат в множество контакти. В строежа ѝ участват разнообразни по форма, големина и функции нервни клетки, които се групират в два основни типа:

пирамидни и зърнести (звездовидни). *Пирамидните* неврони са най-многобройните клетки (66%). Тяхната големина варира между 15 – 120  $\mu\text{m}$ . *Зърнестите* неврони са с по-малък размер (8 – 14  $\mu\text{m}$ ), с редуцирана цитоплазма и силно разклонени дендрити. Те са около 33% и съществуват в няколко разновидности (вретеновидни клетки, хоризонтални клетки на Кахал, клетки на Мартиноти, кошничкови клетки и др). В кората клетките се подреждат по определен начин, като образуват слоеве, които се различат по количество и вид на изграждащите ги неврони. Това подреждане на клетките в слоеве се нарича **цитоархитектоника**. В по-голямата част от кората (9/10) клетките образуват шест слоя. Такава кора се обозначава като *еднаква кора (изокорткс)*. От повърхността към дълбочината слоевете са: I. молекулярен слой – предимно невроглиални клетки и преплетени нервни влакна; II. външен зърнест слой – малки зърнести и пирамидни клетки; III. външен пирамиден слой – малки до средно големи пирамидни клетки; IV. вътрешен зърнест слой – малки зърнести клетки; V. вътрешен пирамиден слой – големи пирамидни клетки (гигантски клетки на Бец); VI. полиморфен слой – разнообразни по форма клетки. Останалата 1/10 от мозъчната кора има по-малко слоеве (3 – 4 слоя) и се обозначава като *друга кора (алокорткс)*. Израстъците на невроните в кората също са подредени в определен ред и това се нарича **миелоархитектоника**. Нервните влакна се разполагат в кората в две посоки: вертикално или хоризонтално. *Вертикалните влакна* според посоката на провеждане са аферентни или еферентни. *Хоризонталните влакна* формират бели ивици, разграничаващи отделните слоеве на кората.

### Локализация на функциите в кората

Кората е най-новата формация в строежа на нервната система и в нея са локализирани най-висшите нервни функции като мислене, памет, говор, въображение, планиране, сензорна обработка и пр. На функциите на кората са подчинени пряко или косвено всички останали части на нервната система. Във функционално отношение кората се разделя на различни зони – първични зони (сетивни и двигателни), вторични зони (асоциативни) и третични зони (психични). По-важни зони на кората са:

**Първична моторна зона** – разположена предимно в предцентралната гънка. От тук започват пирамидните пътища, свързани с волевите движения в противоположната половина на тялото. Увреждането на зоната води до *парализа* на противоположната мускулатура. **Вторична моторна зона** (асоциативна зона) – обхваща задните части на трите челни гънки. От тук се подреждат и съгласуват в последователен ред отделните движения. При увреждане настъпва *несръчност (апраксия)* – невъзможност за координация на отделните движения при изпълнение на сложно действие. **Префронтална зона**



**а (третична зона)** – заема предната част на челния дял (челния полюс). Това е ключова област в мозъка, брабтоваша когнитивна информация. Регулира социалното поведение, емоциите и вземането на решения. Увреждането на зоната води до разстройство на личността – антисоциално поведение, нарушения в планирането, преценката и контрола на импулсите, постепенна деградация. **Първична соматосетивна зона** – обхваща предимно задцентралната гънка. До нея достига информация за повърхностна и дълбока (проприоцептивна) сетивност. При увреждане настъпва пълна безчувственост. **Вторична соматосетивна зона** (асоциативна зона). Обхваща областта на горното теменно делче. Тук се анализират и синтезират тактилни усещания. При увреждане настъпва **тактилна агнозия** – невъзможност за разпознаване на предметите чрез опипване. **Първична зрительна зона** – обхваща гънки в тилния дял, около браздата на птичата шпора. До тази част достигат първични зрители усещания (светлинни сигнали). При увреждане настъпва слепота. **Вторична зрительна зона** (асоциативна зона) – в тилния дял, около първичната зона. Тук се анализират и асоциират първичните зрители сигнали и се различават предметите, разположението им в пространството и т.н. При увреждане на тази част настъпва **зрительна агнозия** – предметите се виждат, но не се разпознават. **Първична слухова зона** – обхваща средата на горната слепоочна гънка. Възприема първични звукови сигнали – честота, интензитет, посоката от която идват и пр. При увреждане на тази част

настъпва глухота. **Вторична слухова зона** (асоциативна зона) – в горна слепоочна гънка, в близост до първичната слухова зона. В нея се извършва по-сложен анализ на звуковете – разпознаване на мелодии, език, емоционални нюанси и пр. При увреждането ѝ болният чува звуците, но не ги разпознава. **Обонятелна зона** – заема малка площ по медиалната страна на слепоочния дял (парахипокампова гънка). Тази зона обработва мирисни стимули и ги свързва с емоции чрез лимбичната система (амигдала, хипокамп). **Вкусова зона** – намира се в долната част на задцентралната гънка. Обработва вкусовите дразнения и ги интегрира с обоняние, допир и температура от устната кухина за цялостно усещане за вкус. **Центровете на речта** – разположени са в доминиращата хемисфера и отговарят за различни аспекти на речта: *двигателен център на устната реч* – в задната част на долната челна гънка (зона на Брока). При увреждане – загуба на говор (**двигателна афазия**); *слухов център на устната реч* – в задната част на горната слепоочна гънка (зона на Вернике). При увреждане болният чува думите, но не разбира техния смисъл (**слухова афазия**); *двигателен център на писменната реч* – отговаря за писането. Намира се в задната част на средната челна гънка. При увреждане – загуба на способност за писане (**аграфия**); *зрителен център на писменната реч* – отговаря за четенето. Намира се около края на страничната бразда. При увреждане – невъзможност за разчитане на написаното (**алексия**).

## **I. Сърце (Cor, Cardia). Морфологичен строеж**

Сърцето е кух орган с форма на неправилен конус и тегло средно от 250 до 300 грама. Намира се в гръдната кухина между двата бели дроба, зад гръдната кост и хрущялните части на ребрата, като лежи върху горната повърхност на диафрагмата. Разположено е косо в гръдния кош, като около две трети от него се намират вляво от срединната линия.

### **1. Околосърдечна торбичка**

Сърцето е обвито от трислойна торбичка наречена перикард. Външният слой, наречен фиброзен перикард, е изграден от плътна съединителна тъкан. С долната си част той се прикрепва към горната повърхност на диафрагмата, а нагоре се слива с големите кръвоносни съдове, които вливат или изнасят кръв от сърцето. Фибрознит перикард функционира като твърда външна обвивка, която поддържа сърцето и го предпазва от препълване с кръв. Отвътре на фибрознит перикард е разположена двуслойна серозна торбичка – серозен перикард. Външният, париетален слой на серозната торбичка се прикрепва към фибрознит перикард. Този слой е непрекъснат и продължава във вътрешния, висцерален слой на перикарда, наречен епикард, който се свързва със сърцето и се смята за част от сърдечната стена. Между париеталния и висцералния слой на серозния перикард се намира цепковидно пространство, изпълнено с лубрикантна течност, която намалява триенето между сърцето и серозния слой при сърдечните съкращения.

### **2. Устройство на сърдечната стена**

Стената на сърцето е изградена от 3 богато кръвоснабдени слоя – външен (*епикард*), среден (*миокард*) и вътрешен (*ендокард*).

*Епикардът* е висцералния слой на серозния перикард. Той се прикрепва към миокарда чрез слой от хлабава съединителна тъкан и често е инфилтриран с мазнини, особено при по-възрастни хора.

*Миокардът* е функционалният слой на сърцето и е с най-голяма дебелина. Съставен е от специализирани мускулни влакна, които се свързват по между си и образуват мрежа. Тези клетки са заобиколени от съединителна тъкан, която свързва мускулните клетки в издължени, циркулярно и спирално ориентирани снопчета. Дебелината на миокарда е различна в отделните кухини на сърцето, като той е най-дебел в лявата камера. Мускулатурата на предсърдията и камерите е напълно отделена една от друга, което не позволява едновременното им съкращение. Това важно разделение се осъществява от *фибрознит скелет* на сърцето. Той се разполага в равнината между предсърдията и камерите, около сърдечните клапи. Изграден от плътна съединителна тъкан и изпълнява няколко важни функции. Той служи като опора и място за залавяне на клапните платна. Освен това, той предпазва клапните отвори от прекомерно разширяване при преминаването на кръвта през тях по време на сърдечния цикъл. Допълнително, фибрознит скелет служи като място за залавяне на мускулните снопчета на миокарда на предсърдията и камерите. Фибрознит скелет осигурява и електрическа изолация между предсърдията и камерите, като не допуска директното предаване на електричните импулси между тях. Последната функция е от ключово значение за правилната координация на съкращенията на предсърдията и камерите и за нормалната работа на сърцето.

*Ендокардът* е най-вътрешния слой и покрива отвътре сърдечните кухини и клапите на сърцето. Той е изграден от плосък епител, разположен върху тънък слой съединителна тъкан.

Стената на сърдечните камери не е с еднаква дебелина във всички кухини. В предсърдията тя е много по-тънка от тази на камерите, понеже предсърдията изгласкват кръвта при по-ниско налягане. Стената на лявата камера е значително по-дебела от тази на дясната камера, което ѝ позволява да създава по-високо налягане за системното кръвообращение.

### 3. Сърдечни кухини

Четири кухини на сърцето са ляво и дясно предсърдие, лява и дясна камера. Отвътре, сърдечните кухини са разделени надлъжно от сърдечна преграда, наречена септум. Отвън, границите между четирите кухини се бележат от две бразди. Първата, коронарна бразда, очертава границата между предсърдията и камерите. Втората бразда е съставена от предна междукамерна бразда, която маркира предната позиция на междукамерния септум и задна междукамерна бразда, която разделя двете камери на задната повърхност на сърцето.

**Дясното предсърдие** (*atrium dextrum*) образува дясната част на основата на сърцето и получава бедна на кислород кръв от системното кръвообръщение чрез 3 вени: горна куха вена (*vena cava superior*), долна куха вена (*vena cava inferior*) и коронарния синус (*sinus coronarius*). На медиалната повърхност на предсърдието, в междупредсърдната част на септума, се намира плитка окръглена ямка, *fossa ovalis*. Тя е мястото на затворения овален отвор, през който кръвта от дясното предсърдие преминава в лявото предсърдие по време на ембрионалното развитие. Дясното предсърдие се отваря в дясната камера чрез дясна предсърдно-камерна клапа.

**Дясната камера** (*ventriculus dexter*) формира по-голямата част от предната повърхност на сърцето. Тя получава кръв от дясното предсърдие и изпомпва кръв към белодробното кръвообръщение през артерия наречена белодробен ствол. Отворът между дясното предсърдие и белодробния ствол се затваря от полулунна клапа. Стената на камерата е неравна и притежава мрежа от изпъкнали мускулни снопчета, които образуват папиларни мускули. От върховете на папиларните мускули към ръбчетата на платната на дясната предсърдно-камерна клапа се обтягат сухожилни нишки.

**Лявото предсърдие** (*atrium sinistrum*) съставлява по-голямата част от горната задна повърхност на сърцето. То получава богата на кислород кръв, която идва от белите дробове чрез 2 леви и 2 десни белодробни вени. Лявото предсърдие изпомпва кръв в лявата камера чрез отвор, в който се разполага лявата предсърдно-камерна клапа (митрална клапа).

**Лявата камера** (*ventriculus sinister*) формира върха на сърцето и по-голямата част от задната му повърхност. Тя изпомпва кръв към системното кръвообръщение през аортата, в основата, на която се намира полулунна клапа. Както и дясната камера, тази също има папиларни мускули и сухожилни нишки, свързани с платната на лявата предсърдно-камерна клапа.

### 4. Сърдечни клапи

Сърдечните клапи се отварят (кръвта преминава през тях) и се затварят (предотвратяват връщането на кръвта) в отговор на различното налягане на кръвта от двете страни на клапата. Те осигуряват еднопосочното движение на кръвта в сърцето – от предсърдията към камерите и от камерите към големите артерии. Всяка сърдечна клапа се състои от 2 или 3 платна, които са вгъвания на ендокарда, подсилен с ядра от плътна съединителна тъкан.

*Предсърдно-камерните клапи* са разположени в отвора между предсърдието и съответната камера – дясна предсърдно-камерна клапа (триплатна) и лява предсърдно-камерна клапа (двуплатна). Тези клапи предотвратяват връщането на кръвта към предсърдията по време на съкращението на камерите. Сухожилните нишки и папиларните мускули, които са свързани с тези клапи ограничават платната им да не се обръщат към предсърдията при камерното съкращение.

Разположени в началото на големите артерии са двете *полулунни клапи* – аортна и белодробна, всяка от които е изградена от 3 платна. Те предотвратяват връщането на кръвта от големите артерии към сърдечните камери.

### 5. Проводна система на сърцето

Импулсопроводната мускулатура на сърцето има свойството да генерира и провежда електрични импулси, които стимулират миокарда да се съкращава ритмично в правилната последователност. Това свойство е характерно за самата сърдечна мускулатура и не зависи от външни нервни сигнали. Състои се от синусопредсърден възел, предсърднокамерен възел и предсърдно-камерно снопче (Снопче на Хис).

*Синусопредсърдният възел* определя основната честота на сърдечната дейност. Той е разположен в стената на дясното предсърдие, непосредствено под входа на горната куха вена и генерира приблизително 70–80 електрични импулса в минута, поради това се нарича пейсмейкър на сърцето. От него импулсите се разпространяват по мускулните влакна на предсърдията, което предизвиква тяхното съкращение. Някой от тези импулси стигат до *предсърднокамерния възел*. Той е разположен в задната част на междупредсърдната преграда. След кратко забавяне тук, импулсите преминават към *снопчето на Хис*, което навлиза в междукамерната преграда и се разделя на дясно и ляво краче. В края си тези крачета се разширяват и образуват мрежа от нишки, наречени *нишки на Пуркине*. Те достигат до върха на сърцето, след което тръгват нагоре по стената на камерите. Тази организация гарантира, че съкращението на камерите започва от върха на сърцето и върви нагоре, така че кръвта се изтласква към артериите.

## II. Физиологични свойства на миокарда

1. Миокардът притежава специфични физиологични свойства, които осигуряват ритмичната и координирана работа на сърцето:

**Възбудимостта** е основно функционално свойство на сърдечния мускул, което се изразява в способността на кардиомиоцитите да реагират на адекватен дразнител чрез възникване на акционен потенциал (потенциал на действие). Тя зависи от състоянието на клетъчната мембрана и от йонните канали, участващи в деполяризацията и реполяризацията.

**Проводимостта** е друго характерно свойство на клетките на миокарда, което представлява способността на възникналото възбуждане да се разпространява от клетка на клетка и да обхваща последователно различните части на сърцето. Посредством специализираната проводна система се осъществява организирано и координирано разпространение на възбуждането в миокарда, което води до последователно и синхронизирано съкращение на предсърдията и камерите, необходимо за адекватното кръвообращение.

**Автоматията** е уникално свойство на сърцето, което му позволява самостоятелно да генерира ритмични електрични импулси без външен нервен стимул. Това свойство е най-силно изразено в част от проводната система на сърцето – в клетките на синусопредсърдния възел.

**Съкратимостта** е свойство на миокарда отразяващо способността на сърцето да развива сила и да се съкращава в отговор на възбуждане. Тя зависи от концентрацията на калциеви йони в клетката, както и от функционалното състояние на съкратителния апарат.

**Рефрактерността** е свойството на сърдечния мускул временно да губи способността си да отговаря на нови дразнения след възникване на акционен потенциал. Тя включва абсолютна и относителна рефрактерна фаза и има ключово значение за ритмичната и координирана работа на сърцето. Благодарение на продължителния рефрактерен период се предотвратява тетанично съкращение на миокарда.

Взаимовръзката между тези свойства осигурява ефективната помпена функция на сърцето и адаптацията му към променящите се физиологични нужди на организма.

## 2. Сърдечен цикъл

Сърдечният цикъл представлява последователността от механични и електрически събития, които настъпват по време на едно съкращение и отпускане на сърцето, осигурявайки ефективното пълнене и изтласкване на кръвта. Общата продължителност на един сърдечен цикъл е приблизително 0,8 секунди, при честота 75 удара в минута. Той включва координирани фази на систола и диастола на предсърдията и камерите. Цикълът започва с предсърдна систола (с продължителност  $\approx 0,1$  s), при която допълнително количество кръв постъпва в камерите и се формира нейният краен диастолен обем. Следва предсърдна диастола (с продължителност  $\approx 0,7$  s) камерната систола (с продължителност  $\approx 0,3$  s), която започва с фаза на изометрично съкращение, характеризираща се с бързо нарастване на вътрекамерното налягане при затворени клапи. Когато налягането в камерите надвиши това в аортата и белодробната артерия, полулунните клапи се отварят и започва фазата на изтласкване. През този етап определено количество кръв от камерите (ударен обем) се изпомпва в артериалната система. Камерната систола завършва с отпускане на миокарда и спад на налягането. Началото на камерната диастолата (обща продължителност  $\approx 0,5$

s) се бележи от затварянето на аортната и белодробната клапа, което предотвратява обратния кръвоток, последвано от фазата на изометрично отпускане. При по-нататъшно понижаване на камерното налягане предсърдно-камерните клапи се отварят и започва бързото пълнене на камерите. То постепенно преминава в бавно пълнене, когато налягането в предсърдията и камерите се изравни. В края на диастолата нова предсърдна систола подготвя сърцето за следващия цикъл. Всички фази на сърдечния цикъл са тясно свързани с промени в налягането, обема и електричната активност на сърцето. Тази синхронизация осигурява ефективна помпена функция при различни физиологични условия.

#### **Помпена функция на сърцето**

Сърцето поддържа адекватен кръвен поток чрез регулиране на артериалното кръвно налягане и честотата и силата на съкращенията. Силата на съкращението зависи от процесите на възбуждане – съкращение, количеството втρεклетъчен калций и механичните условия на пълнене.

Процесите на възбуждане–съкращение (систола) се регулират от нервната система и от циркулиращи хуморални фактори. При настъпване на потенциал на действие калциеви йони навлизат в кардиомиоцитите през специфичен тип калциеви канали и предизвикват освобождаване на допълнително количество  $\text{Ca}^{2+}$  от саркоплазмения ретикулум – механизъм, известен като калций-индуцирано освобождаване на калций. Полученото временно повишаване на втρεклетъчната концентрация на  $\text{Ca}^{2+}$  активира миофилламентите чрез свързване с тропонин С и предизвиква съкращение. Силата на съкращаването зависи от количеството освободен  $\text{Ca}^{2+}$ , което се регулира от активността на калциевите канали, натриево–калциев обменник и натрупването на  $\text{Ca}^{++}$  в саркоплазмения ретикулум. Нервната и хуморалната регулация, например, действието на адреналин и норадреналин – модулира този процес, като засилва навлизането в цитоплазмата на  $\text{Ca}^{++}$  и обратното му връщане в саркоплазмения ретикулум, с което се увеличава силата и честотата на сърдечните съкращения.

#### **Диастола**

Пълното отпускане (диастола) на сърдечния мускул след всяко съкращение е от решаващо значение за нормалната сърдечна функция. Камерите могат да се напълнят с кръв, постъпваща от системното и белодробното кръвообращение, едва след като процесът на релаксация е започнал. В края на систолата навлизането на калциеви йони ( $\text{Ca}^{++}$ ) в клетката спира, а освобождаването им от саркоплазмения ретикулум се прекратява. Това позволява бърза реабсорбция на калция от цитоплазмата на кардиомиоцитите. С намаляването на втρεклетъчната концентрация на  $\text{Ca}^{++}$  той се отделя от тропонин С, което води до отделяне на актин-миозиновите мостчета и настъпване на отпускане на мускулните влакна.

### **III. Основни показатели на работата на сърцето**

Основните показатели на работата на сърцето включват ударен обем, минутен обем, честота на сърдечните съкращения и артериално кръвно налягане.

**Ударният обем (УО)** се дефинира като количеството кръв, изтласквано от всяка камера при едно камерно съкращение, като при здрави възрастни индивиди стойността му е приблизително 70 милилитра за удар. Този показател се определя основно от съкратителната сила на миокарда и от степента на камерно пълнене в края на диастолата, изразена чрез крайния диастолен обем. Съкратителната сила на миокарда характеризира способността на сърдечния мускул да развива сила независимо от първоначалното разтягане на мускулните влакна. Неговата регулация се осъществява предимно от симпатиковата нервна система, която чрез увеличаване на втρεклетъчната концентрация на калциеви йони усилва силата на съкращение. В резултат на това се наблюдава повишаване на ударния и минутния обем. Крайният диастолен обем зависи основно от венозното връщане на кръв към сърцето и продължителността на диастолата. По-голямото венозно връщане и по-продължителната диастола водят до увеличаване на крайния диастолен обем, което допринася за по-голям ударен обем.

**Минутния обем (МО)** се получава чрез умножаване на ударния обем по сърдечната честота (СЧ) и показва общия обем кръв, изпомпван от сърцето за една минута ( $\text{МО} = \text{УО} \times \text{СЧ}$ ).

**Сърдечната честота** е показател за дейността на сърцето, която в условия на покой при възрастни индивиди обикновено варира в границите 60–80 удара в минута и оказва пряко влияние върху минутния обем. При умерено увеличаване на сърдечната честота минутният обем нараства,

докато при значително ускоряване на сърдечния ритъм времето за диастолично пълнене на камерите се съкращава, което може да предизвика редуция на ударния обем. По време на физическо натоварване минутният обем на сърцето може да достигне стойности от порядъка на 20–25 l/min, особено при добре тренирани индивиди.

Хуморалните фактори, включително катехоламините адреналин и норадреналин, допринасят за увеличаване на ударния и минутния обем чрез повишаване на съкратителната сила на миокарда, подобно на симпатиковата нервна система.

Венозният тонус регулира венозното връщане към сърцето, като по този начин влияе на крайния диастолен обем и, косвено, на ударния обем.

Чрез интегрираното действие на тези регулаторни механизми сърцето осигурява адекватен кръвоток при различни физиологични състояния.

**Артериалното кръвно налягане** представлява друг важен показател за функцията на сърцето и се определя от стойностите на систоличното (СН) и диастоличното артериално налягане (ДН). Систоличното артериално налягане отразява максималното налягане в артериите на системното кръвообращение по време на систолата, когато лявата камера изтласква кръвта в аортата, докато диастоличното налягане представлява минималната стойност на налягането в артериите от системното кръвообращение, по време на диастолата, когато сърцето се отпуска и камерите се пълнят с кръв. Тези показатели отразяват механичното натоварване върху стените на артериите и при здрави възрастни индивиди в покой средните им стойности са приблизително 120 mmHg за систоличното и 80 mmHg за диастоличното налягане. Разликата между тях се определя като пулсово налягане и обикновено варира между 30 и 50 mmHg.

Средното артериално налягане представлява средната хидростатична стойност на налягането в артериите през целия сърдечен цикъл и е основен фактор за поддържането на ефективната перфузия на органите. То се изчислява като диастоличното налягане плюс една трета от пулсовото налягане ( $ДН + ПН/3$ ) и при здрави възрастни в покой е приблизително 90 – 95 mmHg.

Артериалното кръвно налягане зависи от минутния обем на сърцето и общото периферно съдово съпротивление. Както беше коментирано по-горе, минутният обем в покой е приблизително 5 l/min, като нараства значително при физическо натоварване и от своя страна зависи от сърдечната честота. Периферното съпротивление зависи основно от тонуса на гладката мускулатура в артериолите и техния радиус. С напредване на възрастта намаляването на еластичността на артериалните съдове води до постепенно увеличение на периферното съпротивление, а с него и систоличното артериално налягане.

## I. Регулация на сърдечно-съдовата система

Регулацията на сърдечно-съдовата система осигурява поддържането на адекватно кръвоснабдяване на органите при различни физиологични условия. Основни интегрални параметри, които са подложени на контрол е минутният обем на сърцето, сърдечната честота и артериалното кръвно налягане. Техните стойности се поддържат основно чрез хормони и от вегетативната нервна система. Артериалното кръвно налягане, например, е подложено на непрекъснат мониторинг чрез барорецептори, разположени в каротидния синус и аортната дъга, които реагират на промени в налягането в рамките на секунди и модулират симпатиковия и парасимпатиковия тонус. Повишаването на артериалното кръвно налягане, например, води до засилване на парасимпатиковия тонус и намаляване на сърдечната честота. При понижаване на артериалното кръвно налягане се активира симпатиковата нервна система, което повишава честотата и силата на сърдечните съкращения. Симпатиковата активация предизвиква също така вазоконстрикция на артериолите, което увеличава периферното съдово съпротивление и води до увеличаване на артериалното кръвно налягане.

От друга страна, съществуват и локални механизми на авторегулация, които позволяват адаптация на кръвотока спрямо моментните метаболитни нужди на тъканите. Намаляването на парциалното налягане на кислорода, например и повишаването на  $CO_2$  водят до локална вазодилатация.

Паралелно с тези два бързи регулаторни механизма, съществува и дългосрочен контрол на артериалното кръвно налягане, която е тясно свързана с бъбречната функция и контрола на кръв-

ния обем. Така например, ренин-ангиотензин-алдостероновата системата от хормони, инициирана от бъбреците, в отговор на ниско артериално налягане води до неговото повишаване чрез задържане на натрий и вода и чрез вазоконстрикция. Антидиуретичният хормон, който действа върху събирателните съдове в бъбреците също допринася за поддържането на артериалното налягане чрез влияние върху водния баланс, модулирайки общият обем на циркулиращата кръв и по този начин оказва съществено влияние върху венозното връщане и минутния обем на сърцето.

Чрез координираното действие на нервни, хуморални и локални механизми се осигурява относителна стабилност на функционалните параметри на сърцето при различни натоварвания и промени в околната среда.

Факторите на микроеволюцията, които причиняват индивидуална изменчивост, водят до промяна в честотите на срещане на гени и генотипове в различните популации, т.е. определят динамиката на популациите. Известни са четири основни фактора: *естествен отбор, мутационен натиск, поток от гени и генен дрейф*.

### Генен дрейф

Всички *случайни колебания в честотата на срещане на гените в генофонда на малките популации, могат да се означат като генен дрейф*. Дрейф (от английски drift) означава „изместване“.

Ако в дадена популация двата алела на гена  $A$  ( $A$  и  $a$ ) се срещат с честота съответно  $\hat{p} = 0.40$  и  $\hat{q} = 0.60$ , честотата на доминантния алел ( $A$ ) в следващото поколение може да бъде по-малка или по-голяма от 0.40, просто защото сред гаметите, които образуват зиготите на това поколение, алейтът  $A$  случайно може да се среща по-рядко или по-често от очакваното.

Генният дрейф е напълно случаен процес и представлява частен случай на общото явление, което е известно като „грешки на извадката“ или „вариации в извадката“. Общият принцип е, че размерът на „грешките“, които се получават при формирането на извадката, е обратно пропорционален на големината на извадката. Тоест колкото тя е по-малка, толкова по-големи са ефектите. При организмите този принцип означава, че колкото броят на кръстосващите се индивиди в популацията е по-малък, толкова по-вероятно е промените в алелните честоти, които се дължат на генния дрейф да са по-големи. Тоест ефективността на генния дрейф се определя преди всичко от ефективната репродуктивна величина на популацията.

Когато се знае броят на родителите, участвали в създаването на следващото поколение, и алелните честоти, е възможно да се изчисли вероятността за получаване на определена алелна честота в следващото поколение. За да се направи това е необходимо да се знае какъв е *вариансът на алелните честоти* в следващото поколение, който е мярка за вариациите, които биха могли да бъдат намерени сред различните по размер извадки (Айала и Кигер, 1987). Ако в генофонда на популацията се отчитат два алела с честота  $\hat{p}$  и  $\hat{q}$ , а броят на родителите е  $N_e$  (така, че броят на алелите в извадката, използвана да даде следващото поколение, е  $2N_e$ ), вариансът ( $s^2$ ) на алелната честота в следващото поколение може да се изчисли по формулата:

$$s^2 = \frac{\hat{p} \cdot \hat{q}}{2N_e}$$

Това уравнение показва *обратната зависимост между размера на ефективната репродуктивна величина ( $N_e$ ) и очакваните отклонения в алелните честоти*. Тоест устойчивостта на генотипната структура на популацията зависи от нейната ефективна численост.

Под влияние на генния дрейф, различията между малките, изолирани една от друга популации ще нарастват. Едновременно с това вътре във всяка една от тях ще се увеличава честотата на близкородствените кръстосвания, а това ще води до хомозиготизация. Чрез математически анализ е доказано, че честотата на хетерозиготите в популацията ще намалява вследствие на генния дрейф, като стойността ( $k$ ), с която тази генотипна честота ще намалява за едно поколение може да се изчисли с формулата:

$$k = \frac{1}{2N_e}$$

Например: Ако  $N_e = 50$ , то за едно поколение, честотата на хетерозиготите може да намалее вследствие на генния дрейф с  $1/2 \cdot 50 = 1/100 = 1\%$ . При ефективна численост  $N_e = 500$  това снижаване ще бъде с 0.1%, а при  $N_e = 5\,000$  – ще бъде 0.01% (много ниска стойност).

Колебанията в алелните честоти вследствие на генния дрейф са чисто случайни. Този процес обаче, след известен брой поколения придобива „насоченост“, тъй като честотата на редките алели

във всяко следващо поколение ще намалява с по-голяма вероятност, докато се стигне до загубата им (честота 0), а честотата на често срещаните алели ще се увеличава във всяко следващо поколение, докато се стигне до фиксирането им (честота 1). Процесът на изменение на алелните честоти вследствие на генния дрейф ще зависи от два фактора – ефективната репродуктивна величина и продължителността на процеса, измерена посредством броя на поколенията.

Крайни случаи на генен дрейф се наблюдават, когато нова популация се основава само от няколко индивида (Айала и Кигер, 1987). Това било наречено от Ернст Маер ефект на родоначалника (англ. founder effect). Популациите на много от видовете, които обитават океанските острови, въпреки че могат да се състоят от милиони индивиди, са потомци на един или няколко колонизатори, дошли там отдавна при случайното си разселване. Подобно явление се наблюдава и в езера, изолирани гори и други екологични изолати. Поради „случайността“ на извадката, алелните честоти в различните локуси на няколкото колонизатори, и на популацията, от която идват, по всяка вероятност се различават. Това може да има трайни последици върху еволюцията на подобни изолирани популации.

Случайни промени в алелните честоти, подобно на случайните промени, които се дължат на ефекта на родоначалника, настъпват и при преминаване на популациите през стеснения (англ. bottleneck effect). При неблагоприятни климатични или други условия на средата, популациите могат силно да стеснят числеността си, поради измиране на голяма част от индивидите. Такива популации по-късно могат да възстановят обичайния си размер, но случайният дрейф може значително да промени техните алелни честоти по време на стеснението, а следователно и в следващите поколения.

### Мутационен натиск

Мутациите са ненасочени, случайни изменения на генетичния материал, които възникват спонтанно или под влияние на определени физични, химични или биологични фактори (Алтухов, 2003). Спонтанният мутационен процес е главен източник на нови алели в генофонда на популацията, което води до увеличаване на генетичното разнообразие в популацията. Мутационният процес е не само източник на генно разнообразие, но може да оказва влияние и върху генетичната структура на популацията.

Нека да предположим, че в даден локус има два алела –  $A_1$  и  $A_2$ , и че мутирането от  $A_1 \rightarrow A_2$  се осъществява със скорост „ $u$ “ – на гамета за поколение. Ако в даден момент честотата на  $A_1$  е  $\hat{p}_0$ , в следващото поколение една част ( $u$ ) от всички  $A_1$  – алели се превръща в  $A_2$  чрез мутиране. След мутирането честотата на  $A_1$  (т.е.  $\hat{p}_1$ ) ще бъде:

$$\hat{p}_1 = \hat{p}_0 - u \cdot \hat{p}_0 = \hat{p}_0(1 - u)$$

След  $n$  – брой поколения, честотата на алелите  $A_1$  ще бъде:

$$\hat{p}_n = \hat{p}_0(1 - u)^n$$

това уравнение може да се използва за дългосрочно прогнозиране на съответната алелна честота при еднопосочен мутационен процес (осъществяване на прави мутации). Много често обаче генните мутации са обратими и алелът  $A_2$  може да мутира обратно към  $A_1$ . Нека да допуснем, че алелът  $A_1$  мутира както вече беше посочено до  $A_2$  със скорост „ $u$ “, а алелът  $A_2$  мутира до  $A_1$  със скорост „ $v$ “. Ако в определен момент честотите на двата алела  $A_1$  и  $A_2$  са съответно  $\hat{p}_0$  и  $\hat{q}_0$ , след едно поколение честотата на алела  $A_1$  ще бъде:

$$\hat{p}_1 = \hat{p}_0 - u\hat{p}_0 + v\hat{q}_0$$

Това е така, защото част от алелите  $A_1$  ( $u \cdot \hat{p}_0$ ) се променят в  $A_2$ , но в същото време част от алелите  $A_2$  ( $v \cdot \hat{q}_0$ ) се променят в  $A_1$ . Ако с  $\Delta\hat{p}$  означим промяната в честотата на алела  $A_1$  за едно поколение, тогава:

$$\Delta\hat{p} = \hat{p}_1 - \hat{p}_0$$

Ако заместим стойността на  $\hat{p}_1$  от по-горе, получаваме:

$$\Delta \hat{p} = (\hat{p}_0 - u\hat{p}_0 + v\hat{q}_0) - \hat{p}_0 = v\hat{q}_0 - u\hat{p}_0$$

По този начин, знаейки скоростта на правите и обратни мутации, и алелните честоти, можем да изчислим какво ще бъде изменението в честотата на единия или другия алел за едно поколение. **Тази промяна в съотношението между алелните честоти, вследствие на мутациите, се нарича мутационен натиск.** Мутационният натиск променя генофонда и генотипната структура на популацията до момента, в който настъпи равновесие между правите и обратни мутации, т.е.  $\Delta \hat{p} = 0$ . Ако означим равновесните алелни честоти с  $\hat{p}$  и  $\hat{q}$ ,  $\Delta \hat{p} = 0$ , когато:

$$u\hat{p} = v\hat{q}$$

Този израз показва, че алелните честоти ще бъдат в равновесие, когато броят на алелите  $A_1$ , които мутират в  $A_2$ , е равен на броя на алелите  $A_2$ , които мутират в  $A_1$ .

Скоростта, с която мутационният натиск променя съотношението между алелите в популацията, стремейки се да установи равновесие, зависи както от стойностите на алелните честоти във всяко поколение, така и от различията в скоростта на правото и обратно мутиране.

Мутирането е много бавен процес, който сам по себе си променя генетичния състав на популациите с много малка скорост. *Ако мутирането беше единственият процес за генетична промяна, еволюцията би се осъществявала с невероятно малка скорост.* Еволюционното значение на мутационния процес се изразява не толкова в изменението на алелните честоти, колкото в създаването на разнообразие от алели и възникването на нови гени, т.е. в създаването на материал за действие на отбора.

### Поток от гени

Различните популации на даден вид сравнително рядко могат да бъдат изцяло изолирани една от друга. Между повечето от тях се осъществяват миграции. **Поток от гени настъпва, когато някои индивиди се придвижват от една популация на вида в друга и се кръстосват с индивидите в нея** (Айала и Кигер, 1987). Този фактор не променя алелните честоти за целия вид, но може да ги промени локално, когато алелните честоти на преселниците са различни от алелните честоти в генофонда на местната популация. Нека да приемем, че индивиди от околните популации на даден вид мигрират с определена скорост в дадена местна популация на същия вид, където се кръстосват с местните обитатели. Ако означим частта на преселниците с „ $m$ “, в следващото поколение  $(1 - m)$  от гените ще произхождат от местните обитатели, а  $m$  – от мигрантите. Ако приемем, че в околните популации определен алел  $A_1$  има средна честота –  $P$ , а в генофонда на местната популация честотата му е  $\hat{p}_0$ , то в следващото поколение честотата на  $A_1$  в местната популация ще бъде:

$$\hat{p}_1 = (1 - m)\hat{p}_0 + mP = \hat{p}_0 - m(\hat{p}_0 - P)$$

Изменението на алелната честота ( $\Delta \hat{p}$ ) ще бъде:

$$\Delta \hat{p} = \hat{p}_1 - \hat{p}_0$$

Като заместим стойността на  $\hat{p}_1$  с изведената по-горе, получаваме:

$$\Delta \hat{p} = \hat{p}_0 - m(\hat{p}_0 - P) - \hat{p}_0 = -m(\hat{p}_0 - P)$$

Това показва, че  $\Delta \hat{p}$  е толкова по-голямо, колкото по-големи са частта на преселниците и разликата между двете алелни честоти.  $\Delta \hat{p} = 0$  само ако  $m = 0$ , или  $\hat{p}_0 - P = 0$ .

Следователно, ако миграциите не спрат ( $m = 0$ ), алелната честота ще продължи да се променя, докато не настъпи изравняване на алелната честота между местната и околните популации (т.е.  $\hat{p}_0 - P = 0$ ). Разликата между алелните честоти на местната и околните популации след  $n$ -брой поколения на миграции ще се определи по формулата:

$$\hat{p}_n - P = (1 - m)^n \cdot (\hat{p}_0 - P)$$

Ако началните алелни честоти ( $\hat{p}_0$  и  $P$ ) са известни, тази формула позволява да се изчисли ефектът от  $n$  на брой поколения на миграции, извършваща се с дадена скорост:

$$\hat{p}_n = (1 - m)^n \cdot (\hat{p}_0 - P) + P$$

Чрез мигриране индивидите избират оптималните условия за съществуване в един или друг момент. Миграциите осигуряват цялостта на вида и разпространението по ареала на най-ценните в селективно отношение мутации. Те способстват за регулиране на числеността на популациите. Чрез миграции индивидите заемат нови местообитания. Този фактор на микроеволюцията е тясно свързан с отбора.

### Естествен отбор

Естественият отбор е процесът, който спомага за приспособимостта на организмите и регулира разстройващите влияния на останалите процеси (Айала и Кигер, 1987). В този смисъл естественият отбор представлява най-критичният процес на еволюцията, тъй като единствено той има отношение към адаптивната и високоорганизирана природа на живите същества. С действието на естествения отбор се обяснява също и част от голямото разнообразие на организмите, тъй като този фактор спомага за тяхното приспособяване към различните условия на съществуване. **Под естествен отбор се разбира закономерното по-удачно възпроизвеждане на едни генотипове в сравнение с други или това е избирателното възпроизвеждане на алтернативни генетични особености.** Естественият отбор може да се дължи на избирателната преживяемост или на избирателната плодовитост, или на двете заедно. Факторите на средата при посредничеството на отбора повлияват генотипната структура на популациите по такъв начин, че в тях съществуват най-приспособените фенотипове. Различават се *движещ*, *стабилизиращ* и *разграждащ* отбор (Попов, 1999).

Движещият отбор е известен още като направляващ отбор. Той води до прогресивно насочено изменение на генотипната структура на популацията. Осъществява се тогава, когато популацията се приспособява към нова среда, или когато средата на обитание бавно се променя и с това води до промяна и на обитаващата я популация. Този тип отбор може да се илюстрира с явлението индустриален меланизъм.

Стабилизиращият отбор действа тогава, когато дадената популация се е приспособила много добре към средата, която обитава, а самата среда остава стабилна дълъг период от време. В този случай действието на отбора е насочено към елиминиране на неприспособените към тази среда крайни стойности. В една такава приспособена популация, крайните стойности ще възникват непрекъснато под действието на мутационния натиск, потока от гени и разпадането при рекомбинацията. Стабилизиращият отбор в този случай ще има тенденция не към утвърждаване на едно или друго изменение, настъпило в популацията, а към запазване на популацията неизменна. Разликата между стабилизиращия и движещия отбор е тази, че стабилизиращият отбор елиминира изобщо крайните стойности, като запазва средната стойност непроменена, а движещият отбор елиминира едните крайни варианти, като неприспособени към изменящите се условия на средата, с което постепенно измества белега по посока на другите крайни варианти. В природата стабилизиращият отбор се среща често, но трудно се установява, защото не променя средната стойност на белега, която характеризира дадената популация, а само намалява степента на дисперсия около нея, а с това ограничава и изменчивостта в популацията.

Дизруптивният отбор действа противоположно на стабилизиращия отбор. Той се означава още като разрушаващ или разграждащ. Този тип отбор запазва крайните варианти, а елиминира междинните стойности, включително и средната. В резултат на това, ако дадена популация е полиморфна, то полиморфизмът се запазва и засилва, а една мономорфна популация може да се превърне в полиморфна. Тоест дизруптивният отбор може да служи като източник на популационен полиморфизъм. Допуска се, че в природните популации дизруптивният отбор действа в случаите, когато добре диференцираните полиморфни типове имат по-висока селективна ценност в сравнение с недобре диференцираните, и когато една полиморфна популация заема разнообразен терен.

Различните типове отбор реализират своето действие при различни ситуации и променят генотипната структура на популациите по различен начин.

**Дарвинова приспособимост (приспособимост)**

Параметърът, който се използва за отчитане действието на естествения отбор е *Дарвиновата приспособимост* (наричана понякога селективна стойност или адаптивна стойност). **Дарвиновата приспособимост** ( $w$ ) – това е *относителната вероятност за размножаване на даден генотип*. Тоест *приспособимостта измерва репродуктивната способност на генотипа* и може да варира в граници  $0 \div 1$ .

Естественият отбор действа чрез избирателно възпроизвеждане на индивидите от различни генотипни класове, в съответствие с това приспособимостта често се изразява като относителна, а не като абсолютна мярка на възпроизводителната способност. Приспособимостта на генотиповете с най-висока възпроизводителна способност се означава като 1.

Друг параметър, който се използва за отчитане действието на отбора е **коэффициентът на отбор** ( $s$ ), който измерва намаляването на приспособимостта на даден генотип. Между коефициента на отбор и дарвиновата приспособимост съществува следната зависимост:

$$s = 1 - w \Rightarrow w = 1 - s$$

Коефициентът на отбор може да варира в граници  $0 \div 1$ . Когато коефициентът  $s = 0$  това означава липса на отбор, а когато  $s = 1$  – пълно елиминиране на съответния генотип.

Действието на естествения отбор и приспособимостта на генотиповете се определят от всички онези особености в живота на един индивид, които могат да окажат влияние върху неговия репродуктивен успех. Тези особености се наричат *съставки на приспособимостта*. Главните съставки на приспособимостта са *преживяемостта* и *плодовитостта*. Различията в приспособимостта могат да се дължат на една, или няколко съставки на приспособимостта. При отчитане действието на естествения отбор, това, което е от значение, е общата приспособимост, но не и включените в нея съставки.

## 1. Начини на видообразуване

Обособяването на отделни популационни единици и таксономични категории са отделни стадии от продължителния процес на еволюционна дивергенция (раздалечаване на белезите). При този процес изходната (прадедна) популация дава началото на две или повече локални раси, географски раси, биологични видове или групи от видове или на други популационни системи от по-висш или по-нисш порядък.

Дивергенцията на равнище раси и видове се осъществява в следната последователност:

- Увеличаване различията между генотиповете;
- Увеличаване на морфологичните, физиологичните и поведенческите фенотипни различия;
- Увеличаване степента на изолация.

За различните растителни и животински организми скоростта на дивергенцията е различна. В някои популационни системи генотипът може да е слабо диференциран и въпреки това да се наблюдава ясно изразена фенотипна диференциация и обратно – генотипът да е ясно диференциран, но това да не води до големи фенотипни различия.

### 1. Географско видообразуване

Това е най-честият начин на дивергенция и видообразуване.

#### 1.1. Последователност на географското видообразуване

- Съществуване на една изходна, прадедна популация;
- Обособяване на географски раси от нея;
- Разселване на географските раси, от които произлизат алопатрични подвидове (населяващи различни ареали);
- Репродуктивно изолиране на алопатричните подвидове и превръщането им в самостоятелни биологични видове;
- Събиране на биологичните видове в една обща зона на обитание и съществуването им като симпатрични видове (населяващи общ ареал).

Географското видообразуване е постепенен процес, който преминава през всички посочени стадии.

В резултат от действието на факторите на микроеволюцията се създава изменчивост в изходната популация, като се образуват локални или географски раси, които могат да са разграничени или непрекъснати. Факторите на микроеволюцията – мутационен натиск и поток от гени, и последвалата ги генетичната рекомбинация, осъществяваща се заради панмиксното размножаване, създават различни генотипни комбинации, върху които започват да действат другите микроеволюционни фактори – естествен отбор, а за малките популации и случайният генен дрейф. Последните два фактора „селектират“ създадените изменения и „оценяват“ тяхната значимост за популацията. Формирането на раси става тогава, когато микроеволюционните процеси протичат така, че създават различни генетични фондове в различни географски зони, заемани от индивидите на вида.

Несъмнено най-съществена е ролята на естествения отбор, защото обикновено расовите различия имат приспособителен характер и дават предимство на индивидите при конкретната среда на местообитание.

Обикновено в една и съща среда се осъществява паралелна расова изменчивост. Пример в този аспект е *правилото на Бергман*, което се илюстрира със сходно видообразуване при птици и бозайници в области със студен или топъл климат. По данни на Майр от 1974 (по Попов, 1999) 70 – 90% от птиците и 60 – 80% от бозайниците населяващи територии със студен климат са представени от раси с по-големи размери, а животните с постоянна температура на тялото, живеещи в местообитания с топъл климат, са представени от раси с по-малки размери. Този факт се

обяснява с термодинамичния принцип, според който когато едно тяло е затоплено, губи по-малко топлина, когато е по-голямо, защото съотношението между повърхността и обемът му е по-малък. Обратно, когато едно тяло е по-малко, то по-лесно губи от топлината си, поради по-голямото съотношение между повърхност и обем. Така птиците и бозайниците, живеещи в северните географски ширини са по-едри, а тези, живеещи в териториите с топъл климат са с по-малки размери. В тази връзка е и **правилото на Ален**, което посочва, че във връзка с терморегулацията, животните в областите със студен климат имат по-малки уши, муцуна и опашка, а при тези, населяващи горещи територии тези органи са по-големи.

Подобни примери могат да се дадат и с формирането на екологични раси при растенията. По крайбрежието на морета и океани, расите по дюните са с храстовидни стебла, а по скалистите терени – с пълзящи.

Между различните географски раси на един и същи вид често съществува известна репродуктивна изолация, особено когато става въпрос за растения, които имат различно време на цъфтеж и размножаване или имат специфични екологични изисквания към средата. За илюстрация на този факт може да се разгледат две хипотетични географски раси, обитаващи различни области – с прохладен и влажен климат и със сух и топъл климат. Тези две раси са подложени на действието на движещия отбор, при който промяната в средата на местообитание води до промяна в белезите на обитаващата я популация с цел, приспособяване към конкретните климатични условия. Това е първият етап от екологичната изолация, в резултат на която двете раси започват да цъфтят по различно време. Това води до частична сезонна изолация, а в различните климатични зони опрашвателите също са различни. С цел улесняване на опрашването естественият отбор ще закрепя форми, при които устройството на цвета се променя така, че да улесни контакта с насекомите, в резултат на което възниква механична и етологична изолация. В хода на този процес се увеличават различията в генотипа на двете географски раси, задействат се вътрешни механизми на репродуктивна изолация, като се създават стерилни или полустерилни хибриди, а често това води и до несъвместимост на гаметите. По такъв начин расовата дивергенция довежда като страничен ефект до репродуктивна изолация, а това независимо дали е страничен ефект от дивергенция на географските раси или е резултат от действието на естествения отбор, поставя началото на географското видообразуване.

### **1.2. Теория на географското видообразуване**

Съгласно теорията за географското видообразуване, биологичните видове най-често произлизат от географските раси. В началото на този процес стои пространствената изолация. В резултат на това първоначалният вид, който се състои от непрекъснати географски раси, се разпада на серия от изолирани раси, при които като последиствие от дивергенцията възниква репродуктивна изолация. Тя достига такава критична точка, след която вече достатъчно дивергиралите раси могат да обитават една и съща зона, но да не могат да се кръстосват по между си и с това да достигнат статут на биологични видове.

Доказателства за валидността на теорията за географското видообразуване се състои в това, че както крайните, така и междинните етапи, които тя изисква могат да се наблюдават при различни растителни и животински организми.

При представителите на р. *Gilia*, които са едногодишни, предимно самоопрашващи се растения обитаващи полупустинните и планински райони на югозападна Америка, е наблюдавана следната последователност в етапите: първоначално видът се е състоял от непрекъснати географски раси, които в последиствие се изолирали и дивергирали като продължили да съществуват като три симпатрични подвида, които понякога образували хибриди по между си. По-нататък от тях възникнали репродуктивно изолирани алопатрични видове на основата на хибридна стерилност, които в зоната, където са симпатрични, вече не се кръстосвали. В подобни случаи, междинните категории, а именно подвидовете, се оказват възлови.

В някои случаи се наблюдава пръстеновидна система от интерградиращи раси, които образуват широк пръстен, като ареалите на началната и крайната раса се припокриват, например: ако се разгледа такава итерградираща система от раси, които образуват веригата А, Б, В, Г и Д, така че се припокриват ареалите на А и Б, на Б и В, на В и Г, на Г и Д и на Д и А, крайните членове на тази верига (А и Д) се различават значимо и могат да се разглеждат като симпатрични

видове. Примери за такова видообразуване е наблюдавано при чайките. Предполага се, че сребрилата чайка води началото си от популация, обитавала преди стотици хиляди години района на Беринговия пролив. Тази популация разширявала ареала си на изток и на запад, като е образувала верижна популационна система. Постепенно тази верига в двете посоки е дала множество раси, които се кръстосват по между си и дават плодовитото потомство. Крайните членове на тази верига на изток и на запад обаче се „срещнали“ в района на Северно и Балтийско море, където не се „разпознали“, тъй като били силно дивергирали, останали репродуктивно изолирани и дали началото на два биологични вида – *Larus argentatus* и *Larus fuscus*.

Процесите на географското видообразуване не са необратими. Еволюционната дивергенция на географските раси до биологични видове се осъществява до тогава, докато действат еволюционните сили, които ги създават. Следователно дивергенцията може да бъде прекъсната на всеки един етап и да измени направлението си до пълна реверсия.

## 2. Квантово видообразуване

Квантовото видообразуване е такова, при което липсват междинните етапи, а новия вид се получава директно от локалната популация. При този тип видообразуване дивергенцията се контролира от генния дрейф и от естествения отбор, което определя, че то се осъществява в малки популации. Началният етап на процеса отново започва с една изходна, прадедна популация на даден вид, която е полиморфна и обикновено голяма по размер. От периферията на ареала, в който тя е разпространена се откъсва малка група от индивиди, които мигрират в нова територия, незаемана до сега от изходната популация, като образуват колония. В нея основателите внасят малка част от генофонда на изходната популация. На този етап се намесва действието на генния дрейф. Ако случайно попаднатите индивиди в дъщерната колония са хомозиготни и се кръстосват многократно по между си, това ще доведе до инбридинг и запазване на хомозиготните генотипни комбинации, които са липсвали в изходната популация или са били разрушавани заради панмиксията във всяко следващо поколение. Те се наричат фенотклонения. Новите фенотипове може да нямат адаптивна ценност по отношение на новата среда, в която са попаднали и тогава колонията много скоро ще загине. Най-вероятно това е най-честият изход за дъщерната колония.

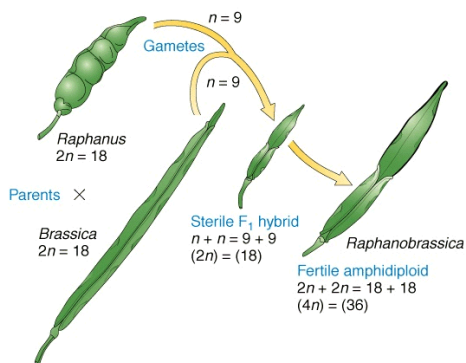
Макар и рядко, в резултат на образуването на такива пъпкуващи колонии извън ареала на разпространение на вида, може да възникнат генотипни и фенотипни комбинации, които да имат предимство в съществуването си в новата среда и те ще се закрепят успешно от съвместното действие на генния дрейф и естествения отбор. Предполага се, че по този начин са възникнали няколко вида от р. *Drosophila* на островите от Хавайския архипелаг. В състава на тази група влизат три вида *D. planitibia*, *D. heteroneura* и *D. silvestris*. Доказателство за общия им произход е наличието на един и същ набор от инверсии в хомозиготно състояние. *D. planitibia* населява о. Мауи, а другите два вида – о. Хавай. Геоложката възраст на о. Хавай е около 700 000 години, а о. Мауи е по-стар. Тези факти позволяват да се приеме, че видът *D. planitibia* е послужил като изходен на другите два. Това вероятно е станало като поне една оплодена женска от вида *D. planitibia* от о. Мауи е попаднала на о. Хавай и е образувала малочислена колония, която на основата на инбридинга и протичаща паралелно бърза дивергенция към единия, а после и към другия вид (или паралелно към двата едновременно) е довела до образуването на нови два вида – *D. heteroneura* и *D. silvestris*.

Този тип видообразуване е описан и под други наименования – „видообразуване чрез генетична революция“, „видообразуване вследствие на популационни подеми и спадове“, „видообразуване чрез популационни вълни“. Терминът „квантово видообразуване“ е приемлив от гледна точка на това, че се осъществява бързо и съответства на термина „квантова еволюция“.

## 3. Видообразуване чрез хибридизация

Този тип видообразуване се осъществява когато в потомството на даден естествен хибрид се появява нова линия, която е фертилна и индивидите ѝ се размножават в рамките на линията, без да се кръстосват с изходните родителски видове, при което трябва да се преодолее стерилността на хибридите и тяхното разпадане.

Един от механизмите на осъществяването му е алополиплоидията (амфидиплоидията) (Фигура 1).



**Фигура 1.** Алоплоидия (амфидиплоидия) при хибрида *Raphanobrassica* между ряпа и зеле (<https://www.mun.ca/biology/scarr/Raphanobrassica.html>)

Изкуствената хибридизация между ряпа (*Raphanus*) и зеле (*Brassica*) (които имат диплоиден хромозомен набор  $2n = 18$ ), води до получаване на стерилен хибрид в първо поколение, който е диплоиден и притежава по един геном от всеки родител. Тетраплоидизацията в крайна сметка води до стабилен, истински размножаващ се хибрид (*Raphanobrassica*). За съжаление, хибридът комбинира корена на зелето с листата на ряпата, вместо желаната ядлива обратна комбинация.

## II. Обща теория на видообразуването

Видообразуването като процес от теоретична гледна точка може да се разгледа като: резултат, отделни етапи за достигане на този резултат, пътища за постигане на резултата и пространствени зони, в които се осъществява. Отделните начини на видообразуване имат общи черти и представляват различни комбинации от основните компоненти.

### 1. Резултат от видообразуването

Видовете в природата са приспособени към екологичните ниши и местообитанията, които заемат. Тази приспособеност са състои в комбиниране на белезите на индивидите от дадения вид и се реализира при взаимодействието на генотипът със средата на живот. Ясно е, че не всички рекомбинации ще имат висока адаптивна ценност. Много от тях могат да бъдат частично или изцяло нежизнеспособни и могат да бъдат разгледани като напразно изразходване на репродуктивните и рекомбинативните възможности на популациите. По тази причина различните механизми, които осигуряват репродуктивната изолация водят да използване на репродуктивните възможности за създаване на рекомбинации с приспособителна ценност. Границите, в които могат да се осъществят тези рекомбинации съответстват на биологичният вид, следователно *резултатът от видообразуването е създаването на разнообразни, репродуктивно изолирани комбинации от гени с висока адаптивна ценност.*

### 2. Етапи на видообразуването

- Създаване на изменчивост по множествени алели – за да може да се създадат различни рекомбинации е необходимо изходната популация да бъде полиморфна. Това може да се осъществи чрез поток от гени, хибридизация или мутации.
- Образование на нови комбинации от множествени алели – при образуване на гаметите при половоразмножаващите се организми, новите алели могат да се комбинират в половите клетки.
- Закрепване на новите комбинации от алели в дъщерните популации – това е решаващ етап на видообразуването, защото прави възможно нови или редки алели да попаднат в един индивид и тази нова генетична комбинация да бъде закрепена в поне една дъщерна колония. Това може да се осъществи чрез движещ отбор на една географска раса. Честотата на рецесивните алели и комбинирането им хомозиготно състояние в рамките на панмиксна популация, в която честотата на доминантните е висока, много бавно би се повишавала. Ако движещият отбор е в полза на рецесивните алели след много поколения изходният доминантен хомозиготен генотип ще бъде заменен от хомозиготен по рецесивните алели генотип. Ако новият хомозиготен по рецесивните алели генотип има адаптивна ценност, то чрез движещ отбор генотипните комбинации ще бъдат закрепени в дъщерната популация. Закрепването на новите комбинации може да се осъществи и чрез инбридинг, ако рецесивните хомозиготи могат да се самоопрашват (самооплождат), което ще доведе до увеличаване на честотата на индивидите, носещи този генотип.

Освен чрез самооплождане, инбридингът може да се осъществи между индивиди, потомци на една и съща родителска двойка или на две родствени родителски двойки (сибси и полусибси).

- Защита на новите комбинации чрез механизмите на репродуктивна изолация, която може да възникне като страничен ефект от дивергенцията или като резултат от действието на движещ отбор.

### **3. Пътища на видообразуването**

Вследствие на комбинирането на етапите, възникват и различни пътища, по които се осъществява видообразуването.

При комбинирането на два от етапите – „създаване на изменчивост по множествени алели“ и „закрепване на комбинациите от множествени алели“ в дъщерните популации са възможни 9 различни комбинации:

- 3.1. Бавна изменчивост, подложена на действието на движещ отбор в обширна панмиксна популация
- 3.2. Бавна изменчивост, подложена на ефекта на близкородствено кръстосване между потомци на една и съща или на две родствени родителски двойки.
- 3.3. Бавна изменчивост, закрепена бързо заради ефекта на инбридинг чрез самооплождане.
- 3.4. Изменчивост възникнала чрез хибридизация и подложена на действието на движещ отбор в обширна панмиксна популация.
- 3.5. Хибридизационна изменчивост, закрепена чрез близкородствено кръстосване.
- 3.6. Хибридизационна изменчивост, закрепена чрез инбридинг (самооплождане).
- 3.7. Изменчивост, възникнала в резултат на мутации, подложени на действието на движещ отбор в обширна панмиксна популация.
- 3.8. Мутационна изменчивост, подложена на близкородствено кръстосване.
- 3.9. Мутационна изменчивост, закрепена бързо в резултат на инбридинг (самооплождане).

Като се има предвид, че етапите на видообразуването не са само два, то пътищата на видообразуване са много повече от изброените девет.

### **4. Пространствени отношения в популационните системи**

Пространствените отношения в популациите са три типа: алопатрия, междинна симпатрия и биотична симпатрия. При комбинацията на пространствените модели с разгледаните девет пътя на видообразуване се получават множество комбинации, но не всички те могат да съществуват в природата. Някои от основните са:

- 4.1. Географско видообразуване – осъществява се на базата на бавна изменчивост под действието на движещ отбор в обширна алопатрична популационна система в условията на свободна панмиксия.
- 4.2. Квантово видообразуване – осъществява се на основата на постепенна изменчивост, вследствие действието на инбридинга в различните му форми в алопатрична популационна система.
- 4.3. Видообразуване чрез хибридизация – осъществява се рядко в природата, дължи се на създаването на нови алелни комбинации, в следствие от инбридинга, в пространствено взаимоотношение на биотична симпатрия.
- 4.4. Видообразуване чрез алополиплоидия (амфидиплоидия) – осъществява се на основата на нови алелни комбинации, получени в следствие на мутации и последваща рекомбинация и инбридинг в пространствено взаимоотношение на биотична симпатрия.

Възможни са няколко модела – междинно симпатрично видообразуване, биотичносимпатрично видообразуване и др., които теоретично биха могли да съществуват, но не са доказани в природни популации.

### Понятие за среда и фактори на средата (екологични фактори)

Среда на обитаване е онази част от околната среда, която обкръжава организма и въздейства пряко или косвено върху най-важните му функции като растеж, развитие, цъфтеж, опрашване, оплождане, размножаване и др. Средата на обитаване на всеки организъм включва множество компоненти с органичен или неорганичен произход. Всеки вид има своя собствена среда. За паразитите това е организъмът на гостоприемника, докато за някои сапрофити, които се хранят с гниещи органични вещества, такава среда може да бъде мъртвото органично вещество.

Едно от най-важните свойства на живите организми е приспособяването им (адаптация) към условията на околната среда и регулирането на жизнената им дейност в съответствие с периодичните и непериодичните промени в нея.

Съвкупността от жизнено важните и незаменими за всеки организъм елементи на средата се нарича *условия за съществуване*, а отделните компоненти на средата за съществуване, които оказват пряко или косвено влияние върху организмите, се наричат *екологични фактори*.

Съществуват редица класификации на екологичните фактори, в основата на които са предложени различни критерии. Най-широко разпространение е получила класификацията, предложена от Наумов (1963), използвана и от Даждо (1975), Каменов (1988) и др. В зависимост от произхода и механизма на въздействие са обособени три основни групи екологични фактори:

**1. Абиотични фактори** са целият комплекс от елементи на неживата природа, които оказват пряко или косвено влияние върху организмите. Според Радкевич (1983) това е сборно понятие, което включва съвкупността от условията на неорганичната материя, въздействащи върху организмите и техните съобщества. Те включват: *климатични* или *атмосферни фактори*, към които се отнасят светлината и лъчистата енергия на Слънцето, температурата, влажността на въздуха, валежите и снежната покривка, атмосферното налягане, вятърът, газовият състав на въздуха, стратификацията на атмосферата и движението на въздушните маси (вятър); *едафични (почвени) фактори*, които определят физичните свойства, механичния и химичния състав на почвата; *геоморфологични (орографски) фактори*, които определят особеностите и характера на релефа; *хидрологични фактори*, които определят особеностите на водната среда.

**2. Биотични фактори** са всички форми на вътрешовидови и междуовидови взаимоотношения между живите организми. Едни от тях могат да служат за храна, други се явяват среда на обитаване, трети участват в размножаването и пренасянето на семената на растенията. Има и такива, които оказват химично въздействие (алелопатия) или механично въздействие.

**3. Антропогенни фактори** са всички дейности на човека, които пряко или косвено са свързани с изменения в условията на околната среда. През последните десетилетия, антропогенните фактори са се превърнали в изключително мощна сила, която нарушава крехкото равновесие между отделните компоненти на биосферата. По силата си на въздействие могат да се равняват дори на геологичните процеси, които променят средата в продължение на хиляди, дори милиони години, а антропогенните го правят изключително бързо.

В зависимост от изменчивостта и приспособителната реакция на организмите Каменов (1988) отделя две основни групи фактори на средата: *устойчиви*, които не оказват влияние върху географското разпространение и числеността на популациите (такива са: земното притегляне, състава на атмосферата, хидросферата и литосферата, релефа и др.), и *неустойчиви* – изменящи се фактори, които биват *периодични* и *непериодични*. Първите са свързани с въртенето на Земята около оста ѝ и около Слънцето и обуславят периодичните изменения на времето и климата. Те обуславят денонощния и годишния ход на метеорологичните елементи, а самите организми са се приспособили към тази периодичност. Към периодичните фактори се отнасят слънчевата радиация, фотопериодизмът, приливите и отливите и др.

Към непериодичните фактори се отнасят абиотичните фактори, които са свързани с нахлуването на атмосферни фронтове, циклони и антициклони и свързаните с тях резки изменения на времето (облачност, вятър, валежи, температура и др.), биотични фактори (нападение от болести, неприятели и паразити, нападение от хищници) и антропогенни фактори (изсичане на горите,

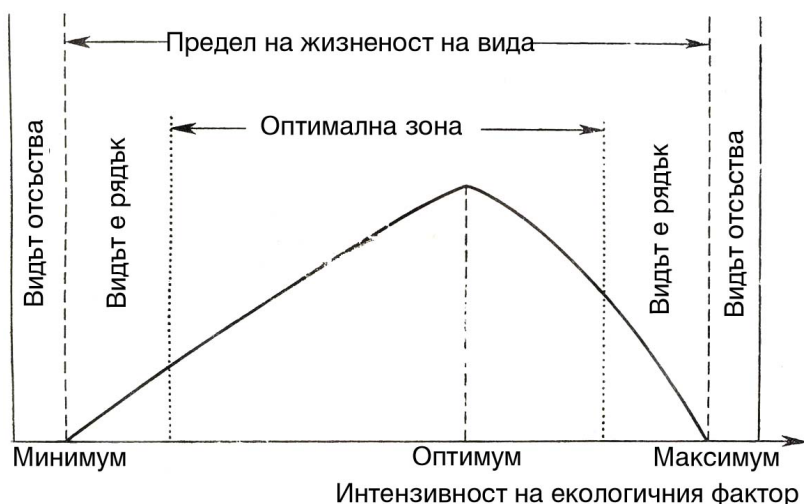
неправилно земеделие, аварии в АЕЦ, ядрени взривове и много други). Антропогенните фактори често внасят трайни изменения в условията на околната среда. Важна особеност е, че тяхното въздействие върху биосферата може да бъде положително или отрицателно. Положителни са въздействията, свързани например с дрениране на заблатени участъци, изграждане на полезащитни горски пояси и залесяване, разсейване на облаци и мъгли, борба срещу градушките, мразовете и други неблагоприятни явления на времето и климата. Отрицателните въздействия най-често са свързани с внасянето на съществени изменения в микроклимата, а оттук – и в останалите компоненти на биосферата. Те са най-опасните въздействия за живите организми.

Непериодично изменящите се фактори обикновено не оказват съществено влияние върху сезонните биологични цикли. Тяхното влияние се ограничава главно върху числеността и равномерното разпределение на популациите върху дадена територия. При голяма честота и продължителност те могат да доведат до трайни изменения и в периодичността на сезонните явления. Такъв е случаят със замърсяването на атмосферата и увеличената концентрация на т.нар. „парникови газове“, довели до трайни изменения на климата през последните две десетилетия в глобален и регионален мащаб.

В зависимост от характера на въздействие върху организмите екологичните фактори могат да се разделят на *пряко* или непосредствено *въздействащи* (светлина, топлина, влага и др.) и *косвено въздействащи* (надморска височина, релеф, наклон и изложение на склона и др.). Това влияние може да бъде различно както за отделните видове, така и за един и същи вид, но през отделни периоди и етапи от неговото развитие. Независимо от това могат да се отделят и общи закономерности в характера на въздействието на екологичните фактори върху организмите.

Общи закономерности при действието на факторите на средата върху организмите. Основата за взаимодействие между живата и неживата материя, което в най-голяма степен определя и жизнената дейност на организма – растеж, развитие, цъфтеж, опрашване, оплождане, размножаване и др., е динамичното равновесие между него и обкръжаващата го среда, което се нарича хомеостаза.

Въздействието на отделните екологични фактори силно зависи от тяхното количествено изражение – интензивност (степен на въздействие), продължителност, честота и диапазон на действие (амплитуда), формулирано като закон от Клементс и Шелфорд (1913), наречен **Закон за оптимума** (фиг. 1).



**Фиг. 1.** Интензивност на жизнените функции на организма, в зависимост от колебанието на екологичния фактор (по Дажо, 1975)

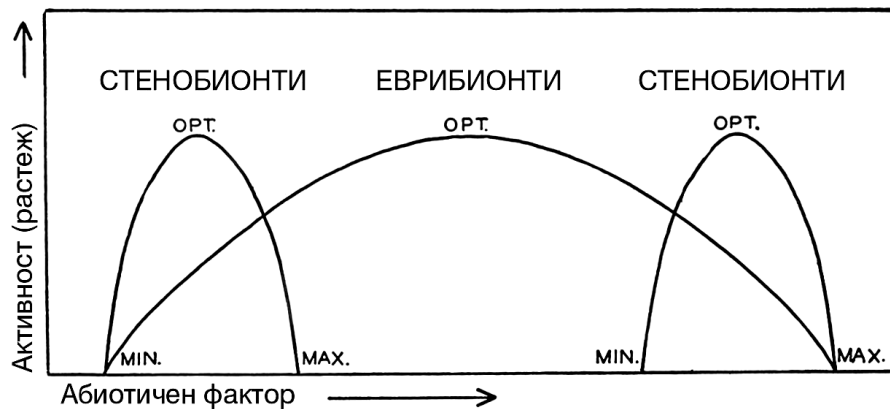
Една от основните характеристики за въздействие на отделните фактори е амплитудата – разликата между максималната и минималната стойност, която определя размаха или границите на вариране на екологичния фактор. За жизнената дейност на всеки организъм са характерни три кардинални точки – минимумът и максимумът, които определят критичните стойности за живота му, извън пределите на които той загива, и *биологичният оптимум* – най-благоприятните за вида

стойности на фактора, при който физиологичните процеси и развитието са най-добри. Само в зона оптимум настъпва размножаване.

С отдалечаване от оптимума и приближаване към крайните точки (минимум и максимум), жизнените процеси в организмите отслабват, те изпитват все по-нарастващ стрес, който определя зоната на угнетяване или *песимума*. Заедно с оптималната зона те определят степента на поносимост на видовете към даден фактор, а амплитудата на вариране на фактора – от неговия минимум до максимума, определя границите на толерантност или устойчивост на вида. Тесният диапазон на толерантност показва адаптация на организма към конкретни стойности на даден фактор като например сухоустойчивост, устойчивост към студ и др.

Способността на организмите да се адаптират към колебанията на един фактор или комплекс от фактори определя тяхната *екологична пластичност* (валентност, бионтност). Колкото по-широк е диапазонът, в границите на който видът може да съществува, толкова по-висока екологична пластичност притежава и толкова по-добра е неговата адаптация към резки изменения в условията на обкръжаващата го среда, и обратно – ограничени възможности за приспособяване към такива колебания имат екологически слабо пластичните или непластичните видове (Odum & Barrett, 2004).

В зависимост от екологичната пластичност всички организми се делят на две групи – *еврибионти* (eugos – широк) и *стенобионти* (stenos – малки, тесни) (фиг. 2).



**Фиг. 2.** Екологична пластичност на видовете (по Odum & Barrett (2004), с изменения)

Видове, които могат да съществуват при сравнително малки отклонения на екологичните фактори от оптималната зона и в сравнително тесни граници на толерантност или устойчивост на вида, се наричат *стенобионтни* или тясно специализирани. Тези видове притежават *ниска* екологична пластичност.

Организмите, които могат да съществуват при сравнително голям диапазон на вариране на екологичните фактори и притежават висока екологична пластичност, се наричат *еврибионтни* или широкоспециализирани. Тези видове притежават *висока* екологична пластичност.

Затова еврибионтността и стенобионтността характеризират отношението и степента на адаптация на организмите към средата и отделните фактори. За тази цел към названието на съответния фактор се използват приставките *еври-* или *стено-*. Видовете, които дълго време са се развивали при сравнително постоянни условия на външната среда, впоследствие губят екологичната си пластичност и придобиват чертите на стенобионтност и обратно – в условията на голям диапазон на вариране на екологичните фактори те повишават своята екологична пластичност и стават еврибионтни. Както подчертават Odum & Barrett (2004), стенобионтността на някои растителни и животински видове позволява тяхното използване в качеството им на екологични индикатори.

Всички екологични фактори са тясно свързани и въздействат комплексно върху организмите. Тяхното действие се основава на следните основни биологични закони (по Каменов, 1988):

**Закон за равностепенност или незаменяемост** на основните фактори за живота. Същността на този закон се състои в това, че нито един от жизнено необходимите фактори (въздух, светлина,

топлина, влага), не може да бъде нито изключен, нито заменен с друг. Всички те са необходими за живота.

**Закон за неравнозначност или неравноценност** на факторите на средата. Съгласно този закон, по своето действие върху организмите факторите на средата се делят на основни или незаменими – които оказват непосредствено и силно влияние върху организмите, и без които популацията не може да съществува (светлина, топлина, влага, биогенни елементи, съдържание на незаменими макро- и микроелементи в почвата), и второстепенни – които имат косвена роля, като усилват или отслабват действието на основните фактори. Към тях се отнасят облачността, вятърът, атмосферното налягане, нивото на подпочвените води, прозрачността на водата и др.

**Закон за минимума** или лимитиращия (ограничаващия) фактор. Съгласно него при неизменящи се други условия оптималното развитие и максималната продуктивност на организмите се определя от този фактор, който се намира в минимум или в излишък. Факторите на средата, които са най-отдалечени от оптимума, затрудняват в най-голяма степен съществуването на вида. Той е заплашен даже и тогава, когато при оптимално съчетаване на всички останали фактори един от тях излезе извън границите на толерантност или устойчивост на вида (максимум и минимум). Към ограничаващите фактори се отнасят особеностите на климата – недостиг на влага или преовлажняване; късни пролетни и ранни есенни мразове и др. Например лимитиращ фактор в полусухите и сухите райони е влагата. В същото време тя се явява лимитиращ фактор и в заблатените и преовлажнените територии.

**Закон за оптимума** или съвкупното действие на факторите. Съгласно този закон всички фактори са взаимосвързани и действат в комплекс, но най-добро развитие и най-висока продуктивност се обезпечава само при оптималното съчетаване на всички екологични фактори.

**Закон за критичните периоди.** Съгласно него през отделни периоди и етапи от развитието си организмите са особено чувствителни към количественото значение на факторите на средата и особено към основните фактори – светлина, топлина и влага. За по-голяма част от висшите растения, например, критичен по отношение на влагата е периодът около цъфтежа. По отношение на температурата критичен към резки понижения в температурата на въздуха е целият период на образуване на репродуктивните органи (образуване на съцветия, цъфтеж, образуване на завръз, зреене). При животните неблагоприятното въздействие се проявява най-силно през периода на размножаване и хибернация.

**Закон за относителната независимост на адаптация на организмите,** съгласно който организмите могат да притежават висока адаптация към един екологичен фактор, но ограничени възможности към други фактори на средата; Тук е в сила и *правилото за екологичната индивидуалност*, съгласно което всеки вид притежава свои специфични адаптивни възможности. По-широко разпространение са получили организмите с по-широк обхват на поносимост към голям брой екологични фактор.

Организмите съществуват в диалектическо единство с непрекъснато променящите се условия на жизнената среда благодарение на своите приспособителни механизми или адаптивна реакция. Тяхна основна цел е постоянството на вътрешната среда в съответствие с промените на външната среда (хомеостаза), т.е. динамичното равновесие на структурата и процесите на организма при изменящите се условия на средата.

### Екосистема – същност и дефиниция

Всяко съобщество от организми се намира в диалектическо единство и връзка с неорганичната среда – биотопа. Връзката на биоценозата с биотопа има материално-енергетичен характер. Всяка съвкупност от биоценоза и биотоп, в която може да се осъществява кръговрат на веществата и енергията, се нарича екосистема. Одум (1971) дефинира екосистемата като: „всяко единство между живите организми от определен участък и техните взаимодействия с физичната среда, което е организирано така, че потокът на енергията да създава точно определена трофична структура, видово разнообразие и кръговрат на веществата в тази система, се нарича екосистема“.

Екосистемата е основната функционална единица в екологията, доколкото в нея влизат организми и нежива среда, компоненти, взаимно влияещи един на друг и необходими за поддържане на живота в тази форма, в която съществува на Земята. Тя фактически представлява относително самостоятелна структурна единица, в която съобществото на организмите е енергетично свързано с неорганичната среда чрез биогенния кръговрат, който е цялостен и метаболитно затворен. Този процес на трансформация и пренос на материя се осъществява от взаимодействащите си екологични групи на биопроизводителите (продуценти), биопотребителите (консументи) и биоразградителите (редуценти). Продуцентите са автотрофни организми, които съществуват за сметка на неорганичните елементи на средата и произвеждат органична материя. Консументите са хетеротрофни организми, използващи готово органично вещество като източник на енергия. Редуцентите живеят за сметка на мъртвото органично вещество, което разлагат и минерализират. Най-голямо разнообразие в кръговрата на неорганичните елементи внасят консументите, които са представени изключително от животни. Благодарение на тях се ускорява кръговратът на неорганичните елементи в екосистемата и придвижването на веществата в други екосистеми. Това дава основание да се твърди, че и най-голямата екосистема на Земята няма напълно затворен кръговрат на веществата.

Границите на екосистемите трудно могат да бъдат определени, тъй като голяма част от подвижните видове влизат едновременно в състава на няколко биоценози. Сложните междувидови взаимоотношения, определящи функционалната цялост на екосистемите, се отличават с относителна свобода на структурните зависимости между отделните компоненти. В зависимост от динамиката на числеността и биологичната активност на отделните популации, се изменя както посоката, така и интензивността на потока на веществата и енергията.

Организацията на живата материя под формата на екосистеми е едно от необходимите условия за съществуване на живота. Разнообразието на живите организми осигурява тази степен на интензификация на кръговрата, която е необходима за равновесието и неограниченото съществуване на биогенните елементи на Земята.

### Трофична структура на екосистемите

Функционалната структура на екосистемата представлява преди всичко хранителни взаимоотношения между организмите и средата. Всяко съобщество може да се представи като хранителна мрежа, която представлява схемата на трофичните връзки между видовете, влизащи в състава му. Хранителната мрежа се състои от няколко хранителни вериги, всяка от които се явява отделен неин канал. Хранителните вериги отразяват пътя на преминаване на хранителните вещества и енергията през различните трофични нива. Всички звена във веригата са взаимно свързани. Опростената схема на една хранителна верига включва трите основни групи организми: продуценти, консументи от различен порядък и редуценти. Те образуват трофичните звена на хранителната верига, през които се извършва предаването на хранителните вещества. Успоредно с предаването на храната се извършва и предаване на енергията, която преминава през различни енергетични нива.

Първото трофично ниво се заема от автотрофните организми – продуценти (П). Това са фотосинтезиращи растения, способни да образуват органични вещества, богати на енергия. Първичните продуценти са важни за всички екосистеми, защото всички останали компоненти на екосистемата зависят пряко или косвено от запаса на енергия, натрупан в тях. Второто трофично ниво е представено от хетеротрофни организми – консументи. Тревопасните животни се означават като първични консументи (К1), а хранещите се с тях животни образуват третото ниво и се означават като вторични консументи (К2) или първични хищници. Четвъртото ниво се образува от третичните консументи (К3) или вторични хищници – хищни животни, хранещи се с първичните хищници. След отмиране на индивидите мъртвата материя се разгражда от редуцентите (Р).

Съществуват различни типове хранителни вериги. Първият вид е хранителната верига на хищниците, която започва от автотрофните растения, след което енергията и веществата преминават към консументите от различен порядък – фитофаги (например насекоми), зоофаги (например пойни птици), които служат за храна на по-едри от тях грабливи птици (консументи от трети порядък). Тази хранителна верига се характеризира с това, че хранителните вещества и енергията се предават последователно през все по-нарастващи по големина консументи.

Хранителната верига на паразитите започва с растителен или животински организъм (гостоприемник), след което хранителните вещества и енергията направо преминават в паразитите, които също могат да бъдат от няколко порядъка.

При хранителната верига на сапрофагите растителните и животински органични отпадъци направо се използват като източник на вещества и енергия от сапрофагите, след които следва последното звено на хранителната верига – редуцентите.

Тези типове хранителни вериги не се срещат в чист вид в природата, тъй като един вид може едновременно да заема няколко нива в една хранителна верига или да участва в състава на няколко хранителни вериги. По такъв начин в екосистемата възникват сложни хранителни взаимоотношения, представляващи единни комплекси от много хранителни вериги, наречени хранителни мрежи. Това са хранителни вериги, свързани помежду си от общи хранителни звена. Колкото по-сложни са хранителните взаимоотношения между отделните видове в биоценозата, толкова по-сложна е хранителната мрежа и по-устойчиво е съответното съобщество.

Предаването на енергията в екосистемата става от нискостоящо към високостоящо равнище, в съответствие с първия и втория закон на термодинамиката (със загуба на топлина). При всеки преход на храната от едно трофично звено на друго се губи голяма част от съдържащата се в нея енергия (80 – 90%). Това ограничава броя на възможните трофични звена в хранителната верига до 4 – 5. Колкото тя е по-къса, толкова по-голямо е количеството на достъпната енергия за участващите в нея организми и обратно. В резултат на това намалява и броя на организмите, които могат да се поддържат от тази енергия, т.е. намалява числеността, а се увеличават размерите на отделните индивиди. По-големите размери са свързани с по-нисък интензитет на обменните процеси и следователно с по-малко количество необходима енергия.

Дължината на хранителните вериги зависи от:

- 1) количеството на достъпната енергия, която зависи от ефективността на функциониране на продуцентите;
- 2) ресурсите на местообитанието – наблюдават се случаи на високи стойности на първична продукция и къси хранителни вериги и такива, при които има недостатъчно първична продукция и дълги вериги.
- 3) видовото и функционалното разнообразие на биоценозите;
- 4) създалите се на тази основа регулаторни механизми.

Хранителната структура е най-чувствителното звено в екосистемата и лесно може да бъде нарушена, особено в бедни биоценози. В простите биоценози, изградени от малък брой видове, хранителните вериги са от линеен тип и трофичната структура може много лесно да бъде нарушена при отпадане на един от тях, докато в сложните биоценози хранителните вериги са от тип хранителна мрежа и отпадането на един вид не оказва съществено влияние върху функционалната им устойчивост, тъй като той може да бъде заменен от друг, равностоеен в екологично отношение.

В резултат на протичането на енергия по хранителните вериги всяко съобщество придобива определена трофична структура, която често се използва за характеристика на типа екосистема – горска, езерна, речна, тревна. Трофичната структура е фундаментално свойство на всички съобщества и екосистеми, благодарение на което то се намира в равновесие със средата и участва

по определен начин в кръговрата на веществата и използването на слънчевата енергия. При хронични стресови въздействия върху екосистемите, трофичната структура може да се промени до известна степен съобразно с приспособленията на биотичните компоненти към стресовия фактор. Създава се ново равновесно състояние, което не е така устойчиво. При поява на този стресов фактор може да се стигне до деградация на съобществата.

### **Екологични пирамиди**

Трофичната структура обикновено се изгражда в графичен вид под форма на екологична пирамида, тъй като хранителните взаимоотношения на организмите в екосистемата са подчинени на определени количествени закономерности. При построяването на пирамидата чрез правоъгълници се изобразяват хранителните равнища. В основата се разполага продуцентите, над тях първичните консументи, а над тях съответно вторичните и третичните консументи.

Тъй като предаването на хранителните вещества и енергията в хранителните вериги се извършва със значителни загуби, съгласно принципите на термодинамиката, то всяко следващо трофично звено ще съдържа по-малко биомаса и енергия от предходното. От тук следва, че и броят на организмите трябва да намалява в горните нива на хранителните вериги. Когато пирамидата е най-голяма в основата си и постепенно намалява, тя се нарича права пирамида. Когато в основата се пирамидата е по-малка от следващото хранително равнище, тя се нарича обърната пирамида.

Екологичните пирамиди отразяват количествено отношението между биологичните компоненти в екосистемите или в отделни звена на трофичната верига – хищник-жертва и т.н. В зависимост от използваните параметри за характеристика на тези количествени отношения, екологичните пирамиди биват три основни типа:

1) **Пирамиди на числеността** – отразяват броя на индивидите във всяко звено на хранителната верига (числеността на различни функционални биологични компоненти). Според нея броят на индивидите във всяко следващо ниво на хранителната верига е по-малък от този в предходните, а размерите им нарастват обратно пропорционално на броя им. Пирамидата на числеността на популацията може да се обръща или частично да се обръща, т.е. основата може да бъде по-малка, отколкото един или няколко върхни етажа. По този начин се получават по-малки размери на продуцентите и по-големи размери на консументите. Формите на пирамидите на числеността са различни за различните съобщества в зависимост от това малки (планктонни, тревни) съобщества или големи (горски) са размерите на популациите. Пирамидите на числеността общо взето не дават реално представа за функционалната роля на отделните трофични нива и на елементите, които ги формират (популации или части от популации).

2) **Пирамиди на биомасата** – отразяват съотношението на биомасата на организмите, заемащи отделните трофични нива в хранителната верига, в тегловни единици (обща суха биомаса, калорийност или друга мярка на съотношение между общото количество живо вещество за функционалните компоненти). Пирамидите на биомасата по-добре отразяват ролята и съотношението на отделните функционални групи. Съгласно посочената закономерност в повечето суходомни екосистеми количеството на биомасата във всяко предходно звено на хранителната верига е по-голямо от следващото. В суходомните хранителни вериги, завършващи с микроорганизми обаче, тази закономерност не е валидна. Тя не се спазва и във водните екосистеми, особено в моретата и океаните, където пирамидата на биомасата е обърната, т.е. основата на пирамидата е по-малка, тъй като първоначалните нива на хранителната верига съдържат по-малко биомаса от следващите. Това обаче не е причина за нарушаване на устойчивостта на водните екосистеми и е възможно поради изключително високата продуктивност на основния продуцент в тях – фитопланктона, поради което той, по-малък по биомаса, може да изхрани следващите нива с по-голяма биомаса. Освен това поради увеличаване на продължителността на живот на видовете, заемащи горните нива на хранителните вериги във водните екосистеми, в тях има тенденция към задържане на биомаса.

3) **Пирамиди на енергията** – отразяват потока на енергия или продуктивността на последователните трофични нива. Установено е, че при използване на данните за числеността се надценява функционалната роля на малките организми в една екосистема, а при използването на данните за биомасата – ролята на едрите организми. Числеността и биомасата във функционалната екология не са подходящи за оценката на ролята на силно различаващи се по отношението

интензивност на метаболизма/размери на организмите. Пирамидите на енергията отразяват скоростта, количеството на потока и загубата на енергия от едно трофично ниво към друго. Те не се влияят от други закономерности и винаги имат правилна форма съгласно втори закон на термодинамиката – имат широка основа и се стесняват към върха. Чрез тях могат да се съпоставят различни екосистеми и да се оцени функционалната роля на едни и същи или на различни популации в тях. Може да се изчислят не само точните количества енергия в отделните звена, но и усвояването и загубата ѝ при преходите.

### **Поток на енергията в екосистемите**

За разлика от веществата, които се движат в затворен кръг, енергията се движи едностранно. При преминаването ѝ от едно хранително ниво на друго, тя постепенно се изразходва. Високата степен на вътрешна подреденост на биологичните системи и нейното поддържане са свързани със значителен разход на енергия, поради което в последното хранително звено на екосистемата достига незначително количество от погълнатата от първото звено енергия. Основна роля в процеса на преноса на енергия в екосистемата играят автотрофите и по-точно количеството биомаса, което те създават и което ще се потребява от останалите трофични нива. Приема се, че до Земята достига около 43% от слънчевата енергия и едва 1% от нея се усвоява от автотрофите. Половината от свързаната при фотосинтезата енергия се изразходва за дишане на растенията, а останалата половина постъпва в хранителната верига. Около 80 – 90% от свързаната енергия на дадено трофично ниво се разсейва под форма а топлина и на следващото ниво постъпват едва 10 – 20%.

Макар и незначително, количеството на енергията, използвана в биогенния кръговрат на веществата, е достатъчно за синтеза на огромно количество биомаса. Цялото количество биомаса, произведено за една година от всички екосистеми на биосферата, се нарича обща биомаса. От количеството на първичната продуктивност зависи ефективността на преноса на енергия от едно звено в друго. За да се прогнозира характерът на движение на енергията в дадена екосистема, трябва да се знаят три различни ефективности на преноса ѝ:

1) **ефективност на консумиране** – процентът на сумарна продукция на едно трофично ниво, който действително се потребява от следващото трофично ниво. За фитофагите (първични консументи) това е количеството енергия, произведено за единица време във вид на чист продукт от продуцентите, което постъпва в храносмилателния тракт на растителноядните животни. За вторичните консументи това е количеството биомаса, произведено от фитофагите, което се поглъща от хищниците. Останалата енергия се губи или под формата на топлина, или отива директно при редуцентите след смъртта на фитофагите. Счита се, че ефективността на консумиране като цяло е ниска при фитофагите и хищниците.

2) **ефективност на асимилация** – процентът енергия от храната, попадаща в храносмилателния тракт на консументите от дадено трофично ниво, преработена в достъпна и усвояема форма, нужна за растеж или за извършване на работа. Останалата част се губи под формата на екскременти и попада при редуцентите. Установено е, че ефективността на асимилация е ниска при фитофагите и детритофагите, но висока при хищниците, тъй като животинската храна се преработва и асимилира по-бързо и по-лесно в сравнение с растителната.

3) **ефективност на продуциране** – процентът на асимилирана енергия, включена в произведената биомаса. Останалата енергия, попадаща в съобществото, се губи като топлина и за дишане. Ефективността на продуциране е различна и зависи също и от систематичното положение на организмите. Например за безгръбначните е висока (30 – 40%), тъй като те изразходват сравнително малко енергия и по-голямата част отива за образуване на биомаса. При гръбначните животни с непостоянна температура ефективността е около 10%, а при тези с постоянна температура – едва 1 – 2%, защото голяма част от енергията отива за поддържане на телесната температура. За микроорганизмите е характерна висока ефективност на продуциране, тъй като те имат къс жизнен цикъл, малки размери и бързо обновяване на популацията.

Пренасянето на енергията в екосистемата има каскаден характер, а пренасянето на веществата – кръгов (цикличен). В противен случай се създава впечатлението, че биологичните процеси и по-точно кръговратът на веществата могат да изчерпят енергетичните възможности на екологичните системи, в това число и на биосферата.

### **1. Интерпретация на целите – философски, психолого-педагогически и методически аспект**

Проблемът за целите в процеса обучение е свързан с един от трите въпроса, на които учителят трябва да отговори при подготовката си: „За какво ще се учи?“.

Отговорът на този въпрос може да бъде разгледан на три нива на обобщеност:

*Ниво 1 (философско).* Във философски аспект целта се определя като идеален образ в съзнанието на субекта за очакван резултат от бъдеща дейност. Целта е философска категория и е един от елементите на съзнателната дейност на човека. Целите са характеристика на съзнанието, те са в основата на познанието за света и на себепознанието.

*Ниво 2 (психолого-педагогическо).* Това равнище е представено от процеса целеставяне, което обхваща два взаимосвързани аспекта:

- личностно-фундаментален – формиране на ключови компетентности и качества, осигуряващи мобилност и приспособимост на личността в житейски и професионални ситуации;
- личностно-прагматичен – усвояване на определени знания, умения и начини на поведение с цел изпълнение на определени социални роли.

*Ниво 3 (методическо).* Това ниво е представено от процесите целеформулиране и целерезализиране. Обикновено учителят е ангажиран във формулирането на целите на обучение, а учениците, съвместно с учителя участват в реализиране на целите.

### **2. Таксономичен подход за определяне на педагогически цели**

Началото на педагогическите таксономии е поставено чрез описание на целите в когнитивната област (Б. Блум), а през следващите десетилетия и в други области – афективната и психомоторната.

Когнитивната таксономия на Б. Блум представя и подрежда познавателните (интелектуалните) умения в *шест категории*: познание (знание), разбиране, приложение, анализ синтез и оценка (фиг. 1).

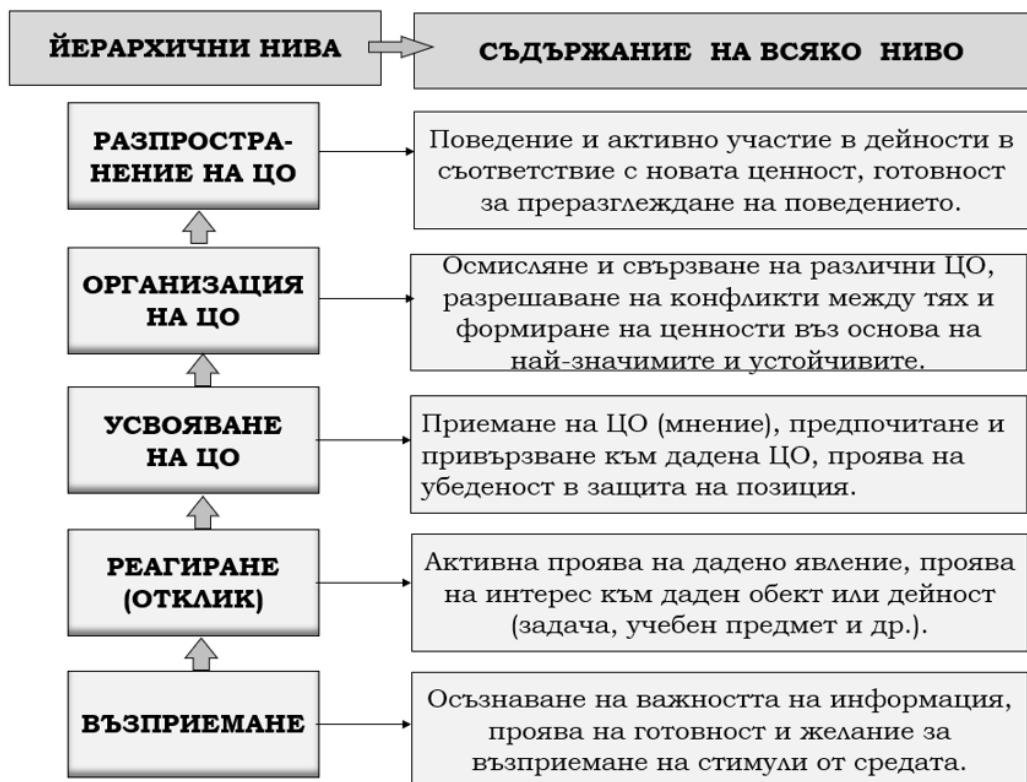
Категориите са подредени в йерархия, от най-простото – припомнянето на знанията, до най-комплексното – оценката, свързана с изразяване на съждение за ценността и значимостта на една или друга идея. Всяко следващо йерархично ниво включва в себе си предходните.

През 2001 г. Л. Андерсън обновява таксономията на Блум като запазва шестте категории (познавателните умения), но заменя съществителните с глаголи (напр. вместо знание се използва запомняне, вместо приложение – прилагане и пр.). В тази ревизирана версия редът на двете от нивата е променен – оценяването е след анализа, а най-високо в йерархията е създаването (планиране и генериране на решения на творчески задачи).

Афективната таксономия на педагогическите цели е конструирана от Д. Кратуол и съватори. Тя е йерархична система и включва пет взаимосвързани нива, на които се развиват нагласите и ценностните ориентации на ученика (фиг. 2).



Фиг. 1. Когнитивна таксономия на Блум – съдържание на йерархичните нива



Фиг. 2. Афективна таксономия на Кратуол и к-в – съдържание на йерархичните нива

Психомоторните педагогически таксономии са свързани с формирането на двигателни умения или физически способности (умения за работа с компютър, с лабораторни прибори и др.).

Психомоторните умения са подредени в йерархия и напредват от базисни, по-прости рефлексивни действия към действия, изискващи по-голяма сръчност, точност и координация.

Р. Дейв предлага психомоторна таксономия, която включва 5 категории (фиг. 3).



Фиг. 3. Психомоторна таксономия на Р. Дейв

### 3. Стандартите и учебните програми по биология като нормативен модел на целите

Държавният образователен стандарт (ДОС) за общообразователна подготовка (ООП) е съвкупност от изисквания за резултатите от обучението по всеки общообразователен учебен предмет в края на всеки етап от съответната степен на образование. ДОС поставя целите на обучение под форма на очаквани резултати – знания, умения и нагласи (отношения), които трябва да придобие ученика в края на даден етап от своето образование. Очакваните резултати са определени като компетентности, които се очаква учениците да придобият по всеки предмет в края на всеки етап от дадена образователна степен.

Учебните програми са пряко детерминирани от ДОС за ООП. Учебната програма е документът, който определя целите на обучението, учебното съдържание и резултатите от обучението за даден общообразователен учебен предмет в съответния клас. Учебната програма конкретизира компетентностите на учениците като очаквани резултати от обучението по всеки общообразователен учебен предмет, изучаван в съответния клас.

Учебната програма е предназначена за учителя, като в нея са посочени очакваните резултати, към които той трябва да ориентира обучението. Тя е основният нормативен документ, който служи за годишното и урочното планиране, както и за оценяването на резултатите от обучението по учебния предмет в съответния клас.

В рамките на учебната програма, целите на обучение, възпитание и развитие са представени на 2 йерархични равнища:

- Ниво 1 – под форма на обобщени резултати (знания, умения, отношения), очаквани в дадена област на компетентност, в края на обучението по конкретен учебен предмет за даден клас.
- Ниво 2 – под форма на очаквани резултати по конкретни теми от учебното съдържание.

### 4. Конкретизация на целите на обучението по биология

Целите на обучение, възпитание и развитие по биология, определени в учебните програми за даден учебен предмет, следва да се конкретизират до ниво методична (урочна) единица. Така конкретизирани, тези цели се означават като „цели на урока“.

Целите на урока се формулират като очаквани резултати, които включват следните 3 структурни елементи:

- Глагол (умение);
- Учебно знание (понятие или понятия, закони, закономерности, теории);
- Средство – изображение, схема, модел, текст, таблица, опитна постановка и др.

Пример: ученикът да разпознава в текст или изображение жизнени процеси при растения и животни.

Конкретизацията на целите за отделна методична единица се осъществява като формулиране на:

- *крайна цел* и
- *междинни цели* – отделните стъпки (действия) за постигане на крайната цел.

Крайната цел включва обекта на усвояване (представа, понятие, система от понятия и др.). Представя се като изречение, което включва глагол (формиране, систематизиране и др.), учебното знание (напр. понятие, система от понятия и др.) и основата, на която ще се формира знанието (таксономична, структурна, функционална и др.).

Междинните цели са подведени под израза: „*След изучаване на темата, ученикът трябва да знае и може да...*“. Междинните цели се представят като изречения, включващи конкретни глаголи (умения), учебното знание (за конкретната тема) и средствата за неговото усвояване (схема, текст и др.). Целите се извеждат от учебната програма, от очакваните резултати за тема учебно съдържание.

### 1. Съдържание на образованието – обща характеристика.

В по-общ аспект, съдържанието на средното образование се интерпретира като модел на социалната поръчка на обществото. Социалната поръчка е израз на обществените потребности и изисквания към личностните качества на подрастващото поколение.

Съдържанието на образованието, в т.ч. биологичното, се разглежда в контекста на общата идея – качествено образование за всеки, при търсене на единство между личните потребности (ценности, семейни традиции, реализация и др.) и обществените потребности (социално значими качества на личността, демографска и екологична култура и др.).

В по-конкретен аспект, съдържанието на образованието представлява интерпретация за състава, предметното съдържание, структурата и функциите на образованието.

### 2. Основни нормативни документи за съдържание на биологичното образование в средното училище

Съдържанието на средното образование се разкрива в следните взаимосвързани нормативни документи:

- *Закон за предучилищното и училищното образование (ЗПУУО)*, приет 2015 г., след изменения и допълнения е в сила от 2017 г.;
- *Учебен план (ДОС за учебен план)*, приет с Наредба № 4 от 2015 г.);
- *Държавни образователни стандарти (ДОС) за общообразователна подготовка (ООП) и за профилирана подготовка (ПП)*, утвърдени с Наредба № 5 за ООП, 2015 г.; Наредба № 7 за ПП, 2016 г.;
- *Учебни програми* по различните учебни предмети за даден клас.

*Учебно-методически комплекс (УМК)* – взаимосвързани продукти за съдържание и реализация на образователния процес. Структуро-определяща роля в УМК има учебника.

В ЗПУУО могат да бъдат изведени няколко основни акцента, отнасящи се до структурата и съдържанието на училищното образование.

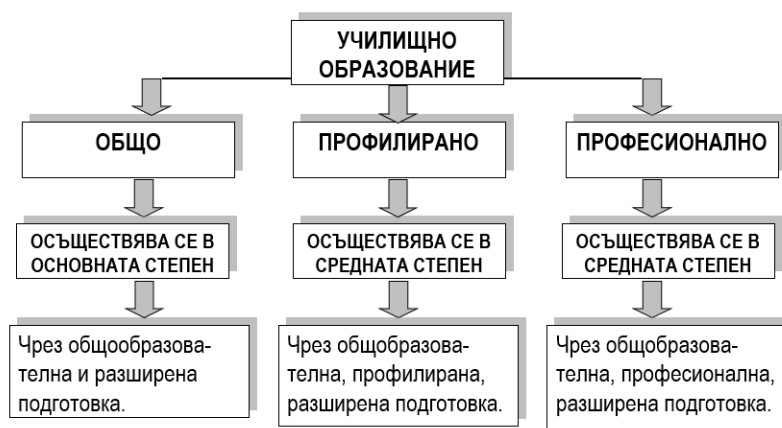
Основни структурни елементи на системата училищно образование са образователна степен и образователен етап. Образователната степен е период от обучението, в който се поставят относително самостоятелни цели, има относително завършен характер и осигурява подготовка на учениците като основа за по-нататъшното им обучение, както и за реализация в обществената практика.

В ЗПУУО е регламентирана двустепенна структура на училищното образование с четири образователни етапа (фиг.1):



Фиг. 1. Структура на училищното образование

Училищната подготовка е съвкупност от компетентности, необходими за успешното преминаване на ученика в следващ клас, етап и/или степен на образование и свързани с постигане на целите на училищното образование. В зависимост от подготовката, училищното образование бива три вида (фиг. 2):



Фиг. 2. Видове училищно образование

### 3. Учебният план като модел на съдържанието и структурата на средното образование

Учебният план е нормативен документ, отразяващ в цялостен вид общата концепция за съдържанието на образованието. В него е заложен „моделът“ за личностно развитие на учещия.

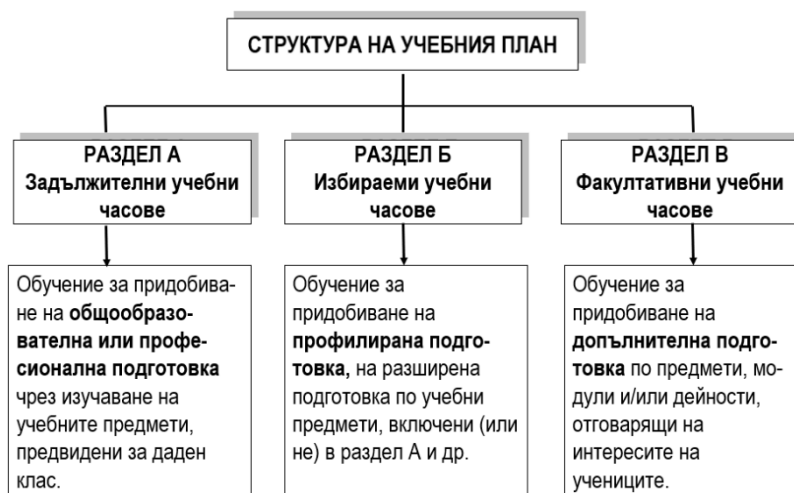
С Наредба № 4 от 30.11.2015 г. е въведен Държавен образователен стандарт (ДОС) за учебния план. Този стандарт определя характеристиките, структурата и съдържанието на учебния план.

Учебният план определя *културно-образователните области* (КОО) с набора от учебни предмети, включени в дадена КОО и разпределя учебното време между тях за придобиване на вид училищна подготовка.

Всяка КОО включва набор от учебни предмети, които са в тесни интегративни взаимоотношения. Напр. КОО „Природни науки и екология“ обединява 5 учебни предмети: „Околен свят“ (2. кл.), „Човекът и природата“ (3. – 6. кл.), „Биология и здравно образование“, „Химия и опазване на околната среда“ и „Физика и астрономия“ (7. – 12. кл.).

Всеки учебен предмет интегрира знания от науки от различни области или от няколко научни области. Като *интегративен* се определя този учебен предмет, който обхваща пълно всички теми, компетентности и нови понятия, определени в учебните програми на два или повече общообразователни учебни предмети.

Съгласно ДОС за учебния план (2015 г.), *структурата на учебния план* обхваща три групи учебни часове, разпределени в раздели (фиг. 3):



Фиг. 3. Структура на учебен план

Съществуват следните видове учебни планове:

- Рамкови – разработват се по вид образование, по специфика на обучението, за отделни видове училища и/или за отделни форми на обучение;
- Типови (прилагат се само в професионалното образование);
- Училищни (определят седмичния брой часове в раздел А и разпределят раздел Б и раздел В между предмети, определени на училищно равнище);
- Индивидуални (разработват се за определено лице).

#### **4. Стандартите и учебните програми като модел на съдържанието на биологичното образование**

*ДОС за ООП* е съвкупност от изисквания за резултатите от обучението по всеки общообразователен учебен предмет в края на всеки етап от съответната степен на образование (Наредба № 5 за общообразователна подготовка от 2015 г.).

Структурата на ДОС за всеки общообразователен учебен предмет включва няколко взаимосвързани елемента (*Наредба № 5, 2015 г.*):

1. степен и етап на образование;
2. специфични цели на обучението по учебния предмет в съответния етап (формулирани на висока степен на обобщеност);
3. области на компетентности, очаквани резултати от обучението (знания, умения и отношения) и връзката им с отделни ключови компетентности.

*Учебната програма* е документ, който определя целите на обучението, учебното съдържание и резултатите от обучението за даден общообразователен учебен предмет в съответния клас.

Структурата на учебната програма съдържа следните елементи:

1. Кратко представяне на учебната програма.
2. Очаквани резултати от обучението по учебния предмет в края на класа за постигане на компетентностите, посочени в ДОС за ООП.
3. Учебно съдържание (теми, компетентности като очаквани резултати от обучението, нови понятия).
4. Препоръчително процентно разпределение на задължителните учебни часове за годината.
5. Специфични методи и форми за оценяване на постиженията на учениците.
6. Дейности за придобиване на ключовите компетентности и междупредметни връзки.

#### **5. Учебно-методически комплекс**

*Учебно-методическият комплекс* (УМК) е система от взаимосвързани образователни продукти, обединени от обща педагогическа и частно-методическа концепция. Продуктите могат да бъдат: учебник, учебна тетрадка, сборници, електронни пособия, мултимедийни продукти, книга за учителя, дидактически средства и др. Главни адресати на тази система са ученик, учител, родител. УМК е не само материален носител на съдържанието на даден учебен предмет, но и средство за усвояване на това съдържание и за постигане на очакваните резултати.

*Основните функции на УМК са:*

- Предоставя модел на учебното съдържание чрез избор на учебно знание в нормативно зададените граници и чрез структуриране на учебното знание в различни продукти при запазване на баланса и потребностите на адресата (ниво на интереси, постижения и др.);
- Осигурява модел за визуализиране на избраната информация в различните продукти и технология за работа с тази информация;
- Предлага модел на процеса на обучение чрез системи от задачи, структурирани по типове и обем в зависимост от съдържанието и предназначението на продуктите от УМК;
- Осигурява модел на обратната връзка, контрола и самоконтрола, чрез системи от учебни задачи, тестове и др.

*Учебникът* има структуроопределяща роля в УМК. Учебникът е пряко детерминиран от целите на образованието. Функцията на учебника е интегрираща – осигурява взаимна връзка между компонентите на процеса обучение и предоставя информационен модел на учебния процес, като едновременно с това е и средство за неговото управление.

В структурно отношение, учебникът включва два основни елемента – текстове и извънтекстови, които от своя страна съдържат специфични съставни единици. Всеки от елементите и техните съставляващи изпълняват определена функция.

*Текстовият елемент* включва различни видове текст:

- *Основен* текст – съдържа учебното знание, зададено в учебната програма. Границите на основния текст са заложи в учебната програма, с център очакваните резултати за области на компетентност, теми и основни понятия.
- *Пояснителен* текст – текст към изображение, забележки, обяснения, речници, азбучници и т.н.
- *Допълнителен* текст – незадължителен за изучаване учебен материал, любопитни факти, обръщения, и др. Функцията му е да обогати основния текст и да повиши интереса на учениците.

*Извънтекстовият елемент* обхваща:

- *Изображения* – те визуализират учебното знание чрез различни типове илюстрации. Прямо текста, илюстрациите могат да бъдат водещи, равнозначни или подчинени. Качеството на изображенията се определя от съответствието им с възрастовите особености на учениците, от характеристиките на когнитивни процеси като възприятие, памет, внимание и др.
- *Апарат за ориентиране* – той е своеобразен пътеводител в учебника и включва увода, различните рубрики, подчертавания, символи и др.
- *Апарат за организиране на усвояването* – представен е от въпроси, задачи, таблици, указатели и др. Въпросите и задачите са групирани по два взаимосвързани критерия – тип мислене (репродуктивно или продуктивно) и елементи от макроструктурата на една организационна форма (напр. актуализация, систематизиране и обобщаване и др.).

### 1. Същност на понятието „подход на обучение“

Според различни определения подходът е:

- начин на пристъпване към някого или нещо;
- път, по който се приближаваме към някого или нещо.

Всеки подход се базира на определена идея или теория. Подходът служи като стратегия. Той не е самото действие, а начинът, по който планираме да действваме. Той определя какви методи ще бъдат използвани.

**Подходът на обучение** е начин за постигане на целите на обучение. Това е начин за решаване на образователните, възпитателни и развиващи задачи, които са подчинени на предварително приета теоретична концепция.

В структурата на подхода се включват два компонента – **теоретичната гледна точка** за постигане на целта (теоретична позиция за начина на организация на учебния процес) и **системата от методи, похвати и средства**, които определят пътя, по който ще се стигне до целта. Затова подходът е определян от някои автори като **стратегия и тактика на обучението**. Подходът е свързващо звено между целта и пътищата за нейното осъществяване.

Всяка дейност в сферата на образованието изисква специфични подходи на работа.

Например: при структуриране на учебното съдържание функционират системният, интегралният, еволюционният, екологичният, историческият подходи. В останалите сфери на образованието – организационна, обучителна, възпитателна също действат специфични подходи.

Подходите на обучение се определят и варират в зависимост от целите на обучение. Те регулират, чрез използваните методи, дейността на учителя и дейността на учениците.

### 2. Видове подходи на обучение по биология

Критерий за определяне на видовете подходи на обучение е познавателната самостоятелност и активност на учениците. Подходите варират в зависимост от целите на обучението. Те регулират дейността на учителя и учениците.

Днес общоприети са 4 подхода на обучение:

- Обяснително-иллюстративен
- Евристичен
- Проблемен
- Изследователски

От **гносеологическа гледна точка** (гносеология е наука за човешкото познание/ тези четири подхода могат да бъдат групирани в две групи:

- обяснително-иллюстративен подход
- подходи от евристичната група (евристичен, проблемен и изследователски подходи).

При обяснително-иллюстративния подход учениците имат ниска степен на познавателна самостоятелност, тяхната активност е ограничена до слушане и запомняне. При подходите от евристичната група познавателната самостоятелност и активността на учениците по време на обучението са много високи и по-ясно проявени. Учениците активно търсят и откриват новото за тях знание. Терминът евристика се използва за обозначаване на начини за решаване на проблеми чрез логически умозаклучения, експеримент и интуиция. Произлиза от древногръцки. Означава „намирам“, „откривам“ и е пряко свързан с процеса на откривателство.

Анализирайки проблемния и изследователския подходи от гледна точка на обучението се установява, че теоретичната концепция, която ги обуславя е една и съща – учене чрез откриване (преоткриване). Ученикът открива ново за себе си знание, но това знание не е ново за науката и човечеството, т.е. ученикът е преоткрил новото знание. Затова проблемният и изследователският

подход се обединяват в един и се нарича проблемно-изследователски подход. Следователно от **дидактическа гледна точка** (дидактика е наука за обучението) подходите на обучение са три:

- обяснително-илюстративен
- евристичен
- проблемно-изследователски.

### **3. Дидактическа характеристика на подходите на обучение по биология**

#### **3.1. Обяснително-илюстративен подход**

**Същност:** Ученикът усвоява знания като слуша разказа, обяснението или лекцията на учителя.

##### **Положителни страни:**

Осигурява най-икономичния на време начин за предаване на учениците на обобщения и систематизиран опит и знания на човечеството. Това обяснява неговото няколковековно съществуване във всички училищни степени. Предава се систематизирана и обобщена информация.

##### **Дейност на учителя:**

Използва методите: разказ, обяснение, лекция.

Придружава ги с похват демонстрация на опити, схеми, и др. нагледни средства, които служат като зрителна опора и конкретизират казаното от учителя, включват две сетива за възприемане (освен слуха и зрението на учениците). Така възприетата информация се разбира и запомня по-трайно.

##### **Дейност на учениците:**

Зрително и слухово възприемане на информация;

Свързване на новите факти с по-рано изученото и осмисляне на информацията;

Запомняне на новата информация – развива репродуктивно мислене.

Подходящ е за **учебно съдържание**, което е:

- напълно неизвестно на учениците;
- с голям обем – трябва да се усвоят много факти;
- с теоретичен тип – сложни понятия, теории;
- не дава възможност да се използват МПВ.

##### **Отрицателни страни:**

- Понижена познавателна самостоятелност и активност на учениците;
- Понижена трайност на усвоените знания;
- Отсъствие на контрол над психичните процеси при усвояване на знанията, защото логичните процеси остават скрити;
- Не се постигат всички цели на обучението.

#### **3.2. Евристичен подход (Частично-търсещ)**

От гръцки: „еуреско“ – намирам, откривам

**Същност:** Учебната дейност се организира така, че новото се разкрива чрез находчивост и активност от страна на ученика. Самостоятелно се изследва само една логически завършена част от учебното съдържание.

##### **Дейност на учителя:**

Поставя учебно-познавателни задачи на учениците и те ги разрешават под непосредственото ръководство на учителя.

Учителят формулира проблем, поставя задачи за разрешаването му, планира и ръководи крачка по крачка познавателната дейност на учениците. Обобщава резултатите от решението на задачите.

Познавателните задачи могат да имат различен характер, например:

- Анализ на нагледни средства с оглед извеждане на хипотези и теоретични обобщения;
- Класифициране
- Правене на извод на база анализирани факти;
- Изказване на предположения (хипотези);
- Съставяне на план за действие;
- Анализ и конспект на текст;

– Доказване на твърдение.

**Подходящо учебно съдържание:**

Даващо възможност за използване на МПВ;

Разкриващо взаимни връзки в природата и обществото.

**Използвани методи:**

Евристична беседа

Наблюдение;

Експеримент

**Използвани похвати:**

Въпроси, изискващи причинно-следствени отговори; въпроси с нарастваща трудност; поставяне и решаване на проблем.

### **3.3. Проблемно-изследователски подход**

**Същност:** Учене чрез откриване (преоткриване)

Проблемният подход асоциира теоретичен анализ и синтез, изказване на хипотези и обсъждания за решаването им в умозрителен план.

Изследователският подход асоциира емпирично изследване, наблюдение, експериментирание, събиране на доказателства. Тъй като дидактическата технология на уроците е сходна, те са обединени в един – проблемно-изследователски подход.

**Учебно съдържание:**

Да включва закономерности и факти, между които им връзки.

Да е структурирано със спираловидния подход.

**Изисквания към учителя:**

Той е вдъхновител и ръководител на изследователската работа на учениците. Дискретно да ръководи познавателната дейност. Да създаде подходящ емоционален фон за работа. Да умее да изостря и представя противоречия в учебното съдържание, да умее да реструктурира учебното съдържание в темата с оглед формулиране на подходящи познавателни задачи.

**Използвани методи:**

– експеримент,

– наблюдение,

– евристична беседа

**Използвани похвати:** Формулиране на задачи, които стимулират самостоятелната познавателна дейност на учениците.

**Положителни страни:**

Висока самостоятелност на учениците. Развива логическото мислене. Създава интерес и мотивира за работа.

**Отрицателна страна:**

Изисква време за предварителна подготовка на познавателните задачи и материали от страна на учителя. Изисква много време за самостоятелно преоткриване на новото учебно съдържание от учениците.

**Понятия, свързани с проблемно-изследователския подход**

**Проблем** – въпрос или задача, изискващи решаване чрез изследване (знание за незнанието); Модел на проблемна ситуация, който има знаков израз, т.е. може да се формулира, изговаря, възприема.

**Проблемна ситуация** – психологическо състояние на ученика; осъзнато противоречие между знание и незнание. Проблемната ситуация е интелектуално затруднение на човека, когато той не знае как да обясни определени явления, факти или не може да достигне целите с известните му методи на действие.

Проблемната ситуация включва три главни компонента:

– Неизвестното, което ще се разкрива;

– Известното, от което си тръгва и се изгражда хипотеза

– Действието – изпълнението, което ще доведе до новите знания.

Условията за възникване на проблемни ситуации са:

– Учениците не знаят начина за решаване на поставената задача;

– На учениците се налага да използват вече усвоени знания, но в нови и променени условия;

- Има противоречие между теоретично възможен път за решение на задачата и практическа неосъществимост на избрания начин.
- Има противоречие между практически резултат и липса на знания за обяснението му.

**Проблемна задача** – това е минипроблем, решим при конкретни условия

**Схемата на проблемно-изследователски подход включва основните етапи на организация на изследователската работа, а именно:**

**Активизиране на познавателната дейност**

1. Учителят създава **проблемна ситуация по темата**. Формулира се **проблемен въпрос**.
2. Изказва се хипотеза за разрешаването на въпроса.
3. Планират се задачи за проверка на хипотезата и решаване на проблема.

**Самостоятелна изследователска дейност на учениците за проверка на хипотезата**

4. Дейности за изпълнение на планираните задачи (проучване на научни факти, извършване на експерименти и наблюдения). Учениците могат да бъдат подпомагани и стимулирани за самостоятелна познавателна активност чрез използване на дидактически средства – ръководства, работни карти, алгоритмични описания и т.н.

**Обсъждане на резултатите**

5. Анализ на събраните доказателства за проверка на хипотезата.
6. Правене на изводи и обобщения, които доказват или отхвърлят изказаната хипотеза.

Ако хипотезата е отхвърлена се планира ново проучване (изказва се нова хипотеза, планират се нови задачи за проверката ѝ, изпълняват се, анализират се новите доказателства и се прави отново извод). Когато хипотезата е потвърдена се стига до разрешаване на проблемната ситуация по темата. Може да се види и дискутира нов проблем, да се прогнозира, да се остави отговора отворен за нови бъдещи изследвания.

Проблемно-изследователският подход създава условия за самостоятелно виждане и формулиране на проблемите от учениците, условия за непосредственото им участие в планирането и осъществяване на предстоящата работа. Когато ученикът сам формулира проблема на изследване, у него вече е налице познавателна потребност и готовност за самостоятелното му решаване. Това предполага повишаване на активността на учениците и развива изследователски умения у учениците. Така се постига развиващата функция на обучението.

Специфичната организация на процеса на обучение, посредством проблемно-изследователски подход, обуславя силното му въздействие върху познавателната сфера на ученика, а от там и върху формирането на ценни компетентности в областта на природните науки у учениковата личност.

### Методи на обучение по биология

Методите на обучение по биология са сред основните дидактически категории в образователния процес по учебните предмети „Човекът и природата“ 5. и 6. клас и „Биология и здравно образование“ 7. – 12. клас. Методите на обучението изграждат процесуалната страна на технологията на обучението, до голяма степен определят облика му и заедно с другите дидактически категории.

Методите на обучение са последователност от действия, пътя, по който се преминава за постигане на определен образователен резултат. Те са начинът, по който учителят и ученикът взаимодействат за постигане на целите на учебния процес. Всеки метод на обучение е комбинация от две взаимосвързани дейности – преподаване и учене, като една от тях обикновено е доминираща.

### Същност на понятието „метод на обучение“

По същество методът е система от ръководни правила, изпълнението на които води до постигането на конкретна цел. Според Д. Грунд и Г. Щиранд, методът включва четири компонента: *субектна част* – кой прилага метода (учител, ученик); *обектна част* – върху какво се прилага методът (обекти на обучение); *целева част* – какви промени или резултати се очакват; *ситуационна част* – условията за прилагане на метода.

Методът на обучение по биология е набор от действия на учител и ученик, насочени към ефективно педагогическо взаимодействие и постигане на образователни цели.

Методът се определя като начин на постигане на определена цел, определена форма на подредена, съгласувана дейност. Той представлява система от ръководни правила, изпълнението на които води до постигането на определена цел.

Методът на обучение е система от действия на субектите учител и ученик, изпълнението на които е насочено към реализиране на педагогическо взаимодействие по посока на постигането на една или повече цели на обучение.

### Класификация на методите на обучение по биология

Методите могат да се класифицират по различни признаци:

**Според източника на нови знания** (Р. Лемберг): *словесни* – разказ, беседа, работа с книга; *нагледни* – наблюдение; *практически* – упражнения, експеримент.

**Според познавателната дейност на учениците** (И. Лернер и М. Скаткин): обяснително-иллюстративни; проблемни; репродуктивни; евристични; изследователски. По-късно тази класификация е преработена като са предложени следните групи методи: *информационно-рецептивни*: разказ, работа с книга, слушане на аудио; *репродуктивни*: устно възпроизвеждане на знания, рисуване на схеми, репродуктивна беседа; *проблемно-творчески*: проблемно изложение, частично изследване, евристична беседа.

**Според доминиращия вид дейност**: *комуникативна дейност* – обмен на информация: разказ, беседа, работа с текст, дискусия; *предметно-интелектуална дейност* – анализ, оценка, извеждане на знания: казус, инцидент, мозъчна атака, пирамида; *предметно-практическа дейност* – формиране на практически умения: наблюдение, експеримент, моделиране; *метаметоди* – съчетават различни методи и ситуации: игрови методи, метод на проектите.

**Според участието на учител и ученик**: *доминиращо участие на учителя*: разказ; *доминиращо участие на ученика*: работа с текст, дискусия, мозъчна атака, наблюдение, експеримент; *равнопоставено участие*: беседа.

## Детерминанти на избора на метод

Изборът на метод зависи от: целите на обучението; теорията за учене, на която се опира преподавателят; контекста на учебната дейност; наличните ресурси и време; степента на формираност на познавателните умения на учениците.

## Характеристика на основните методи на обучение по биология

### **Методи с доминираща комуникативна дейност**

*Разказ* – устно изложение на факти, тези и аргументи в логическа последователност. Изисква внимание към невербална комуникация, темп, интонация и отношение на учителя към предмета. Продължителността трябва да съответства на психофизиологичните особености на учениците.

*Беседа* – устна комуникация чрез въпроси и отговори. Важно е да се стимулират въпросите от учениците и да се задават аналитични въпроси, които развиват критическото мислене. Дидактически успешната беседа изисква правилно подреждане на въпросите и умение за управление на диалога.

*Дискусия* – разширена форма на беседа, в която проблемът се разглежда от различни гледни точки. Процесът включва: въвеждаща част – поставяне на проблема и регламент; дискусия – обмен на информация, анализ и оценка на мнения, формулиране на изводи; заключителен етап – обобщение и насоки за допълнително изучаване.

*Дебат* – формализирана дискусия с ясно изразени тези и антитези. Участниците представят аргументи за и против определено становище, което може да се оценява чрез гласуване.

*Работа с текст* – извличане, анализ и преработка на информация от писмени източници или схеми. Изисква избор на подходящ текст и технология за анализ, която подпомага формиране на понятия и критическо мислене.

### **Методи с доминираща предметно-интелектуална дейност**

*Ситуационни методи* – обучаваните се поставят в реалистични или близки до практиката ситуации. Тук се отнасят: *казусен метод* – разглеждане на проблемни случаи, анализ на решения и последици; *инцидент* – анализ на непредвидени събития и вземане на решения в реално време; *мозъчна атака* – стимулира генерирането на идеи и решения от група ученици с последващ анализ и оценка. (Включва три етапа: постановка на проблема, генериране на идеи, оценка и групиране на идеите.); *метод „пирамида“* – последователно обединяване на мнения от индивидуална работа към по-големи групи с цел достигане на общо обобщение. Пример: определяне на ролята на растенията за човека.

### **Методи с доминираща предметно-практическа дейност**

*Наблюдение* – системно възприемане на свойства на обекта. Основни принципи: еднозначност, планомерност, целенасоченост, активност, обективност, научна интерпретация.

*Експеримент* – създаване на контролирани условия за изучаване на обекта. Алгоритъм на експеримента: планиране – формулиране на цел, хипотеза и схема; подготовка – подбор на материали и уреди; изпълнение – провеждане и фиксиране на резултати; анализ – сравнение с хипотезата, формулиране на изводи.

Дидактическото значение на експеримента е в развиването на умения за планиране, наблюдение и научен анализ.

### **Метаметоди**

*Игрови метод* – използване на игра за усвояване на знания чрез емоции, мисъл и въображение. Учителят организира, разпределя участници и определя правила. Включва: замисъл, познавателно съдържание, игрово действие и правила.

*Метод на проекта* – комплексна работа по проблем с реален продукт (експеримент, презентация, рисунка и др.). Характеризира се с: интеграция на афективната, когнитивната и психомоторната сфера; автентичност и активизиране на творческия потенциал; етапи: ориентация, организация, проучване, създаване на продукта, защита и оценка.

Учителят участва като партньор, консултант и координатор, като подпомага всеки етап от проектната дейност.

## Практико-приложни аспекти на методите на обучение по биология

Обучението по биология има ясно изразен практико-приложен характер, тъй като учебното съдържание е пряко свързано с реални природни явления, човешкия организъм и здравословния начин на живот. Ефективното усвояване на знанията изисква използването на разнообразни методи на обучение, които не само предават информация, но и формират умения, нагласи и компетентности за отговорно поведение у учениците.

*Словесните методи* заемат важно място в учебния процес, особено при въвеждане и систематизиране на знанията. Тези методи се използват в съчетание с нагледни и практически елементи, за да се избегне пасивното възприемане на информацията. Например при изучаване на теми, свързани със строежа и функциите на човешките органи и системи, учителят може да обясни основните процеси, като ги свърже с ежедневни ситуации – хранене, физическа активност, предпазване от заболявания. Практико-приложният аспект се проявява чрез обсъждане на конкретни здравни проблеми и начини за превенция.

Лекцията и разказът са словесни, монологични методи, при които учителят системно и логически представя учебното съдържание чрез словесни и нагледни средства. Те отразяват научно-теоретичната и професионално-педагогическата подготовка на учителя и са съобразени с когнитивната структура на биологичното знание. Познавателната дейност на учениците остава предимно вътрешна и трудно наблюдаема.

Методите се прилагат при въвеждане на ново теоретично съдържание – биологични теории, закони и сложни понятия.

Пример: лекционно изложение при изучаване на теми като „Клетъчна теория“, „Фотосинтеза“, „Кръвообращение при човека“ или „Еволюционно учение“.

Дидактическата структура включва: *въведение* – актуализиране на знания (напр. припомняне на строежа на клетката преди темата за клетъчното делене); *основно изложение* – обяснение и демонстрация чрез схеми, таблици и модели (напр. схема на митозата); *заключение* – обобщение и формулиране на изводи.

Ефективността зависи от научната точност, достъпността и образността на словото, както и от ораторските умения на учителя. Ограничение е слабата активност на учениците и липсата на индивидуален подход.

*Диалоговите методи*, особено беседата, имат ключово значение за активното включване на учениците в учебния процес. Чрез целенасочени въпроси и обсъждане на реални казуси се развиват умения за анализ, аргументация и вземане на решения. В часовете по здравно образование беседата е особено ефективна при теми като вредни навици, психично здраве, полово съзряване и лична хигиена. Тя позволява учениците да изразят мнение, да осмислят последиците от определени поведения и да изградят ценностни нагласи.

*Беседата* е словесен диалогов метод, основан на системата „въпрос–отговор“, чрез която се ръководи познавателната дейност на учениците. Тя осигурява по-висока активност в сравнение с лекцията и позволява частично изследователски подход.

Пример: репродуктивна беседа при проверка на знания за *строежа на листа* („Кои са основните части на листа?“); евристична беседа при тема „*Дишане при организмите*“ („Защо повърхността на белите дробове е силно нагъната?“).

Системата от въпроси е логически подредена и често се съобразява с таксономията на Блум – от разпознаване и разбиране до анализ и оценка. В зависимост от съдържанието се използват въпроси за морфология, анатомия, жизнени процеси и адаптации.

Разновидности на беседата са репродуктивна, евристична, обсъждане и дискусия, например при теми с екологичен и здравен характер („*Генно модифицирани организми*“, „*Опазване на биоразнообразието*“).

*Нагледните методи* имат съществен принос за практическата насоченост на обучението по биология. Използването на модели, схеми, микроскопски препарати и мултимедийни ресурси улеснява разбирането на абстрактни процеси. Наблюдението като метод е особено подходящо при изучаване на живите системи и екологичните взаимодействия. Учениците могат да наблюдават растения и животни в природата, да изследват микроскопски обекти или да проследяват промени в околната среда. Чрез тези дейности се формират умения за описание, сравнение и обобщение, които имат практическа стойност.

Наблюдението е метод на сетивното познание, при който източник на информация е самият биологичен обект или процес. То развива самостоятелност, внимание и емпирични изследователски умения.

Примери: наблюдение на *клетки от лукова люспа под микроскоп*; наблюдение на *строежа на цвете*; наблюдение на *поведението на насекоми* или *развитие на растение* в училищния двор.

Учениците регистрират видимите свойства, описват ги, сравняват и обобщават. Учителят поставя целта, алгоритъма и осигурява контрол. Методът е особено подходящ при изучаване на морфологични и систематични понятия.

Наблюдението подпомага прехода от емпирично към теоретично знание и заема водещо място в обучението по биология. Може да бъде фронтално, групово или индивидуално, краткотрайно или продължително.

*Експериментът* е един от най-ефективните методи за реализиране на практико-приложния подход. В училищната практика той се прилага в опростен и безопасен вариант, съобразен с възрастта на учениците. Чрез провеждане на опити за доказване на фотосинтеза, дишане, ферментация или влиянието на факторите на средата върху организмите учениците усвояват основни елементи на научното изследване. Те се учат да формулират хипотези, да наблюдават резултати и да правят изводи, което развива логическото мислене и научния подход.

Експериментът е нагледно-практически метод, при който учениците самостоятелно изследват биологични процеси чрез планирани опити. Той реализира проблемно-изследователски подход.

Примери: доказване на *наличие на нишесте в растителен лист*; опит за *доказване на дишането при растенията*; изследване на *влиянието на светлината върху растежа на растенията*.

Учебният експеримент включва поставяне на проблем, формулиране на хипотеза, провеждане на опита, наблюдение и анализ на резултатите. Методът съчетава репродуктивни и творчески действия и се провежда фронтално, групово или индивидуално, в лаборатория или на терен.

*Практическите методи* и упражненията имат важно значение за формирането на приложни умения. Изготвянето на микроскопски препарати, създаването на модели, работата с определители, както и анализът на здравни и екологични ситуации допринасят за по-доброто осмисляне на учебното съдържание. В обучението по здравно образование практическите дейности могат да включват симулации, ролеви игри и решаване на казуси, които подготвят учениците за реални житейски ситуации.

Практическите методи включват дейности, при които чрез предметно-преобразуващи действия се формират практически умения и се създава материален продукт.

Примери: изготвяне на *микроскопски препарат*; моделиране на *ДНК молекула* или *органи от пластилин*; съставяне на *хербарий*; водене на *дневник за наблюдение*.

Практическата работа се реализира чрез демонстрация, упражнения, контрол и оценка. Тя стимулира интереса към биологията, подпомага професионалната ориентация и развива умения с практическа приложимост.

Практико-приложните аспекти на методите на обучение по биология се изразяват в активното участие на учениците, връзката между теория и практика и ориентацията към реални проблеми, свързани със здравето и околната среда. Чрез целесъобразно съчетаване на словесни, нагледни и практически методи се създават условия за трайно усвояване на знанията и за изграждане на отговорно отношение към собственото здраве и природата.

### **Съвременна ориентация на методите на обучение**

(виж. изложеното по точката във въпрос 33)

### 1. Понятието „форма на организация на обучението“, класификация и структура на организационните форми

Във философски аспект с термина „форма“ се определя външния вид на дадено явление, външния израз на определено съдържание. С термина „организация“ се означава съчетание на елементи в една цялостна система.

В дидактически аспект *формите за организация на обучението* са външен израз на съгласуваната дейност на учител и ученици, която се осъществява в установен ред и при определен режим.

В зависимост от структурните особености и принципните положения, на които се базират, формите за организация на обучението се разделят на три групи:

- *Класно-урочни форми* – те са представени от урока, който е основната форма за организация на обучението със задължителен характер.
- *Класно-неурочните форми* – те са допълнение към класно-урочните форми и имат незадължителен характер (екскурзия, лабораторно занятие извън училище и др.)
- *Неурочни (извънкласни и извънучилищни) форми* – изцяло се определят от личното доброволно участие на учениците и се провеждат на територията на училището или извън него (ученически състезания, конференции, олимпиади, предметни кръжоци и др.)

Всяка една организационна форма на обучение има своя макроструктура и микроструктура.

*Макроструктурата* се определя от *основната дидактическа задача (цел)*, която се решава с определена форма на организация. Всяка форма на организация има относително постоянна макроструктура.

*Микроструктурата* се представя от методическата технология, конструирана и реализирана от учителя. Основните елементи на микроструктурата са: комплексът от избрани методи и средства, видът и последователността на действията на учителя и на учениците. Микроструктурата е най-динамичната част на формата на организация.

Независимо от различията на структурно ниво, всяка от формите на организация включва основните компоненти, съставляващи процеса на обучение – цели, съдържателен, мотивационен, операционно-дейностен, контролно-регулировъчен и оценъчно-резултативен.

### 2. Класно-урочни форми на организация. Урокът – основна класно-урочна организационна форма

*Урокът* е колективна форма за организация на педагогическо взаимодействие, при която се разработва и усвоява определена тема от учебната програма за регламентиран интервал от време.

В рамките на урока, педагогическото взаимодействие се осъществява при постоянство на параметрите:

- Еднакъв състав на учениците (една и съща възраст) и разпределението им в групи (паралелки);
- Еднакъв за учениците учебен материал, който е зададен по учебна програма и по предварително изготвено от учителя годишно разпределение;
- Точно регламентирано време (учебен час).

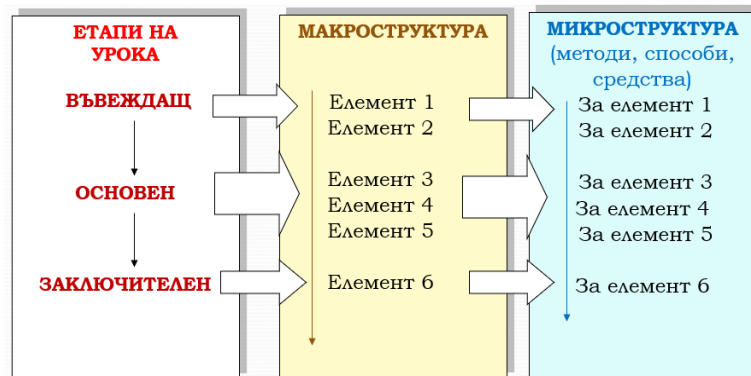
Урокът се планира, конструира и реализира от учителя, като водеща роля изпълнява целта. Като форма на организация, урокът е своеобразно цяло от цели, съдържание, технология и средства.

*Структурата на урока* се описва чрез признаците:

- състав – от какви елементи (етапи) се състои;
- последователност (хронология) на елементите в състава;

- връзка между елементите.

Структурата на урока се представя на три нива (фиг. 1):



Фиг. 1. Структура на урока (броят на елементите е условен)

В аспекта на обучението по биология, *класификацията* на уроците най-често се базира на два основни критерия – доминираща дидактическа цел и доминиращ източник на знание.

Въз основа на главната дидактическа цел (задача), се обособяват следните *типове уроци*: за усвояване на нови знания, за формиране на умения, за прилагане на знания и умения, за систематизиране и обобщаване на знания и умения, за контрол и оценка на знания и умения, комбиниран урок. Всеки от типовете уроци притежава специфични особености.

♦ *Урок за усвояване на нови знания.* Основната дидактическа задача е разработване и усвояване на учебен материал, който съдържа нови, неизвестни за учениците факти, понятия, закономерности, идеи или теории. Учебният материал може да бъде тема от учебната програма или допълнително формулирана от учителя. Макроструктурата на този тип урок включва елементите:

1. Актуализиране на предходния опит и опорните знания и умения на учениците.
2. Първоначално мотивиране на учебната дейност.
3. Съобщаване на темата, целите и задачите.
4. Възприемане и осъзнаване на новия материал (визуализиране, наблюдение, извеждане на общи съществени признаци в новите понятия и др.).
5. Осмисляне на обективни връзки и отношения в новия учебен материал.
6. Систематизиране и обобщаване на знанията с формулиране на изводи за темата.
7. Преценка на резултатите от урочната работа.
8. Задаване на домашна работа (по преценка на учителя).

♦ *Урок за формиране на умения.* Главната дидактическа цел е изграждане на различни видове интелектуални и практически умения в учениците (работа с микроскоп, изработване на микроскопски препарати, работа с определител и др.). В основата на този тип уроци са различните видове упражнения – подготвителни, пробни, тренировъчни (по образец) и творчески. Макроструктурата на този тип урок включва елементите:

1. Актуализиране на опорни знания и действия, които са основа за овладяване на нови умения (подготвителни упражнения).
2. Мотивиране на учебната дейност.
3. Съобщаване на темата, целите и задачите.
4. Формиране на новите умения (пробни упражнения).
5. Прилагане на знанията и уменията в стандартни ситуации (тренировъчни упражнения) и в нестандартни ситуации (творчески упражнения).
6. Формулиране на изводи и преценка за степента на формиране на уменията.
7. Поставяне на домашна работа (по преценка на учителя).

♦ *Урок за прилагане на знания и умения (практически урок).* Основната дидактическа цел е трансфер на усвоени знания и умения от учениците в сходни (аналогични) или в нови учебни ситуации. Прилагането на учебното знание и на формираните умения допринасят за увеличаване на степента на активност и самостоятелност на ученика, както и за развитие на креативни способности. Макроелементите в структурата на практическия урок са следните:

1. Съобщаване на темата, целите и задачите.
2. Мотивиране на учебната дейност.
3. Актуализиране на опорните знания и действия, необходими за решаване на поставените задачи.
4. Анализ на задачата и разкриване на начините за решаването ѝ.
5. Подготовка на необходимите условия (ако е планиран експеримент).
6. Самостоятелно изпълнение на практическата част от работата.
7. Контрол на учителя и самоконтрол на учениците при изпълнение на задачата.
8. Обобщаване и систематизиране на знанията и начините за изпълнение на действията (задачите).
9. Формулиране на изводи и преценка на резултатите от урочната работа.

♦ *Урок за систематизиране и обобщаване на знания и умения.* Основната дидактическа задача е повторение, систематизиране и обобщаване на усвоените знания (за единични факти, понятия и системи от понятия, закономерности и теоретични положения), както и на формираните умения. Макроструктурата на посочения тип урок съдържа елементите:

1. Мотивиране на учебната дейност.
2. Съобщаване на темата, целите и задачите.
3. Обобщаване на отделните факти.
4. Систематизиране на понятията и изграждане на йерархии (класификации) на понятията;
5. Систематизиране на основните закономерности, идеи и теоретични положения.
6. Откриване на нови взаимосвързки в системата от знания.
7. Формулиране на изводи за темата.
8. Преценка на резултатите от урочната работа
9. Поставяне на домашна работа (по преценка на учителя).

♦ *Урок за контрол и оценка на знанията и уменията.* Доминиращата дидактическа цел е да се установи равнището на постиженията на учениците и при необходимост да се приложат корекционни механизми за преодоляване на установени пропуски. Най-често този тип уроци се реализират след изучаване на голямо по обем учебно съдържание (тематични раздели, части). Макроструктурата на този тип урок е представена от елементите:

1. Съобщаване на целите и задачите на урока.
2. Мотивиране на учебната дейност (контролна и оценъчна).
3. Проверка на знанията за фактическия материал.
4. Проверка на знанията за основните понятия.
5. Проверка на дълбочината и осмислянето на знанията.
6. Прилагане на знания и умения в стандартни ситуации.
7. Прилагане на знания и умения в нестандартни ситуации.
8. Събиране на задачите, проверка, анализ и оценка на резултатите.
9. Изводи за урока и поставяне на домашна работа (по преценка на учителя).

♦ *Комбиниран урок.* Характерно за този тип урок е решаването на повече от една основна дидактическа задача (напр. усвояване на нови знания и формиране на умения; усвояване на нови знания и контрол и оценка на знания и умения). Комбинираният урок съчетава елементи от макроструктурата на останалите типове уроци. Най-често макроструктурата е следната:

1. Организиране на класа за работа и проверка на домашна работа.
2. Актуализиране, проверка и оценка на усвоени знания и умения.
3. Съобщаване на новата тема и формулиране на целите и задачите на урока.
4. Първоначално мотивиране на учебната дейност
5. Разработване на нов учебен материал (възприемане, осъзнаване, осмисляне).
6. Систематизиране и обобщаване на новите знания и умения.
7. Формулиране на изводи за темата и преценка на резултатите от урочната работа.
8. Поставяне на домашна работа (по преценка на учителя).

В зависимост от доминиращия източник на знание, се разграничават следните *видове уроци* по биология: урок-разказ, урок-беседа, лабораторен урок, семинарен урок, аудио-визуален урок. Всеки от видовете уроци се отличава със специфични характеристики.

♦ *Урок-разказ.* Основният източник на знание е словесното изложение на учителя, чрез което системно и без прекъсване се разработва тема от учебната програма в рамките на цял учебен час. Основна дидактическа цел е усвояване на нов учебен материал с теоретичен характер, който няма опора в предходния опит на учениците или възможностите за вътрепредметни и междупредметни връзки са минимални.

Дейността на учителя е планираща, организационна и контролна.

Дейността на ученика е комуникативна, при която той е пасивен слушател и възприема новия материал. Степента на познавателна активност и самостоятелност е ниска.

Този вид уроци са подходящи за разработване на биологично учебно съдържание, включващо неизвестни за учениците понятия, закономерности, теории, при усвояване на голямо по обем учебно съдържание и ограничени възможности за реализиране на междупредметни връзки.

♦ *Урок-беседа.* Доминиращият източник на знание е диалогът между учителя и учениците. Чрез въпроси учителят насочва и ръководи учебно-познавателната дейност на учениците. Въпросите могат да бъдат репродуктивни („какво?“, „кой?“), продуктивни, насърчаващи причинно-следствено мислене („защо?“, „как?“), проблемни, стимулиращи изказването на хипотези („ако....., то...“), оценъчни (насърчаващи аргументацията) и др. Основната дидактическа цел може да бъде усвояване на ново учебно съдържание, систематизиране и обобщаване на знания и умения; приложение на знания и умения и др.

Дейността на учителя е планираща, организационна, корекционна и контролна.

Дейността на ученика е комуникативна, в която ученикът е активен участник в диалога.

Урокът-беседа е адекватен за усвояване на учебно съдържание, което има опора в предходния опит на ученика, както и при наличие на възможности за реализиране на вътрешнопредметни и междупредметни връзки.

♦ *Лабораторен урок.* Основният източник на знание са действията с естествени биологични обекти. Главната дидактическа цел може да бъде формиране на психомоторни умения, усвояване на нови знания, приложение на усвоени знания и умения и др.

Дейността на учителя е планираща, организационна, корекционна и контролна.

Дейността на ученика е предметно-практическа с изследователски характер (измерване, микроскопиране, изработване на микроскопски препарати, експериментиране и др.).

Според организацията на учебната дейност лабораторните уроци могат да бъдат:

- с групова форма на организация – обособяват се работни групи от ученици, като всяка група изпълнява еднакви или диференцирани от учителя експериментални задачи.
- с индивидуална форма на организация – всеки ученик изпълнява самостоятелно възложени от учителя задачи.

♦ *Семинарен урок.* Доминиращият източник на знание е словесното изложение на учениците. Водещата дидактическа цел може да бъде: систематизиране и обобщаване на знания и умения; формиране на умения за изграждане и аргументиране на теза.

Дейността на учителя е планираща, организационна, консултантска, корекционна и контролна.

Дейността на ученика е комуникативна и предметна (изготвяне на доклади, проекти, презентации и др.) с висока степен на познавателна самостоятелност.

♦ *Аудио-визуален урок.* Основният източник на знание е учебен филм по тема от учебната програма. Главната дидактическа цел е усвояване на нови знания или систематизиране и обобщаване на знания и умения.

Дейността на учителя е планираща, организационна, корекционна и контролна.

Дейността на ученика е комуникативна, в която наблюдава и възприема учебния филм.

Аудио-визуалният урок може да се организира по различен модел:

- Филмът се представя в началото на часа – учителят предварително поставя въпроси, на които учениците ще търсят отговор след наблюдението на филма.
- Филмът се представя на фрагменти – след всеки фрагмент, чрез диалог между учителя и учениците, се резюмират основните идеи, които след края на филма се свързват в общи изводи.
- Филмът се представя в края на часа, след разработване на новото учебно съдържание – функцията на филма е да илюстрира, уточни и затвърди новите знания или умения.

### 3. Класно-неурочни форми на организация.

*Класно-неурочните организационни форми* са допълнение към класните урочни форми, но нямат задължителен характер. Включването на учениците в тях зависи изцяло от личното им доброволно желание за участие. Изборът на една или друга класно-неурочна форма се определя от различни фактори: специфика на предметната област; обвързаност с постигане на определени резултати от учебните програми; подготовка на учителя и учениците; въздействие върху познавателната и емоционално-волевата сфера и др. Към класно-неурочните форми на обучение се отнасят учебната екскурзия, семинарното и лабораторното занятие.

♦ *Учебна екскурзия.* Главната ѝ дидактическа цел е да се изучават обекти или явления в тяхната естествена среда, както и да бъде осмислена връзката „теория – практика“. Доминиращ източник на знание е наблюдението на обекти в естествената им природна среда или в изкуствени условия (напр. природонаучни музеи). Според мястото и функцията в обучението, се разграничават три вида учебни екскурзии:

- *Въвеждащи* (уводни) – предхождат изучаването на дадена тема (или раздел); основната цел е свързана с наблюдения върху обекта на усвояване и събиране на материал.
- *Съпровождащи* – провеждат се по време на усвояването на тематично свързани знания и са насочени към наблюдения на изучавани обекти в естествени условия;
- *Заклучителни* – завършват обучението по раздели учебно съдържание или учебната програма като цяло; целта е систематизиране и надграждане на знанията за изучаваните обекти.

Семинарните и лабораторните занятия са сходни по отношение на макроструктура и организация със семинарните и лабораторните уроци, но се различават от тях по доброволното участие на учениците. В преобладаващата част от случаите, семинарите и лабораторните занятия се провеждат извън територията на училището, в центрове и звена, свързани с конкретна тема от учебната програма (музеи, лаборатории към висши училища и институти и др.).

### 4. Извънкласни и извънучилищни форми на обучение.

Извънкласните и извънучилищните организационни форми са *неурочни*. Те се провеждат на територията на училището или извън него. Главната им дидактическа цел е развитие на когнитивната, афективната и психомоторната сфера на личността на ученика.

Участието на ученици в тези форми е доброволно, като водещи при избора са личните интереси. Обучението косвено е свързано с учебната програма, като в честия случай се надграждат и обобщават знания, умения, отношения, придобити в класно-урочните форми на организация.

В зависимост от броя на участващите ученици, извънкласните и извънучилищните форми условно се разделят на следните видове:

- *Групови* – осъществяват се в малки групи, включващи не по-малко от 10 ученици (напр. факултативи). Реализират се по специална програма, която допълва и разширява тази по общообразователния учебен предмет.
- *Масови* – включват туристически походи, ученически конференции или фестивали, посветени на определен проблем и др.
- *Колективни* – включват състезания, олимпиади, кръжоци, клубове, школи и др. Често в кръжоците и клубовете се търси интеграция между знания от близки или далечни предметни области (напр. биология- химия- физика- география).

Изборът на дадена форма на обучение или съчетание от форми се детерминира от различни фактори, които учителят по биология следва да отчита във всекидневната си практика:

- Целите на обучение по учебния предмет и очакваните резултати;
- Учебната програма по предмета и неговата специфика;
- Съдържанието на обучението и неговата степен на трудност и новост;
- Възрастта, учебните възможности, интереси и мотиви на учениците;
- Материално-техническата база за организиране на обучението.

## 1. Същност и структура на учебно-познавателната задача

Учебната дейност е система от умствени и практически действия за усвояване на нови знания и способности на познание, при което настъпват изменения в когнитивната, афективната и психомоторната сфера на учещия, формира се и се развива неговата личност. Основна единица на учебната дейност е учебната задача. В този аспект учебната дейност се определя като система от учебни задачи, изпълнявани от ученика.

В контекста на обучението по биология, *учебната задача* се определя като знаков модел на учебна (проблемна) ситуация. Чрез решаване на учебни задачи, ученикът усвоява начини на мислене и действие, а не само конкретни факти. С термина „знаков модел“ се означава съвкупност от знаци (думи, символи), представящи проблемната ситуация. *Учебната ситуация* е най-малката структурна единица на процеса обучение и включва комплекс от условия, в които протича съвместната дейност на учителя и учениците.

*Възникването (генезисът)* на учебната задача се разглежда като психично явление, което включва следните *етапи*:

- *Ситуация* – съвкупността от условия, в които протича дейността. Появата на непознат елемент или затруднение предизвиква спиране на първоначалната дейност.
- *Ориентация в ситуацията* – фокусиране на субекта върху елементите на ситуацията, особено на тези, свързани със затруднението. В резултат се взема решение или първоначалната дейност да продължи (напр. с помощта на стереотипни начини на действие) или да се търсят други различни способности.
- *Проблемна ситуация* – психично състояние на противоречие между известно и неизвестно, за чието преодоляване се изискват умствени усилия и действия от субекта (ученика). Мобилизирането на личностните ресурси включва задачния механизъм.
- *Задачен механизъм* – протича във вътрешен психичен план и включва етапите: възникване на идея за изход от проблемната ситуация, подреждане на елементите на ситуацията и реализиране на идеята за решение на противоречието.
- *Задача* – знаков модел на проблемна ситуация, който се изразява словесно или символично под форма на проблем (въпрос). Задачата възпроизвежда етапите на задачния механизъм, но във външен план.
- *Решение* – знаков модел на пътя за справяне със задачата. Решението осъществява преход от началното към търсеното състояние на предмета на задачата (напр. разкриване на нови свойства, връзки, способности на действие).

Основните *структурни елементи* на една учебна задача са:

- *Дадено* – съвкупността от условия, представящи наличната учебна ситуация;
- *Търсено* – цел, формулирана във вид на изискване и/или въпрос;
- *Метод* (способ) на решение – всяка процедура или съвкупност от действия и операции, при чието осъществяване може да се реши задачата.

В контекста на обучението, учебната задача притежава *специфични характеристики*:

- Насочена е към субекта (учещия) и решаването ѝ има за цел самоизменение на учещия – овладяване и прилагане на способности на действие за формиране на знания, умения и начини на поведение в определена предметна област;
- Учебните задачи са във взаимоотношения с целите на обучение по учебния предмет – една и съща цел може да се постигне чрез решаване на набор от учебни задачи, а една и съща задача може да служи за постигането на няколко различни цели (фиг. 1).



Фиг. 1. Взаимоотношения между учебни задачи (УЗ) и цели на обучение

## 2. Класификация на учебните задачи в обучението по биология

В областта на педагогиката, учебните задачи най-често се групират според наличието на метод (способ) на решение. Въз основа на този критерий, учебните задачи се разделят на два вида:

- стандартни (стереотипни, задачи-упражнения) – при тях ученикът разполага с метод за решаването им;
- творчески (нестандартни, нестереотипни, задачи-проблеми), при които ученикът сам трябва да открие метод за решаване.

В Методиката на обучението по биология, учебните задачи се разделят на *два типа* в зависимост от основните структурни елементи на задачата:

- ♦ *Традиционни задачи* – съдържат трите основни структурни елемента (дадено, търсено, метод);
- ♦ *Редуцирани задачи* – липсват един или повече елементи от структурата. В зависимост от броя на липсващите елементи, тези задачи могат да бъдат с различна степен на редукция и се разделят на три вида (табл. 1):

Таблица 1. Типове и видове учебни задачи според структурните елементи

Структурни елементи	Дадено	Търсено	Метод
Традиционна задача	+	+	+
Задача с първа степен на редукция	+	+	–
Задача с втора степен на редукция	–	+	–
Задача с трета степен на редукция	–	–	–

При задачите с първа степен на редукция липсва един от елементите на задачата. Най-често това е методът.

При задачите с втора степен на редукция липсват 2 структурни елемента и включват само един елемент – или само „търсено“ или само „дадено“. Най-често използвани в практиката на обучението по биология са задачи от втора степен на редукция, при които е налице само търсено, а липсват дадено и метод.

При задачите с трета степен на редукция липсват и трите структурни елемента. Тези задачи описват проблемна ситуация (реална или въображаема), която е преживяна от друг субект. От решаващия (ученика) се изисква да използва описанието на проблемната ситуация като основа за разпознаване на проблем, съставяне (формулиране) на нова задача и избор на подход за решение.

### 3. Формиращи възможности на учебната задача по отношението на умениято.

Формиращият потенциал на различните типове задачи се разглеждат в два аспекта, които се проявяват в учебната дейност:

- Директно, по отношение на умениято като специфичен конструкт, който е обект на формиране в обучението и е съществен елемент на очакваните резултати.
- Индиректно, по отношение на присвояването на опит (познавателен, практически) от ученика чрез овладяване на конкретна учебна ситуация.

Умението е психофизиологична система, свързана с овладяването на определена сложна ситуация, която проявява свойството многократно да се повтаря. В съдържателен аспект, всяко умение включва две взаимно свързани съставлящи или звена:

- *Информационно звено* – знанието за даден обект или явление (факти, понятия и пр.). В зависимост от целите, знанието може да варира в състава на умениято, а също да бъде от една или повече предметни области (биология, физика и др.). Информационното звено е динамичната част на умениято.
- *Практико-преобразуващо звено* – последователността от действия и операции за преобразуване на знанието с оглед на ситуацията по посока на целта. Това звено е стабилната част на конкретното умение.

Формиращите възможности на учебната задача по отношение на умениято се разкриват чрез разглеждане на взаимоотношенията между елементите на задачата и звената на умениято (фиг. 2).



Фиг. 2. Формиращи възможности на учебната задача за развитие на умениято

Даденото в задачата е модел на информационното звено на умениято. При задачи с наличие на дадено (текст, схема и др.), ученикът насочва усилия към разпознаването на тези елементи от него, които пряко се включват в информационното звено на умениято. Останалата част от даденото е надстройка на информационното звено и го обогатява. При задачи, в които липсва дадено, ученикът се стреми да извлича знания от паметта или да търси външна информация.

Методът в учебната задача е свързан най-тясно с практико-преобразуващото звено на умениято. Външната проява на това звено и на метода е последователността от действия и операции, които са обект на усвояване заедно с информационното звено. Задачите от редуциран вид, при които липсва метод, изискват усилия на ученика да разпознава и отнася ситуацията към ситуации с познат начин на решение. Тези задачи формират умения за широк трансфер на методи с цел овладяване на сходни ситуации.

Търсеното най-често представлява явен или скрит ориентир за умениято като цел или резултат от изпълнението на задачата. При задачи, в чиято структура е формулирано търсеното, то е елемент от практико-преобразуващото звено на умениято и служи като своеобразен алгоритъм, който трябва да бъде усвоен и включен в това звено.

Създаването и прилагането на учебни задачи в обучението съкращава пътя за придобиване на опит, а „преживяването“ на различни задачни механизми има формиращ ефект за личността на ученика. Изпълнението на учебни задачи има за цел не само да се достигне решението, а да се овладее способ на действие и да се формира умение за пренос на знанието.

**Оценяването** е системен процес на установяване и измерване на постигнатите резултати от обучението и на нивото на подготвеност на учениците за бъдещата им реализация.

Оценяването на резултатите от обучението на учениците е регламентирано от Наредба 11, която определя държавният образователен стандарт за оценяване на резултатите от обучението на учениците (ДОС е съвкупност от задължителни изисквания за резултатите в системата на предучилищното и училищното образование, както и за условията и процесите за тяхното постигане.)

Държавният образователен стандарт за оценяване определя:

1. основните компоненти, видовете и формите на оценяване на резултатите от обучението на учениците;
2. условията и реда за организацията и провеждането на оценяването на резултатите от обучението на учениците;
3. учебните предмети, формата, условията и реда за организацията и провеждането на националните външни оценявания;
4. условията и реда за организацията и провеждането на държавните зрелостни изпити;
5. формирането на общия успех в дипломата за средно образование.

Показател за степента на постигане на резултатите от обучението е оценката. Тя е сравняване на резултатите от измерването с предварително определени стандарти. Установяването на постигнатите резултати и поставянето на оценка е индивидуално за всеки ученик. Обект на оценяване са компетентностите на учениците, придобити в резултат на обучението. Оценяващият предварително запознава оценяваните с учебното съдържание, оценяваните компетентности, организацията и формата на оценяването, както и с конкретните правила, за оценяване.

**Основните цели на оценяването са:** 1. **диагностика** на индивидуалните постижения и на напредъка на ученика и определяне на потребностите му от учене и на областите, в които има нужда от подкрепа; 2. **мониторинг** на образователния процес за прилагане на политики и мерки, насочени към подобряване качеството на образование.

В зависимост от целите на конкретното оценяване се определя **подходът за анализиране** на резултатите, както следва: 1. **нормативен** – който цели сравняване на индивидуалните постижения на всеки ученик с постиженията на останалите ученици, участващи в оценяването, или класиране на учениците за продължаване на образованието им в следващ етап или степен; 2. **критериален** – който цели измерване на степента на постигане на очакваните резултати, определени в държавния образователен стандарт за общообразователната подготовка или в учебната програма по съответния учебен предмет или модул; 3. **смесен**, като комбинация от т. 1 и 2 – който цели едновременно отчитане на постигнатите очаквани резултати, определени в държавния образователен стандарт за общообразователната подготовка или в учебните програми по съответния учебен предмет или модул, и класиране на учениците за продължаване на образованието в следващ етап или степен въз основа на индивидуалните им постижения.

**Функциите на оценяването** може да са: 1. **диагностична** – за установяване на резултати от обучението и отстраняване на констатирани пропуски; 2. **прогностична** – за планиране на мерки за повишаване на индивидуалния напредък на учениците, за подобряване на качеството на обучението или за развитие на образователната система; 3. **констатираща** – за установяване на постигнати резултати и удостоверяването им чрез издаване на документ за достигнато равнище или за продължаване на образованието; 4. **информативна** – за информиране на заинтересованите страни и на обществото за резултатите от ученето и/или за състоянието на образователната система; 5. **мотивационна** – за мотивиране на учениците за учене и за повисоки постижения; 6. **селективна** – за подбор на учениците в паралелки по държавен или допълнителен план-прием.

Всяко конкретно оценяване може да изпълнява една или повече от функциите.

### **Видове оценяване**

Оценяването се осъществява: 1. в процеса на училищното обучение; 2. в края на клас или на етап от степен на образование; 3. при завършване на степен на образование.

**В зависимост от оценяващия** оценяването може да е:

- **вътрешно** – когато оценката се поставя от обучаващия учител;
- **външно** – когато оценката се поставя от комисия или от лице, различно от обучаващия учител.

**В зависимост от обхвата си** оценяването може да е:

- **национално** – обхваща ученици от един клас в цялата страна;
- **регионално** – обхваща ученици от един клас в рамките на една или няколко области;
- **училищно** – обхваща ученици от един клас в рамките на отделно училище.

**В зависимост от организацията** може да е:

- **групово** – обхваща част или всички ученици от една или повече паралелки;
- **индивидуално** – за отделен ученик.

Оценяването се извършва чрез **текущи изпитвания и изпити**. Текущите изпитвания се осъществяват в процеса на училищното обучение, а изпитите – в процеса на училищното обучение, както и при завършване на етап и/или степен на образование. Изпитите в процеса на училищното обучение са: приравнителни; за определяне на срочна или на годишна оценка по учебен предмет или модул; за промяна на оценката.

Въз основа на установените резултати от изпитванията и изпитите се поставя оценка.

**Оценката е показател за степента, в която са постигнати компетентностите, определени в държавния образователен стандарт** за общообразователна подготовка, в държавния образователен стандарт за профилирана подготовка и/или в държавния образователен стандарт за придобиване на квалификация по професия и/или в учебната програма по съответния учебен предмет или модул за съответния клас.

**В зависимост от функцията си поставената оценка може да бъде:**

1. текуща оценка – установява степента на постигане на конкретните учебни цели и осигурява текуща информация за резултатите от обучението на ученика;
2. срочна оценка – установява степента на постигане на учебните цели в края на учебния срок и има обобщаващ характер за резултатите от обучението на ученика по учебния предмет и/или модул през съответния срок;
3. годишна оценка – установява степента на постигане на учебните цели в края на учебната година и има обобщаващ характер за резултатите от обучението на ученика по учебния предмет и/или модул през годината;
4. окончателна оценка – установява степента на постигане на резултатите от обучението в края на етап, формира се само в края на първия и на втория гимназиален етап на средното образование и има обобщаващ характер за резултатите от обучението на ученика по даден учебен предмет през съответния етап.

Оценката съдържа качествен и количествен показател. Оценките, които може да се поставят, са: отличен (6), много добър (5), добър (4), среден (3), слаб (2). На учениците със специални образователни потребности (СОП), които се обучават по индивидуална учебна програма, се поставят оценки само с качествен показател, които може да са: „постига изискванията“, „справя се“ и „среща затруднения“.

Текущите изпитвания се осъществяват ритмично и системно през първия и през втория учебен срок. В триседмичен срок от началото на учебната година чрез текущо писмено изпитване се установява **входното равнище на учениците** по учебни предмети, които са изучавали през предходната учебна година в задължителните учебни часове. Това изпитване е върху учебно съдържание от последната година, в която съответният учебен предмет е изучаван. То има диагностична функция с цел установяване на степента на усвояване на основни понятия, факти и закономерности и на придобитите компетентности, които ще се надграждат през учебната година, както и идентифициране на дефицитите и предприемане на мерки за преодоляването им.

**Минималният задължителен брой текущи изпитвания по учебен предмет** или модули за всеки учебен срок е:

1. две текущи изпитвания по учебни предмети, изучавани с до два учебни часа вкл. седмично;

2. три текущи изпитвания по учебни предмети, изучавани над два часа седмично;
3. едно текущо изпитване по всеки модул от профилираната или професионалната подготовка.

В минималния задължителен брой текущи изпитвания се включва текущото изпитване за установяване на входно равнище.

**Според формата текущите изпитвания са устни, писмени и практически, а според обхвата – индивидуални и групови.** След установяване на постигнатите резултати при текущите изпитвания на учениците се поставят текущи оценки. При текущите устни и практически изпитвания оценяващият е длъжен да аргументира устно оценката си пред ученика, а при текущите писмени изпитвания – писмено с изключение на случаите, когато текущото писмено изпитване е под формата на тест с избираеми отговори и/или с кратък свободен отговор. Когато текущите изпитвания се осъществяват въз основа на проект, представянето на проекта може да е в устна, в писмена и/или в практическа форма. При индивидуалните устни изпитвания ученикът дава устни решения и отговори на индивидуално поставени задачи или въпроси. При индивидуалните писмени изпитвания ученикът дава писмени решения и отговори на индивидуално поставени задачи или въпроси. Индивидуалните писмени изпитвания се извършват за не повече от един учебен час. При груповите изпитвания се поставя текуща оценка индивидуално за всеки ученик.

**Контролната работа** е групово писмено изпитване, при което се оценяват постигнатите резултати от учениците след приключване на обучението по определена част (раздел) от учебното съдържание по учебния предмет. Контролната работа се провежда за не повече от един учебен час. Класната работа е групово писмено изпитване, при което се оценяват постигнатите резултати от учениците по учебния предмет в края на учебния срок.

Контролните и класните работи се коригират и рецензират от преподаващия учител и се връщат на учениците за запознаване с резултатите и за информация на родителите. Оценяващият анализира и обобщава резултатите от контролните и класните работи, като в срок до две седмици след провеждането им уведомява учениците за направените изводи. Контролните и класните работи се провеждат по график при спазване на определени изисквания.

Изпитните материали за писмените текущи изпитвания, в т.ч. и за класните и контролните работи, са ориентирани към установяване на постигнатите компетентности като очаквани резултати от обучението, определени с учебната програма по учебния предмет или модул за съответния клас, и включват задачи от различен вид и на различни познавателни равнища, балансирани с оглед на целта на изпитването.

За целите на проектно-базираното обучение на учениците може да се възлагат изследователски задачи с по-продължителен срок за самостоятелно изпълнение или за работа в екип. Когато изпълнението на задачите се проверява чрез индивидуално или групово изпитване, се поставя текуща оценка индивидуално за всеки ученик.

**Формиращото оценяване** е непрекъснат процес на събиране на информация за напредъка на учениците, който се използва за адаптиране на преподаването и подобряване на учебните резултати в реално време. За разлика от традиционното (обобщаващо) оценяване, неговата цел не е поставянето на финална цифрова оценка, а предоставянето на навременна **обратна връзка**. Получената информация реално се използва за адаптиране на обучението по посока на реализиране определени образователни цели. При формиращото оценяване се оценяват дейности и се акцентира на това, което учениците могат, а не върху слабостите и грешките им. Дава се обратна връзка за силните и слабите страни, за да се намали разликата между реалното и препоръчаното ниво. Това им дава увереност и повишава ефективността на ученето.

**Таксономии на оценяване – таксономия на когнитивните цели на Б. Блум и Андерсън.**

През 1956 г. Бенджамин Блум написва книгата „Таксономия на образователните цели: сфера на познанието“. В нея представя шестстепенно описание на мисловните процеси. То е йерархически организирано, като се започва от най-простото – припомнянето на знанията, до най-комплексното – състоящо се от изразяване на съждение за ценността и значимостта на една или друга идея.

В опит да обнови Таксономията Андерсън запазва шестте познавателни процеса, съответно шест умения, подредени от простото към сложното, като заменя **съществителните** (при Блум) с **глаголи**, воден от разбирането, че мисленето е действителен процес, а тъй като **знанието** е само негов резултат. Според обновената таксономия, всяко ниво на знание може да се съотнася

с всяко ниво на познавателния процес, тъй като ученикът може да **помни** *фактическо* или *процедурно знание*, да **разбира** *концептуално* или *метакогнитивно знание* или да **анализира** *метакогнитивно* или *фактическото знание*.

### Таксономии на образователните цели

Таксономия на Б. Блум		Таксономия на Андерсън		Поведенчески глаголи
Познавателно ниво	Определение	Познавателни процеси	Определение	
Знание	Припомняне на информация	Помни	Способността да разпознава и припомня съответна информация от дългосрочната памет и е свързана със знания в четири категории: фактическо, концептуално, процедурно, метакогнитивно	определя, описва, назовава, маркира, възпроизвежда, следва, разпознава, припомня
Разбиране	Разбиране на значение, перифразирание на основната мисъл	Разбира	Способността да се формират свои собствени значения на основата на образователния материал	обобщава, преобразува, защитава, перифразира, интерпретира, дава примери, обяснява, класифицира, сравнява
Приложение	Използване на информацията или концепцията в нова ситуация	Прилага	Способността да се използват процедури, усвоени в процеса на обучение в позната или нова ситуация.	създава, изгражда, конструира, моделира, прогнозира, изготвя
Анализ	Разделяне на информацията или концепцията на части за по-добро разбиране	Анализира	Способността да се раздели знанието на компоненти и да се осмислят отношенията на частите към цялото	сравнява/противопоставя, разграничава, отделя, разделя, подбира, диференцира, организира и обяснява
Синтез	Свързване на информация или идеи за създаване на нещо ново	Оценява	Способността да подлага на проверка и да проявява критично отношение.	Реконструира, прави изводи
Оценка	Изказване на съждения по отношение на ценности			оценява, критикува, отсъжда, оспорва, поддържа
		Създава	Способността за изпълнението на творчески задачи – да генерира, да планира, да създава	Генерира, планира и създава

### Източници на субективизъм при оценяването и преодоляването им

При оценяване стремежът е за поставяне на обективни оценки. Под обективност на оценката се разбира степента на съвпадение между независимите оценки на няколко компетентни

екзаминатори. Това означава, че стойността на оценката не се повлиява от особеностите на екзаминатора или от формата на изпитната процедура. Особено внимание заслужават някои добре идентифицирани **ефекти на субективизма** при оценяването, които снижават диагностичната стойност на училищната оценка и имат непредвидими последици за личността и нейните нагласи, ценности, настроения, учебна активност и нравствена позиция.

**1. Ефект на съвкупността.** Извършен е следния експеримент: „От 100 работи, проверени и оценени от 5 екзаминатора, са избрани 15 работи, оценени с „добър“ и дадени за повторна проверка. Резултатите от новата проверка се разпределят в 4 категории: 20% са оценени със среден, 17% – много добър и 10% отличен. Само 53% са получили първоначалната оценка добър.“ Тези 15 работи са придобили различно значение поради съвкупността, в която са били оценявани. В първия случай са били сравнявани с други по-добри и по-лоши работи, а във втория случай сравнението е направено между тях. Следователно ученикът може да бъде оценен с по-голяма възискателност в по-добра група и по-снисходително в по-посредствена група. Последиците от този ефект са много неблагоприятни особено при конкурси, състезания, селекция. Възможно неутрализиране на ефекта е предварително разработване на спецификация и скала за оценяване на отговорите.

**2. Ефект на контраста.** Извършен е подобен експеримент: Три писмени работи, първоначално оценени със среден, веднъж са прибавени в група с още 12 писмени работи оценени с добър. При повторната оценка при новата ситуация трите работи са получили средна оценка слаб 2.40. Втори път трите писмени работи са прибавени към 12 работи, оценени само със слаб. При тази проверка трите работи са получили средна оценка добър 3.87. Този резултат се дължи на контраста между добрите и средните и между слабите и средните работи. Изводът е, че средна работа в сравнение с добра се подценява, а средна работа в сравнение със слаба се надценява. Ефекта би се неутрализирил само с прецизно разработени критерии и скала за оценяване на отговорите.

**3. Ефект на реда.** Наблюдава се както при писмени, така и при устни изпитвания. Ако посредствен ученик се изпитва след по-слаб от него, може да получи по-висока оценка от заслужената, а ако е изпитван след по-подготвен от него, оценката му може да е занижена. Избягването на този ефект е възможно с придържане към точни критерии и скала за оценяване.

**4. Ефект на ореола.** Изразява се в склонност за пренасяне на впечатления за минали постижения (или неуспехи) на ученика върху конкретните му настоящи постижения. Емоционалното отношение в случая доминира над когнитивното и подменя обекта на оценката. За избягване на ефекта при важни конкурси оценяването е анонимно.

**5. Ефект на пола.** Установено е, че когато изпитващият и изпитваните са от един пол оценяването е по-обективно. Някои въздействия на противоположният пол са под равнището на ясното съзнаване и тези внушения се впитват в процеса на оценяване, дори изпитващият да не го осъзнава. Затова е необходимо строго придържане към детайлно разписани критерии за обекта на оценяване и скали за оценки.

**6. Ефект на гласа, жестове, физически облик.** Няма съмнение, че всички те предизвикват емоции върху оценяващия и са източник на субективизъм при оценяването. Анонимното оценяване във важни моменти повишава обективността на оценката.

**7. Ефект на умората.** Установено е, че по-самокритичните оценяващи в състояние на умора стават по-снизходителни, а по-несамокритичните стават по-възискателни и занижават оценката. Препоръка – при настъпване на умора да се прекрати оценяването и да се вземе почивка.

**8. Ефект на първото и последното впечатление.** Макар и не така силен, като някои от вече посочените, и този ефект може да деформира обективността на оценката, защото подменя обекта на оценяване.

### Определение за тест

Терминът тест се използва в различни области на живота и съответно има различни значения. В технически контекст тестът е експеримент или изпитание за установяване на характеристиките, надеждността или пригодността на материал, продукт или система. В медицинската практика тестът е анализ (напр. на телесни течности) или процедура за откриване на заболяване, наличие на вещества или физиологични състояния (тест за бременност). В педагогиката тестът може да е: Проверка, изпитване, проба, изследване, метод, средство, процедура за измерване на способностите, постиженията, интересите или други характеристики на тестираните лица; В научните среди тестът се използва като научен метод за изследване на определени качества на личността, който се провежда при спазване на определени условия, има конкретна научнообоснована цел, създава се според утвърдени изисквания, а резултатите се оценяват числово и се сравняват с предварително създадени норми. **Дидактическият тест** е метод, средство за измерване на резултатите от учебно-възпитателната работа, провеждана в училище по установени програми и определени цели.

### Типология на дидактическите тестове

**1. Според степента на приложимост** в образователната система и **спрямо процедурата** за разработване, прилагане и оценка, т.е. според **качествата си** като инструмент, тестовете биват:

**1.1. Нестандартизиран тест** – Създава се от учители за непосредствено прилагане в рамките на едно училище. Обикновено не преминават през статистическа проверка за изследване качествата на теста. Целта му е да се проследи текущият напредък, да се диагностицират пропуски в знанията след конкретен урок или раздел и да се постави текуща оценка (например: контролни работи, тестове за входно/изходно ниво, подготвени за нуждите на конкретния обучаван клас).

**1.2. Стандартизиран тест** – съставен от професионалисти върху основата на съществуваща теория и установени процедури. Има норми за сравнение на индивидуалните и груповите постижения. Има пресметнати коефициенти на обективност, надеждност, валидност, трудност и дискриминативна сила на отделните задачи. Има разработени методически указания за провеждането му и за интерпретация на резултатите. Разработва се от екипи от експерти (учени от изследваната съдържателна област, педагози, статистици, специалисти по типологията) и преминава през апробация с големи групи ученици. Осигурява обективно сравнение на резултатите между отделни ученици, паралелки или училища на национално или регионално ниво./ например: Държавните зрелостни изпити, НВО след 4., 7. и 10. клас, както и международни изследвания като PISA.

**2. Според подхода за интерпретиране на резултатите от тестовото измерване** тестовете биват:

**2.1. Нормативни тестове** – дават информация за индивидуалните постижения и относителното място на отделния ученик в сравнение с другите ученици. Средният резултат, получен при тестирането на учениците от нормативната извадка, се нарича норма и тя играе роля на стандарт, еталон, с който се сравняват резултатите на отделния ученик. В областта на образованието обаче имаме предварително определени учебни цели, чието постижение в определена степен е задължително. Затова нормативният подход при оценяването не винаги е подходящ.

**2.2. Критериални тестове** – измерват и оценяват постиженията на учениците според изискванията на целите и задачите на обучението, формуирани в държавни документи със задължителен характер. Стандартът, с който сравняваме постиженията на отделния ученик, се нарича критерий и е предварително определен в нормативните документи за цели на обучението.

**При сравнение** между нормативните и критериалните тестове откриваме следните **прилики**:

- Спазват се строго определена методология и процедури при тяхното конструиране, апробиране и оценка, вследствие на което тестовете притежават високи коефициенти на надеждност, валидност и обективност (степен на независимост на провеждането и на резултатите от техния автор);
- Измерват представителна извадка от конкретни учебни постижения на учещите, усвоили определено учебно съдържание;
- Предварително уточнени учебни цели, които се проверяват;
- Еднаква конструкция, оформление и вид на тестовите задачи;
- Общи правила за съставяне на тестови задачи.

**Разликите** ясно се виждат в следната таблица:

Сравнение между нормативни и критериални тестове – разлики

Показател за сравнение	Нормативни тестове	Критериален
Подход за интерпретиране на резултатите	Диференцират и ранжират отделните ученици, като сравняват постиженията помежду им.	Сравнява се постижението на всеки ученик с предварително поставената учебна цел
Измервани учебни цели	Достатъчни са дори по-общо описани цели	Целите са и критерии за оценка, затова трябва да са описани подробно и да са конкретизирани. Целта да посочва: начина на действие (поведение) и равнището, което трябва да се постигне.
Област на познание/брой задачи	Обхващат по-широка област с по-малко на брой задачи	Обхващат по тясна област с повече на брой тестови задачи
Задачи според вида на отговора	По-често с избран отговор (закрыти)	По-често със свободен отговор (открити и ли полуоткрити)
Инструкции за интерпретация на тестовите резултати	Показват мястото на всеки ученик в сравнение с постиженията на останалите	Освен постижения, правят се изводи за типични чести грешки и евентуалните причини за тях
Характеристика на задачите	Предпочитат се задачи със средна степен на трудност и голяма разграничителна сила	Трудността зависи от конкретната учебна цел, а разграничителната сила не е от голямо значение
Успешност	Стандартът за успешност е средният резултат, получен от тестирането на нормативна извадка от ученици и се нарича норма. С нея се сравнява резултатът на отделния ученик.	Стандартът за успешност е предварително определен критерий, корелиращ с формулираните цели на обучение
Теория	Класическа теория на тестовете	Съвременни теории на тестовете (вероятностни, стохастични)

**Основни етапи при създаване на дидактическите тестове** – определяне на целта, разработване на тест-спецификация, изготвяне на банка от въпроси и задачи, съставяне на теста, априорен и апостериорен анализ.

Дидактическият тест може да се разглежда като инструмент за измерване постижения на учениците и за оценката им. Науката, която се занимава с проблема за измерванията в хуманитарната област се нарича психометрия, а теорията на тестовете или **тестологията** е клон на психометрията, чиито предмет са тестовете като специфичен измерителен инструмент.

**Първи етап: Определяне и конкретизация на целта на измерването.** Колкото по-точно е определено какво искаме да измерва теста, толкова по-вероятно е валидността на измерването да е достатъчно висока. Формулирането и конкретизацията на целта налагат предварително детайлно проучване на това какво **искаме да измерим**, какви са неговите **основни проявления**, които могат директно да се измерят и кои **странични фактори** биха могли да повлияят върху резултатите от това измерване.

**Втори етап: Съставяне на тест-спецификация.** Тест-спецификацията е план на теста. Описва учебното съдържание и мисловните процеси, които ще бъдат обхванати, определя видът и броя на задачите, които ще включва теста. Колкото по-подробна и прецизно разработена е тест-спецификацията, толкова по-големи са гаранциите, че надеждността на проектирания тест ще бъде достатъчно висока. Често **тест-спецификацията представлява таблица**, в чиито редове се записват отделни елементи от учебното съдържание, чието усвояване ще измерва теста. В колоните на таблицата са представени различните когнитивни равнища, на които бихме искали това учебно съдържание да бъде усвоено. В отделните клетки на таблицата се записва броят на задачите (а понякога и номерата на конкретните задачи в теста), чрез които ще се измери съответната съдържателна единица на дадено когнитивно равнище. В последната колона и последния ред на таблицата се записват общия брой задачи (може да се изчисли и %) и да се оцени тежестта на съдържателната единица и на когнитивното равнище в крайната оценка.

**Трети етап: Изготвяне на банка от тестови въпроси и задачи.** На този етап се създава банка (първоначален набор) от тестови въпроси и задачи, като се спазват планираният брой и вид на въпроси и задачи в тест-спецификацията. Тъй като при стандартизацията на теста е вероятно част от въпросите и задачите да отпаднат поради ниско качество, то обикновено се препоръчва създаването на повече от необходимия брой задачи (обикновено 50% повече). Например, ако тестът е планиран да съдържа 100 задачи, то в банката се създават 150 задачи. Минималният брой задачи в един тест е 10, защото с по-малко е трудно да се постигне задоволителна надеждност.

**Четвърти етап: Съставяне и изпробване (апробация) на първия вариант на теста**

През този етап се придава завършен вид на теста като набор от разработените по определени правила въпроси и задачи, подчинени на предварително определената цел. Не съществува принципна разлика при съставянето и апробацията на първия вариант на теста в зависимост от това, дали той е нормативен или критериален. Нужно е да се направи следното:

- **Окончателно редактиране на тестовите задачи.** Желателно е задачите да се оставят да „отлежат“ известно време. Това се прави, за да могат при окончателното редактиране да се погледнат с нов поглед, който ще позволи да се поправят някои незабелязани до сега недостатъци. Добре е задачите да се прегледат и от странични лица (експерти). Този **априорен анализ на задачите** с помощта на експертна оценка често се практикува при конструиране на критериално ориентираните тестове. Според Н. Гронлунд при окончателното редактиране на тестовите задачи трябва да се търси положителен отговор на следните въпроси:
  1. Задачата измерва ли наистина важен учебен резултат, който тестът е предназначен да измерва?
  2. Даденият тип задача (с конструируем отговор, с избран отговор, за съотнасяне и др.) подходяща ли е за измерване точно на този учебен материал?
  3. Задачата ясно и еднозначно ли е формулирана?
  4. Задачата оформена ли е добре в езиково и стилно отношение?
  5. Дали в задачата НЕ са използвани думи и фрази, които подсказват верния отговор?
  6. Задачата подходяща ли е по трудност?
  7. Дали всяка от тестовите задачи е независима от останалите и дали всички те като група са свободни от препокриване?
  8. Дали задачите достатъчно пълно покриват съответното учебно съдържание?
- **Подкреждане на тестовите задачи.** Основните критерии за подкреждане на тестовите задачи са:

1. **Трудност на задачите** – започва се с по-леки задачи, за да се стимулират учениците и да им се даде положителна мотивация. Ако се отчита скоростта на изпълнение на задачите (при тестове с определено време) такава подреждане постига и друга цел – ако учениците започнат да решават първо по-трудните задачи и не могат да ги решат, те ще загубят неоправдано много време, и не ще имат достатъчно време да решат лесните задачи, които при наличие на време биха решили. Така ще се получи изкривена и занижена оценка за действителните знания и умения на учениците. Основен проблем, особено при начинаещи автори на тестове, е оценката на трудността на задачата, тъй като предварително (преди нейното изпробване) не съществуват никакви обективни показатели и всичко се решава субективно и интуитивно. Ето защо би могло да се използва друг критерий:
2. **Тип на задачите според отговора.** В една обща група да са задачите с изборен отговор, а в друга – задачите с къс отговор или за допълване, тип „есе“ и т.н. Това облекчава теста, тъй като се използва обща инструкция към групата задачи. Облекчава и учениците, тъй като веднъж усвоили даден начин за нанасяне на отговорите, след това е необходимо само да го следват.

Ако с теста се измерва степента на усвояване на по-широка област от учебното съдържание, тогава задачите се групират в зависимост от:

3. **Конкретното учебно съдържание.** Този критерий е особено важен при диагностичните тестове, където целта е да се измерят типичните трудности и грешки, които допускат учениците при усвояване на дадено учебно съдържание.

При тестове за масово използване може да се има предвид още един критерий:

4. **Начин на оценяване.** Подреждането да е такова, че максимално да улеснява проверката и отчитането на резултатите. (например в тестовете за ДЗИ в една група са задачите, които се проверяват машинно и във втора група са задачите, които се проверяват и оценяват от комисия от оценители.)

Ясно е, че едновременното отчитане на всички фактори, влияещи върху подреждането на задачите в теста и едновременното съобразяване с всички критерии е невъзможно. В зависимост от конкретните фактори на преден план се извежда един критерий, задачите се групират според него, а вече вътре в така сформирани групи от задачи може да се приложи друг критерий.

При окончателното подреждане на тестовите задачи с изборен отговор трябва да се обърне специално внимание на **мястото на верния отговор сред дистракторите**. Трябва да се осигури случайно разпределение на позицията на верния отговор, което ще намали шансовете за неговото налучкване.

- **Подготовка на инструкция.** Инструкцията към изследваните лица трябва да съдържа следната кратка информация:

1. Целите на теста.
2. Времето, определено за решаване на теста.
3. Начина за нанасяне на верните отговори.
4. Начина на оценка на тестовите резултати.

Ако задачите са с изборен отговор учениците се изкушават да налучкват верния отговор тогава, когато не го знаят със сигурност. Затова в инструкцията трябва да е посочено дали за грешен отговор ще се отнемат точки от вече събраните или не. Инструкцията да е максимално кратка, ясна, да не отнема много време и да не позволява нееднозначно тълкуване.

Ако тестът съдържа повече от 1 тип задачи, освен уводна инструкция са необходими кратки инструкции към всеки отделен тип задачи.

В инструкцията да се използва примерна задача с илюстрация за нейното решаване и начин на отбелязване на верния отговор.

- **Отпечатване на теста.** Да е във възможно най-добра естетическа форма и да се осигури лесното му четене и възприемане (шрифт, форматиране, да не се разделя условието на задачата с част от отговорите на една страница, а на друга – останалите отговори и т.н.).
- **Изпробване на съставения първи вариант на теста.** Основна цел на този етап е да се съберат данни, въз основа на които ще се изследват качествата на теста. Изпробването се извършва в извадка взета от генералната съвкупност.

- **Отчитане на резултатите от тестирането.** Когато задачите не са с избран отговор е необходимо да се състави ключ-класификатор на верните отговори и се извърши точкуване. Предварително се определя броя точки за пълен, верен отговор и съответно по колко точки се присъждат на всеки съдържателен елемент (смислова единица) от този пълен отговор. Смисловата единица е най-малкото знание, което един ученик може да даде в своя отговор, а друг ученик да го пропусне.

**Пети етап: Апостериорен анализ (анализ на въпросите и задачите от теста след неговото изпробване в извадката от генералната съвкупност)**

След провеждане на теста резултатите се записват в таблица, в която учениците се подреждат в нисходящ ред в зависимост от получения тестови бал. От така получените списъци учениците се разделят според показания успех в две контрастни (екстремални) групи – „силна“ и „слаба“.

Р. Ебел препоръчва всяка екстремална група да съдържа по 27% от изследваните лица. Така екстремалните групи ще бъдат различни, доколкото е възможно и големи, колкото е възможно. Резултатите на останалите 46% от изследваните лица, които са в средата на таблицата (показали са средни резултати) остават извън рамките на апостериорния анализ.

Получените данни се подлагат на специални процедури и анализът се извършва по отношение на следните **характеристики на тестовите въпроси и задачи: трудност, дискриминативна сила, анализ на дистракторите** (при въпроси и задачи с избран отговор). Извършва се и анализ на теста като цяло и се изчисляват чрез математически формули **характеристиките на теста: надеждност и валидност**. Тъй като всяко измерване е свързано с определени грешки, надеждността показва точността на теста. Измерва се чрез коефициент на корелация между оценките на най-малко двама независими експерти. При пълно съответствие коефициентът е 1, а при липса на съответствие коефициентът е 0. Валидността на един тест показва степента на точност, с която той измерва това, което е планирано да измерва. Измерените резултати се сравняват с нормативно изискване, учебна програма и т.н. Различаваме: **съдържателна валидност** (показва в каква степен даден тест проверява определено учебно съдържание; **критериална валидност** (съответствие с определена цел. Проверява дали са постигнати целите и задачите на учебно-възпитателната работа); **конструктивна валидност** (съответствие с дадено постижение, конструктивност, интелигентност, логично мислене и др.).

**Трудността на една тестова задача** се определя от процентния дял на правилно решилите я ученици от двете екстремални групи. Колкото по-голям процент са решили задачата, толкова тя е по-лесна, докато ниският процент показва, че задачата е трудна.

**Дискриминативната сила**, наречена още разграничителна, показва възможностите на дадена задача да разграничи „силните“ от „слабите“ по постижения ученици.

**Анализ на дистракторите (неверните отговори).** При задачи с избран отговор този анализ е необходим, за да се установи дали дистракторите са приемливи и доколко позволяват да се разграничат „силните“ от „слабите“ ученици.

Р. Берк предлага три основни **критерии при анализ на дистракторите:**

1. Всеки от дистракторите трябва да бъде посочен от повече „слаби“ отколкото „силни“ ученици.
2. Всеки дистрактор трябва да бъде посочен от поне няколко ученика от „силната“ група.
3. В „силната“ група нито един от дистракторите не трябва да бъде посочен от повече ученици, отколкото верният отговор.

**В заключителния етап** на работата по създаването на един стандартизиран тест се извеждат норми при класическите (нормативни) тестове и се извършва нормиране при критериални тестове (определя се критичната граница, която разделя учениците на постигнали целта и непостигнали целта).

### Класификация на тестови въпроси и задачи

В зависимост от начина, по който тестираните дава отговор тестовите въпроси и задачи се разделят на: открити, полуоткрити и закрити. Всеки тип задачи има както определени предимства, така и някои слаби страни, ограничения и основни правила за конструирането им. Изборът на тип задачи зависи от целите на дидактическия тест.

#### 1. Въпроси и задачи със свободен отговор (открити)

При тях няма предварително дадени отговори за избор от страна на тестираните лица. Тестираните сами формулират своите отговори.

**1.1. Въпроси и задачи за свободно съчинение.** Тук се отнасят свободните съчинения, преизказите, описанията, разработката на тема. В някои източници се наричат „есе“.

Основни характеристики: Всеки проверяван сам конструира своя отговор, като използва своя речников фонд, проявява своя стил на мислене и писане; отговаря на сравнително малко въпроси. Получените отговори са с различна степен на пълнота и точност.

Силни страни: Тестираните има възможност да изложи пълно своите знания, да прояви творчество; да обхване повече аспекти; имат обучаващ ефект – учениците се научават да излагат своите мисли свободно и аргументирано. Въпросите и задачите се съставят лесно, бързо и могат да обхванат повече учебен материал. Подходящи са за измерване на висши когнитивни умения и способности.

Слаби страни: Създават по-големи затруднения на учениците, особено ако не са приучени да излагат аргументирано своите мисли. Изискват повече време за решаването им от страна на тестираните. Обективността им е ниска, тъй като при оценката не могат да се елиминират някои фактори като: равнище на владеене на писмен език, способност за правилно изразяване, външен вид на написаното. Не са достатъчно ефективни за проверка на репродуктивни способности.

**1.2. Въпроси и задачи за тълкуване, интерпретация** – проверяват комплексни по своя характер постижения.

Пример: След наблюдение на урок от студентите се изисква да му направят анализ въз основа на няколко предварително уточнени критерия и накрая да направят извод дали този урок е ефективен и в каква степен.

Проверяват комплексни по своя характер постижения – с помощта на предложени таблици с данни да се формулират обобщени изводи; да се оцени правилността на поднесена информация; да се формулират хипотези, които да се проверят с помощта на предоставени данни.

Предимства: Предявяват по-високи изисквания към умственото развитие на тестираните, подходящи са за проверка на комплексни интелектуални постижения.

Недостатъци: Трудно се формулират. Някои ученици трудно разбират смисъла на задачата, затова се препоръчва текстът на задачата да е кратък и да се използват ясни, еднозначно определени термини и понятия.

#### Основни правила при конструирането на задачи със свободен отговор:

1. Авторът на теста да има ясна представа за това, какви умствени операции иска да използват тестираните при решаването на задачата. В противен случай рязко намалява валидността на задачите, т.е. не се измерва това, което е планирано.

2. Текстът на задачата да се конструира така, че да не повтаря буквално текст от учебник.

3. Тестова задача, засягаща спорни проблеми, да бъде оценявана в съответствие с представената с доказателства позиция на проверявания, а не от гледна точка на собствената позиция на проверяващия. Например: задачи, свързани с темата: Хипотези за произход на живота на Земята.

4. Дължината на очаквания пълен отговор да се съобрази с възрастовите особености на учениците и предвиденото време.

5. Желателно е този тип въпроси и задачи да започват с изрази като: „Обяснете как...“, „Обяснете защо ...“, „Дайте примери на ...“, „Сравнете“, „Обосновете“, „Докажете“ и др., проверяващи по-висши когнитивни умения.

6. Използвайте този тип задачи само за проверка на сложни (комплексни) учебни резултати.

**2. Открити въпроси и задачи с ограничена свобода на отговора (полуоткрити)** – при тях тестираният трябва сам да конструира кратък отговор (от една или няколко думи до едно или няколко изречения).

**Силни страни:** Лесно се конструират, лесно и бързо проверяват факти, разбиране на понятия, изчислителни умения. Полезни при малки ученици, защото: обогатяват речниковия им запас. Преодоляват слабо развити умения за писане. Проверката е по-кратка, по-обективна в сравнение с тип „есе“.

**Слаби страни:** По-малки възможности за проверка на висши когнитивни процеси (синтез, обобщение, оценка). Правописът и краснописът понякога може да окажат влияние върху оценката. Проверката на резултатите не може напълно да се автоматизира. Не могат пълно и адекватно да покриват учебното съдържание.

**Често допускана грешка:** Тривиалност на задачата – от проверявания се изисква само добра памет.

**Типове въпроси и задачи с ограничена свобода на отговора:**

**2.1. Въпроси и задачи с кратък свободен отговор** – от тестирания се изисква кратък, ясен, еднозначен отговор, формулиран самостоятелно без да го избира от няколко предложения. Те биват:

А) С един въпрос и един отговор:

*Как се нарича равновесното състояние на една екосистема? .....*

Б) Задачи с множествен отговор. Задават се няколко въпроса върху определен проблем и за всеки се формулира собствен отговор:

*Запишете:*

1) *Генотипа на индивидите в потомството на хомозиготни родители (AA x aa)*

.....

2) *Гаметите, които образува организъм с генотип Вв. ....*

3) *Гаметите, които образува организъм с генотип ааВв. ....*

В) Задачи с поредица от отговори. Задава се един въпрос, на който се отговаря с няколко отговора, свързани помежду си и даващи представа за пълнотата на знанията.

*Запишете тези от изброените организми, които имат пряко развитие.*

*Скакалец, пеперуда, жаба, щъркел, мишка, слон*

.....

Г) Въпроси с общ отговор – задават се няколко въпроса, които изискват един и същ отговор. – Много рядко се използват по биология. Помислете защо?

**2.2. Полуоткрити задачи за допълване** – Тестираният трябва да допълни някоя дума, число, знак. Има същите 4 разновидности като предишната група.

А) Прости задачи за допълване:

*Свойството на организмите да запазват и предават белезите си в потомството се нарича .....*

Б) Задачи за многократно допълване – има няколко празни места в едно изречение

*Растителната клетка се притежава следните специфични само за нея органели: .....*

В) Задачи за последователно допълване – важен е и реда, последователността на отговорите:

*Следзародишното развитие на пеперуда преминава през следните последователни стадии: ....., ....., .....*

Г) Задачи за общо допълване – Например: *Използвайте наименованието само на една геометрична фигура и запишете наименования на различни обвивки на Земята: био ....., лито ....., хидро ....., атмо .....* Рядко се използват.

**2.3. Полуоткрити задачи за заместване** – В тях се дава невярна информация и от тестираните се изисква да я замени с вярна. Има същите 4 разновидности като предишната група.

- А) Прости задачи за заместване
- Б) Задачи за многократно заместване
- В) Задачи за последователно заместване – срещат се много рядко
- Г) Задачи за общо заместване

**2.4. Полуоткрити задачи за преобразуване.** Създават настроение, интерес, използват се във викторини, празнични дни на биологията, при състезания за участие на публиката и др.

Например: *Дадени са следните букви: А, А, Г, Д, З, М, Н, О. Напиши с тях име на подправка. След това смени една буква и образувай женско име и име на част от човешкото тяло.*

**Препоръки (основни правила) при конструиране на задачи с ограничен отговор**

1. Формулировката на задачата да е еднозначно определена.

Неправилно: *Тютюневият лист съдържа .....* (има различни варианти за верен отговор – никотин, но и хлорофил, белтъци, въглехидрати и т.н.)

Правилно: *Отровната субстанция, открита в тютюневият лист се нарича: .....*

2. Формулирайте задачата така, че отговорът да е действително коректен.

Неправилно: *Каква болест на черния дроб се причинява от алкохола?*

(отговорът цироза е некоректен, защото има хора, не употребяващи алкохол, а болни от цироза.)

Правилно: *Каква болест на черния дроб е по-често срещана при хората, употребяващи голямо количество алкохол?*

4. В задачите за допълване трябва да се пропускат само ключовите думи (това са съществителните (отличителните) признаци на понятията или термина на понятието)

Неправилно: *Птиците са ..... животни, чието тяло е покрито с пера.*

Правилно: *Птиците са гръбначни животни, чието тяло е покрито с .....* (пропуснат е съществен, отличителен признак на понятието).

5. В задачите за допълване не трябва да се оставят две или повече празни места, защото смисълът на изречението се губи и може да се налучкват и да се съставят много верни отговори.

Неправилно: *..... са гръбначни животни, чието тяло е покрито с .....*

Правилно: *..... са гръбначни животни, чието тяло е покрито с пера.* (пропуснат е термин на понятието).

**3. Въпроси и задачи със структуриран отговор (закрити, с избран отговор)** – при тях тестираните подбират верния отговор от няколко готови предложения за отговори.

**Основни правила за конструиране на задачи с избран отговор**

**1. Правило за хомогенност на предложенията за отговор**

Стимулът на задачата да представлява ясно дефиниран, значим проблем. Това е добра предпоставка за хомогенност на предложенията за отговори. Липсата на добра структура на задачата е предпоставка за поява на хетерогенност на предложенията за отговор. Задачата е добра, ако още при прочитане на стимула (условието, въпроса) е ясно какво се търси, а не това да става едва след прочитане на последния дистрактор.

Неправилно:

*Дермата е:*

- А) пигментирана
- Б) слой, в който се отварят потните жлези
- В) с различна дебелина в различните части
- Г) богато кръвоснабдена

**2. Правило за директния въпрос**

Препоръчва се всеки стимул на задачата да се оформя като директен въпрос. Непълното изречение в стимула на задачата се използва, когато чрез него ще се постигне по-голяма стегнатост на израза или ще се предотврати подсказване на отговора.

### 3. Правило за краткост

Стимулт на задачата трябва да включва колкото се може по-голяма част от задачата, а предложенията за отговори да са максимално кратки. Включете в условието на задачата основната идея и по-голяма част от фразите.

*Кое взаимоотношение изразява както вътревидови, така и междувидови взаимоотношения в биоценозата:*

- А) хищничество*
- Б) коменсализъм*
- В) конкуренция*
- Г) протокооперация*

### 4. Правило за един верен отговор.

Задачата от затворен тип трябва да има само един верен отговор.

### 5. Правило за отрицанието

Стремете се стимулт на задачата да е в позитивна форма. Ако се налага да се използва негативна фраза в стимула на задачата, то отрицателните частици НЕ, НЯМА и други трябва да са шрифтово открити, за да се забелязват лесно (виж правописни правила)

### 6. Правило за граматическата съгласуваност

Всички предложения за отговори трябва да са граматически съгласувани със стимула на задачата. Понякога само верният отговор е граматически съгласуван, а дистракторите са в различен род и число и това ги прави разпознаваеми.

### 7. Правило за визуалното оформление

Визуалното оформление трябва да съдейства за по-бързото и по-леко възприемане на задачата.

### 8. Правило за атрактивни, но правдоподобни дистрактори

Пример за неправдоподобни дистрактори: (Верният отговор се отгатва без познания за него)

*Кой открива Северния полюс?*

- А) Христофор Колумб*
- Б) Фернандо Магелан*
- В) Робърт Пиъри*
- Г) Марко Поло*

Пример за правдоподобни дистрактори: (Всички предложени отговори са полярни изследователи.)

*Кой открива Северния полюс?*

- А) Руалд Амундсен*
- Б) Ричард Бърд*
- В) Робърт Пиъри*
- Г) Роберт Скот*

Съветите на Ибъл за писане на правдоподобни дистрактори:

– Определете класа от неща, към които трябва да принадлежат всички предложения за отговор.

– При конструирането на дистрактори мислете за неща, които имат някаква връзка с термините, използвани в условието на задачата или с верния отговор.

– Формулирайте условието така, че то да изисква отговор от вида „да, защото...“ или „не, защото...“ и варирайте съответните обяснения.

– Използвайте различни комбинации от два или три елемента. При 2 елемента имаме 4 възможности, а при 3 – 8 възможности. Използвайте много предпазливо отговори от вида – „всички са верни“ или „нито едно от посочените“, тъй като те водят до понижаване на надеждността и валидността на теста като цяло.

**9. Правило за дължината и формата на предложенията за отговор.** Предложенията за отговор трябва да си приличат по дължина, форма и научност. Неправилни дистрактори: (различават се по научност) *Защо в гората въздухът е по-влажнен?*

- А) защото духа вятър*
- Б) защото се извършва транспирация*
- В) защото температурата е по-ниска*

Правилно: *В гората въздухът е по-влажнен защото се извършва:*

- A) гутация
- B) транспирация
- B) фотосинтеза

**10. Правило за вербалната асоциация.** Не допускайте вербална асоциация между сти- мула на задачата и верния отговор. Избягвайте думи или фрази, които могат да играят роля на ключ при откриване на верния отговор. Например:

*Кои клетъчни органели съдържат хлорофил?*

- A) вакуоли
- B) митохондрии
- B) рибозоми
- Г) хлоропласти

По отношение на целия тест верният отговор трябва да се появява на всяко от местата на предложенията за отговори приблизително еднакъв брой пъти, но без да се следва някакъв логичен ред за това. Изключения от правилото: При изброяване на числа.

**Правописни правила при записване на закрити задачи с множествен отговор**

**1. Поредността на всеки от предложените в задачата отговори се отбелязва с главна буква и дясна скоба.**

**2. Предложените към задачата отговори се разполагат вертикално (всеки на нов ред) с цел по-ясното им възприемане, със или без отстъп.**

**3. Когато въвеждащият текст (основата на задачата) съдържа израз за отрицание от типа НЕВЯРНО, НЕ Е, НЯМА и под., той се изписва с главни букви, за да осигури еднозначното възприемане на условието на задачата.**

**4. Пунктуационното оформяне на текста на тестовите задачи зависи от синтактичните му особености.**

**4.1. Въвеждащият текст (основата на задачата) завършва с двоеточие, когато той не представлява граматически и смислово завършено изречение и всеки от предложените отговори го завършва.**

**4.2. Въвеждащият текст (основата на задачата) завършва с двоеточие, когато той съдържа обобщаващ израз, конкретизиран в отговорите към задачата.**

**4.3. Въвеждащият текст (основата на задачата) завършва с точка или въпросителен знак, когато той е граматически и смислово завършено изречение и не съдържа израз, конкретизиран в отговорите към задачата.**

**5. Правописно и пунктуационно оформяне на отговорите в тестови задачи с изборен отговор**

**5.1. Отговорите започват с малка буква, когато представляват част от изречение, която граматически и смислово завършва основата на задачата. Те завършват без препинателен знак.**

**5.2. Отговорите на тестовите задачи започват с малка буква и завършват без препинателен знак, когато се състоят от една дума или словосъчетание, макар че основата на задачата завършва със знак за край на изречение.**

**5.3. Отговорите на тестовите задачи започват с главна буква и завършват с точка, ако представляват завършено самостоятелно изречение, независимо дали основата на задачата завършва със знак за край на изречение, или с двоеточие.**

### **Система от компетентности в образованието**

Понятието *компетентност* произлиза от латински език (лат. *competens*, *-entis* – „способен“; от английски език думата *компетентност* се превежда като „способност, дарба“). Компетентностите се определят като динамична съвкупност от знания, умения, нагласи и отношения, които се придобиват в процеса на обучение. Свързват се основно с поведението на личността – не сами по себе си знания или умения, а подходящи поведения, демонстрирани в конкретни учебни ситуации и необходими за постигането на резултати в конкретна дейност или при определена професионална роля.

Знанията са свързани с отговори на въпроси – *какво, кога, къде, колко* и т.н., уменията изискват прилагането на знанията на практика, а под отношенията са нагласите към знанието и се отразяват в поведението на учениците.

Компетентността най-често се свързва със способност, разбирана като може да се направи нещо, т.е. умее, основано на знание. Компетентностите са способности, но не вродени, а „такива, които са развити чрез качествено учене, в подходяща педагогическа среда и чрез придобиване на сериозен практически опит“

#### *Развитие на идеите за компетентностите*

В средата на 60-те години на XX век в езикознанието се появява понятието езикова компетентност, а по-късно за означаване на ситуационната уместност на езика се въвежда и терминът комуникативна компетентност. През следващите десетилетия за компетентности започва да се говори в различни области. В 1972 г. Маклелънд предлага на проверка да се подлагат компетентностите на човека, а не неговата интелигентност, а през 1984 г. Джон Рейвън дава разгърнато тълкуване на компетентностите като „мотивирани способности“ и посочва 37 относително независими компетентности, които определя чрез различни категории – готовност, способност, отношение, самоконтрол. През 90-те години на XX век понятието компетентност продължава да се обогатява и да разширява своя обхват – Съветът на Европа активно работи върху определяне на равнищата за владеене на чужд език чрез компетентности.

След 2000 година в образователната практика на редица държави започва да се говори за компетентностно ориентирано образование, като образователните реформи и смяната на образователната парадигма на индустриалното общество все повече се свързват с компетентностния подход.

### **Понятието „компетентност“**

Компетентността в образованието се разглежда като *интеграция на знания, умения, нагласи и ценности*, която позволява на обучаваните да действат ефективно в реални и комплексни ситуации. Това понятие отразява съвременния подход, при който образованието не цели само натрупване на факти, а развиване на *способности за критично мислене, решаване на проблеми и социална реализация*.

Според европейските стандарти компетентността включва не само предметни знания, но и *трансфер на умения*, способност за сътрудничество, работа в екип и адаптация към променящата се среда. В педагогическата литература се прави разграничение между *компетентност* – като интегрално качество на личността, и *компетенции* – като специфични способности за изпълнение на конкретни задачи. Компетентностният подход предполага активно участие на учениците в учебния процес, социално взаимодействие и конструктивно учене, което подготвя младите хора за реалния живот.

### **Класификация на компетентностите**

Използването на понятието *компетентности* във все повече сфери и ситуации не позволява да се приложи единна класификация на компетентностите.

Изследователите говорят за *индивидуални* (социална, емоционална, когнитивна, гражданска и професионална компетентност) и за *организационни* компетентности.

М. Армстронг разделя компетентностите на два вида – *поведенчески* или „меки“ (емоционална интелигентност, комуникативност, резистентност към промяна, проактивност, екипност, умения за вземане на решения, ориентираност към постижения, умения за мотивиране, лидерство и др.) и *технически* или „твърди“, които определят специфичните професионални умения и способности.

Опирайки се на тезата за деленето на съдържанието на образованието на „метапредметно“ (за всички предмети), „междупредметно“ (за цикъл предмети и образователни области) и „предметно“ (за всеки учебен предмет), Хуторский подрежда компетентностите йерархично в три нива: предметни компетентности, общопредметни компетентности, ключови компетентности.

*Според други класификации на компетентностите, те биват:*

- Ключови (трансверсални) компетентности

Ключовите компетентности са универсални умения, които всеки ученик трябва да развие, за да функционира ефективно в обществото и в професионален контекст. Те са приложими във всички учебни предмети и учебни ситуации и включват:

1. *Грамотност и комуникация* – четене, писане, устна комуникация;
2. *Многоезичност* – владееене на един или повече чужди езици;
3. *Математическа и научна компетентност* – използване на логика, научни методи и технологични знания;
4. *Дигитална компетентност* – работа с информационни технологии, анализ на цифрови данни;
5. *Умение да се учи* – самооценка, планиране и управление на собственото учене;
6. *Социални и граждански компетентности* – сътрудничество, социална ангажираност, етика;
7. *Инициатива и предприемачество* – решаване на проблеми, предприемаческо мислене;
8. *Културна осъзнатост* – разбиране и уважение към културното разнообразие.

Ключовите компетентности са взаимосвързани и формират основата за цялостното развитие на личността, социалното включване и успешното функциониране в икономическа и културна среда.

- Предметно-специфични компетентности

Предметно-специфичните компетентности се отнасят до знания и умения в конкретна учебна област, като например: *Биология* – наблюдение на екосистеми, провеждане на експерименти, анализ на научни данни; *Здравно образование* – разпознаване на здравни рискове, формиране на здравословни навици, вземане на информирани решения; *Математика и физика* – решаване на задачи, прилагане на модели и формули; *Езици* – създаване на писмени и устни изявления, участие в дебати.

Тези компетентности са специфични за предмета и се интегрират в ключовите компетентности, за да се осигури *практическа приложимост на знанията и уменията*.

Постепенно в различните класификации се появяват принципно нови образователни понятия – компетенции, компетентности, умения за живот, ключови компетентности.

На фокус често са основните (базисни) компетентности, които всеки един човек трябва да притежава. За тях се очертават комплекси от компетентности, които се считат за особено важни, значими за реализацията на човека – личностна и професионална.

В резултат от търсенето на „концептуална основа за училищно-базирани сравнения на постиженията в международни и в национални системи“ се налага понятието ключови компетентности.

Компетентността „*Устойчиво развитие и здравословен начин на живот*“ не е произволна, а е част от ключовите области на образователните стандарти в България (Наредба № 5) и е подкрепена от *европейски и национални образователни политики*. Тя формира основни знания, умения и нагласи, необходими за: осъзнато поведение в защита на природата и ресурсите; активен и здравословен живот; гражданско участие в устойчиво развитие; личностно развитие и социална отговорност.

Това я прави *съществена компетентност за пълноценен живот и учене през целия живот*.

Тази компетентност е нормативно обоснована в *Наредба № 5/2015* за общообразователната подготовка е записано, че учениците трябва да развиват умения за *устойчиво развитие и здравословен начин на живот*. Това включва придобиване на знания, умения и нагласи за *екологично съзнание, здравословно хранене, физическа активност и психично благополучие*.

В препоръката на Съвета на ЕС за *ключовите компетентности за учене през целия живот* включва здравословния и устойчив начин на живот като основна компетентност. Целта е да се осигури *личностна реализация, социална отговорност и активно гражданство*.

*Стратегическата рамка за развитие на образованието 2021 – 2030* подчертава значението на компетентности, които формират устойчиви и здравословни навици у учениците. Подобни компетентности развиват *самодисциплина, отговорност и екологична култура*.

*Връзка между устойчивото развитие и здравословния начин на живот се изразява в:* Изборът на екологично чисти и сезонни храни намалява въглеродния отпечатък и подобрява здравето; Физическата активност и правилното управление на времето укрепват както личното здраве, така и *способността за устойчиви ежедневни практики*.

Компетентността е *ключова за формиране на ценности и умения*, необходими за съвременния живот. Тя съчетава *екологична отговорност, социално поведение и лична грижа за здравето*, което я прави неразделна част от образователната система.

### **Ключови компетентности в обучението**

Темата за компетентностите и в частност за ключовите компетентности не е нова за образованието. Формалното ѝ начало се поставя през декември 2006 г. с приемането на Препоръката на Съвета на Европейския съюз и на Европейския парламент за *Рамка за ключовите компетентности за учене през целия живот*, макар че изработването ѝ е резултат на дълъг процес, в основата на която лежи концепцията за комплекса от компетентности, необходими за личностно развитие, активно гражданство, социално включване и пригодност за трудова заетост през XXI век.

Рамката описва осем ключови компетентности, сред които са *общуване на роден, съответно на чужд език, основни умения в областта на математиката, природните науки и технологии, дигитални компетентности, умения за учене, обществени и граждански компетентности, инициативност и предприемачество, културна осъзнатост и творчество, културни компетентности*.

Наред с това извежда редица преносими, „меки“ умения (напр. инициативност, оценка на риска, креативност, критично мислене, контролиране на емоциите, работа в екип, решаване на проблеми, поемане на отговорност), които осигуряват свързаност между личната, социалната и професионалната изява на съвременния човек.

Посочените компетентности се определят като ключови, защото: са приложими за всички възрасти и за всички форми на обучение; правят реално ученето през целия живот; осигуряват връзка с пазара на труда; са инструмент за измерване на качеството, но и съизмерване на образователните системи; създават възможности за мобилност, за пренос на кредити и за сертифициране; осигуряват успешна реализация и благополучие на хората.

### **Компетентности и референтните рамки**

#### *Референтни рамки за компетентности*

Референтните рамки определят *структурата и очакваните резултати* от обучението. Те служат за: формулиране на учебни програми; стандартизация на оценяването; сравнимост на образователните резултати между различни системи; валидиране на компетентности в формални и неформални контексти.

#### *Европейски и национални рамки*

*Европейската рамка за ключови компетентности* включва осем основни компетентности и насърчава тяхното интегриране в учебните програми;

*Националните референтни рамки* адаптират европейските стандарти към културния, социалния и икономическия контекст на страната.

В България Министерството на образованието и науката използва референтни рамки за оценка на ключовите и предметните компетентности чрез стандарти за качество и учебни програми.

Референтните рамки са *основата за дизайн на учебни занятия*, оценяване на компетентности и планиране на междупредметни проекти. Те също така определят критерии за *самооценка и развитие на компетентностите* на учениците.

### Методическо приложение в учебния процес

#### *Дизайн на учебни ситуации*

Интегрирането на компетентностите изисква *практически ориентирани методи*:

- Проекти и изследвания – учениците планират и реализират експерименти или наблюдения (например мониторинг на локален екологичен проблем);
- Симулации и ролеви игри – решаване на здравни и екологични казуси чрез взаимодействие и вземане на решения;
- Дискусии и дебати – развитие на комуникативни и критични умения чрез аргументиране и оценка на информация;
- Цифрови технологии – използване на софтуер за анализ на данни, моделиране на системи и визуализация на резултати.
- Примерна интеграция по предмети
- Биология: Изследване на биоразнообразието в училищния двор с помощта на мобилни приложения за идентификация на растения и животни;
- Здравно образование: Разработване на училищна кампания за здравословно хранене, включваща събиране на данни, презентация на резултати и оценка на ефекта;
- *Междупредметни проекти*: Проучване на енергийна ефективност в училище, което включва математика (изчисления), биология (влияние върху околната среда) и гражданско образование (комуникация и презентация).

Системата от компетентности в съвременното образование създава условия за *цялостно развитие на личността*, която е способна да мисли критично, да решава проблеми, да комуникира ефективно и да участва активно в обществото.

Ключовите компетентности предоставят *универсална рамка*, докато предметно-специфичните компетентности осигуряват *задълбочени умения и знания*. Референтните рамки гарантират съпоставимост, стандартизация и методическа последователност.

Методическото приложение на компетентностния подход чрез интерактивни методи, проекти, изследвания и цифрови инструменти позволява интеграция на знания, умения и нагласи, така че ученето да е *активно, практически приложимо и социално значимо*.

Този модел формира личности, готови за *учене през целия живот*, адаптивност и активно гражданство, което е основна цел на съвременното образование.

#### *Ключови компетентности в обучението по „Биология и здравно образование“ (БЗО)*

- *Научни компетентности* – наблюдение, анализ, сравнение и експериментални умения;
- *Здравни компетентности* – оценка на здравословни практики, формиране на лична и обществена отговорност;
- *Екологична грамотност* – разбиране на взаимодействията между човек и природа, участие в екологични инициативи;
- *Критично мислене и решаване на проблеми* – оценка на научни данни, интерпретация на резултати и предлагане на решения;
- *Социални умения и гражданско участие* – работа в екип, участие в проекти и инициативи за обществена полза.

Пример: Учениците могат да участват в проекти за мониторинг на водни екосистеми, като събират данни, анализират биологични показатели и изготвят препоръки за подобряване на качеството на водата. Това упражнение интегрира научни компетентности, дигитални умения (софтуер за анализ на данни), социални компетентности (екипна работа) и гражданско участие.

#### *Междупредметни връзки – примери:*

- Проекти за устойчиво развитие включват математика (изчисляване на ресурси), биология (оценка на екологични въздействия) и здравно образование (оценка на здравословни практики).

- Изследвания за хранителни навици и здравословен начин на живот съчетават биологични и здравни знания с умения за събиране на данни, анализ и комуникация на резултатите.

Тези подходи развиват компетентности в реални контексти, като подготвят учениците за социално и професионално функциониране.

*Примери за интерактивни методи: дискусии и дебати* – учениците обсъждат екологични или здравни проблеми, аргументират решения; *проекти и презентации* – разработка на постери, презентации, модели на екосистеми; *лабораторни и полеви експерименти* – самостоятелни или групови наблюдения и измервания; *симулации и дигитални игри* – моделиране на хранителни вериги или разпространение на заболявания; *ролеви игри и проблемно-базирано учене* – учениците поемат роли на учени, лекари, екологични инспектори; *рефлексия и самооценка* – писмени или устни дневници, дискусии за постигнатите резултати.

### **Приложение на компетентностния подход в обучението по БЗО**

*Компетентностният подход* в обучението по БЗО намира своето най-пълно изражение чрез интегриране на учебното съдържание с реални житейски ситуации, които са близки и значими за учениците в средното училище. Учениците изграждат трайни нагласи към собственото си здраве, към околната среда и към научното познание като средство за ориентация в света. Затова формирането на компетентности не се свежда до усвояване на термини и факти, а до развитие на способности за *критично мислене*, вземане на *информирани решения* и *отговорно поведение*.

В часовете по БЗО ключовите компетентности се развиват чрез активно участие на учениците в учебния процес. Например при изучаване на теми, свързани с човешкия организъм, учениците не само усвояват знания за органи и системи, но и анализират фактори, влияещи върху здравето, оценяват рискове и обсъждат стратегии за превенция. По този начин се формират здравни, социални и граждански компетентности, които имат пряко приложение в ежедневието.

Компетентностният подход изисква от учителя *целенасочено планиране на учебните дейности* така, че те да *насърчават самостоятелност и активност*. Проектната и изследователската дейност, наблюдението и анализът на биологични обекти, както и обсъждането на екологични и здравни проблеми, подпомагат изграждането на *предметно-специфични компетентности*. Учениците се учат да формулират въпроси, да търсят информация от различни източници, да я оценяват критично и да представят аргументирани изводи.

Чрез целенасочен педагогически дизайн, ориентиран към компетентности, училището изпълнява своята основна функция – да подготвя учениците за личностна реализация и за активно участие в съвременното общество.

### **Необходимост от формиране на ключови компетентности за устойчиво развитие и здравословен начин на живот**

Съвременното общество е изправено пред комплексни глобални предизвикателства, свързани с деградацията на околната среда, климатичните промени, социалните неравенства и влошаващото се здравословно състояние на населението. В този контекст образованието придобива ключова роля като основен фактор за формиране на ценности, нагласи и поведения, ориентирани към устойчиво развитие и здравословен начин на живот. Училището не е само институция за предаване на знания, а пространство за изграждане на личностни и социални компетентности, необходими за отговорно участие в обществения живот.

Формирането на ключови компетентности за устойчиво развитие и здравословен начин на живот (КУРЗНЖ) се разглежда като приоритет в съвременните образователни политики, включително в европейските и националните стратегически документи. Тези компетентности обединяват знания, умения, ценности и нагласи, които подпомагат учениците да вземат информирани решения за своето здраве и за опазването на природната и социалната среда.

### **Понятията „устойчиво развитие“ и „здравословен начин на живот“ в контекста на училищното обучение**

#### *Същност и характеристики на устойчивото развитие*

Понятието „устойчиво развитие“ е въведено широко с доклада на Световната комисия по околна среда и развитие „Нашето общо бъдеще“ (1987). Устойчивото развитие (УР) се дефинира като модел на развитие, който удовлетворява потребностите на настоящето, без да застрашава възможностите на бъдещите поколения. В образователен контекст УР се разглежда като *трикомпонентна система*, включваща: *екологично измерение* – опазване на природните ресурси и биоразнообразието; *социално измерение* – социална справедливост, здраве и качество на живот; *икономическо измерение* – рационално използване на ресурси и устойчиви икономически практики.

Парадигмата на устойчивото развитие е нормативно заложена в *Програмата за устойчиво развитие до 2030 г.*, която акцентира върху необходимостта от интегриране на принципите на ОУР във всички образователни равнища и върху развитието на ключови компетентности за устойчиво бъдеще.

В училищното обучение устойчивото развитие се интерпретира не само като екологично образование, а като интегриран подход, който насърчава отговорно отношение към природните ресурси, социална справедливост, икономическа разумност и гражданска активност. Чрез образованието учениците развиват системно мислене и осъзнават взаимовръзките между човешката дейност, околната среда и качеството на живот.

#### **Място и роля на КУРЗНЖ в учебните планове и нормативната уредба**

##### *Здравословният начин на живот като образователна категория*

Здравословният начин на живот се интерпретира като *система от жизнени дейности и поведенчески модели*, насочени към съхраняване и укрепване на физическото, психичното и социалното здраве на индивида. Според Световната здравна организация той включва: рационално хранене; адекватна физическа активност; лична хигиена; управление на стреса; социални умения и позитивни взаимоотношения; превенция на зависимости и рисково поведение.

В образователния процес понятието ЗНЖ надхвърля рамките на здравната информация и се операционализира чрез *формиране на умения за живот*, ценностни ориентации и устойчиво поведение.

##### *КУРЗНЖ в нормативната рамка и образователната политика*

Формирането на КУРЗНЖ е нормативно регламентирано в българската образователна система чрез: *Закона за предучилищното и училищното образование*, който определя девет ключови компетентности, включително „умения за подкрепа на устойчивото развитие и за здравословен начин на живот и спорт“; *ДОС за общообразователната подготовка (Наредба № 5)*; *ДОС за гражданското, здравното, екологичното и интеркултурното образование (Наредба № 13)*.

Особено място заема учебният предмет *Биология и здравно образование (БЗО)*, в който здравното образование е приоритетно направление. Учебните програми по БЗО целенасочено насочват обучението към осмисляне на връзките „човек – среда – здраве“, към оценяване на рискове и вземане на отговорни решения.

*Структура и съдържание на компетентностите за здравословен начин на живот*

На основата на теоретичния анализ и нормативните изисквания здравословният начин на живот може да бъде структуриран като система от компетентности за: рационално хранене; активна двигателна дейност; оптимален режим на труд, почивка и сън; превенция на зависимости; предпазване от травматизъм; лична и обществена хигиена; сексуално и репродуктивно здраве; изграждане на хармонични социални взаимоотношения.

Тези компоненти включват *знания, умения, нагласи, ценности и поведенчески модели*, които могат да бъдат използвани като индикатори за оценка на образователните резултати.

*Ключови компетентности за устойчиво развитие и здравословен начин на живот*

Ключовите компетентности за устойчиво развитие и здравословен начин на живот представляват интегративна категория, която обединява познавателни, социални и личностни компоненти. Те включват: знания за природните, социалните и здравните процеси; умения за критично мислене, вземане на решения и решаване на проблеми; ценности, свързани с отговорност, солидарност и грижа за себе си и околните; нагласи за активно участие в устойчиви и здравословни практики.

Формирането на КУРЗНЖ подпомага учениците да изграждат поведение, ориентирано към дългосрочно благополучие – както лично, така и обществено. Тези компетентности са тясно свързани с гражданското образование, екологичното възпитание и здравното образование.

***Дидактически технологии за формиране на КУРЗНЖ***

*Интерактивни и интердисциплинарни подходи*

Съвременните дидактически технологии акцентират върху: интерактивното учене; проблемно и проектно базирано обучение; ситуационно (казусно) обучение; групова и екипна работа.

Интегративният подход позволява обединяване на знания от биология, екология, гражданско образование и здравно възпитание.

*Проектно базирано и ситуационно обучение*

Проектното базирано обучение съдейства за прилагане на знанията в реални житейски контексти, развитие на социални и комуникативни умения и формиране на отговорност. Ситуационните методи (казуси, симулации) подпомагат изграждането на умения за вземане на решения и критично мислене.

*Ролята на критичното мислене и ИКТ*

Критичното мислене се разглежда като ключов механизъм за осмисляне на информацията, оценка на рисковете и избор на устойчиви решения. Интеграцията на информационни и комуникационни технологии разширява възможностите за достъп до знания, визуализация и активно участие на учениците.

*Извънкласни форми и партньорства*

Сътрудничеството между училища, музеи, научни институции и обществени организации обогатява образователния процес и създава условия за практическо приложение на знанията. Музеите функционират като *алтернативна образователна среда*, която стимулира интереса и мотивацията на учениците.

Формирането на КУРЗНЖ изисква преход от традиционния, знаниецентричен модел към *компетентностно ориентирано образование*, насочено към устойчиво поведение и здравна култура. Това предполага промяна в ролята на учителя – от източник на знания към фасилитатор и консултант.

*Реализация и постижения на образование за устойчиво развитие и ЗНЖ*

Заедно с представените вече дидактически технологии на обучение в съвременния процес на формиране на КУРЗНЖ намират място редица актуални дидактически стратегии.

*Портфолиото като съвременна многофункционална образователна технология.* Портфолиото все повече навлиза в системата на обучение, като една съвременна и многофункционална образователна технология в ръцете на преподавателя.

Днес приложението на образователното портфолио се възприема като възможност за иновация в учебния процес и подобряване нивото на подготовката на учениците. *Историческите* корени на портфолиото се свързват с епохата на Ренесанса, когато известни художници и архитекти са събирали своите творби в „папки“. През 70-те години на миналия век портфолиото намира широко приложение в Канада и САЩ предимно във висшето образование. Малко по-късно портфолиото е широко разпространено в преподавателската дейност във Великобритания и други западноевропейски страни. То се разработва и се изисква както от учителите, така и от преподавателите от университети и колежи. В някои университети съществуват ръководства за разработването на портфолио в различни учебни/научни области – хуманитарни, социални и природо-математически науки („The course portfolio volume“ – ААНЕ).

Приложено в сферата на образованието, портфолиото носи названието „образователно портфолио“ и се свързва с изискванията на целия учебен процес по дадена дисциплина“. В литературата образователното портфолио е наричано още „портфейл или папка на индивидуалните учебни постижения“.

Образователното портфолио представлява своеобразен „запис“ на процеса учене на студента: какво е постигнал, какви са неговите индивидуални стъпки на учене, как мисли и какви въпроси задава, анализира, синтезира, продуцира и твори. Как взаимодейства с останалите – емоционално, интелектуално и социално.

Портфолиото е колекция от събрани и подредени материали, предмети, инструменти, която представя усилията или постиженията на учениците в една или друга насока.

*Средство за развитие и диагностика.* Целенасочена колекция от ученически работи, които разказват историята на индивидуалните постижения и израстване. От посоченото може да се констатира, че дефиницията за портфолио е поливариантна. В настоящата разработка портфолиото се интерпретира като образователна технология основана на личностно-ориентирания подход. В центъра на учебния процес е ученикът – неговата целенасочена познавателна, емоционална и творческа дейност.

Съществуват различни *видове портфолио* в зависимост от избора на критерий. Според субекта за когото е предназначено, то може да бъде студентско (ученическо), преподавателско.

Според материала – хартиено, електронно от смесен тип. Според съдържанието – по съответната дисциплина (например: Портфолио по БЗО). Според продължителността на подготовка – срочно; по обем. Според дидактическата цел – обучаващо или диагностично и др. В зависимост от целите на обучение разглеждат четири вида портфолио: професионално портфолио/портфолио на преподавателя (professional/teacher portfolio); портфолио на курса (course portfolio); портфолио на преподавателската дейност (teaching portfolio); портфолио на учащия (student portfolio).

*Проектно базирано обучение.* Работата по проект не е новост в образованието и е станала много популярна в днешно време. „Обучение основано на проектите“ или „проектно базирано обучение“, „project-based learning“ е наименование на начина на работа в образователния процес с използване на работа по проекти. Проектно базираното обучение е много добра възможност учещите да прилагат това, което знаят в реални ситуации от живота, да развиват социални умения. Работата по проекти е и възможност учениците да направят нещо различно и приятно.

Думата проект на латински „proiectus“ се тълкува като замисъл, план за осъществяване на нещо, намерение. В исторически план, нетрадиционната педагогика, появила се в края на XIX-тото и началото на XX-тото столетие, утвърждава идеите на Джон Дюи за „демокрация на образованието“ и необходимост от „прагматична педагогика“. Педагогическата система на Дж. Дюи е изходно начало на усилено разработваните в нашата съвременност методи на обучение – проблемният и проектният, които днес се третират от много автори, като цялостни концепции за обучение. За прилагане идеите на Дюи в практиката, най-голяма заслуга има един от неговите близки сътрудници У. Х. Килпатрик, който анализира детайлно проектния метод. Принос в тази насока имат и европейските представители на нетрадиционната педагогика, особено привържениците на идеята за „трудовете училища“. Създателите на този метод на обучение го представят като цялостна организация на обучението, чиято основна идея е ученето чрез действие. Методът

на проектите е прилаган отдавна в училищната практика, но сравнително ограничено. Напоследък учените обръщат отново поглед към този метод и неговите възможности да отговори на новите образователни изисквания.

Проектите се интерпретират нееднозначно като: средство за всестранно упражняване на ума и развитие на мисленето; на творческите способности; развитие на самодейността и подготовка на учениците за самостоятелна трудова дейност; сливане на теорията и практиката в обучението; подход, чиято цел е да се разбере на кои ученици индивидуално или групово може да се възлага отговорността за избирането, планирането, изпълнението или отчитането на предприетите действия или проучените цели, като чрез това се поощрява тяхната насочена активност през учебния процес. Работата по проект обединява добрите познания, умения и опита на истинския живот в цялостната система; форма на организация на обучението, при която самите ученици се натоваарват с едни или други проекти и в процеса на тяхното изпълнение усвояват знания и навици. *Предимства на метода:* Съдейства за: развитие на цялостната личност като акцентира на редица способности у ученика: комуникативни; личностни (мисленето, фантазия, любознателност, творчески амбиции); социални (способност за колективна дейност, за самодисциплина, търпимост към мнението на другите); литературно-лингвистични (описание на идеи, импровизация при защитата на проекта); технологични (нагледно-образна памет, абстрактно-логическо мислене). Изпълнявайки проектите, учениците се учат да вземат решения, да поемат отговорност. Те стават равноправни участници в съвместната дейност с учителя, разширяват сферата на своите интереси, формират волеви качества и чувство за отговорност. *Недостатъци:* дейностите при разработване на проекта изискват продължителна подготовка, проучване, оформяне и други. Без съмнение проектно базираното обучение може да осигури възможности за многоаспектно разглеждане и вариативно решение на редица проблеми на екологичното равновесие и устойчивото развитие. Използването на метода в училищната практика ще засили мотивацията и интереса на обучаваните към предметната област.

*Ситуационно (казусно) базирано обучение.* Актуална е дискусиата за необходимостта от ситуационно, действено и проблемно ориентирано обучение чрез „кризисни ситуации“, в които участниците в даден случай проучат поведенческите си аспекти, придобивайки чувство за междуличностни отношения и за работа в групи. Чрез ситуационния метод на обучение, при решаването на реални ситуации (казуси, инциденти) учениците се обучават в правене на положителни стъпки за подобряване на околната среда. По този начин ние им предоставяме идеи как да приспособят тези действия към своя живот. Използват се различни наименования за тази група методи: „ситуационни методи“, метод на „конкретни ситуации“, „проблемно-ситуационни методи“, „симулации“, „интерактивни методи“.

В основата на ситуационно базираното обучение се поставя прилагането на казусни ситуации в учебния процес, които съдържат набор от събития, случващи се в пространството, в което субектът може да отреагира с някакъв вид действие. Те съдържат съвкупност от обстоятелства и условия, които създават едни или други отношения в състоянието на дадена система.

В основата на „ситуационно базираното обучение“, или „казусно базираното обучение“ стои използването на т. нар. „ситуационни методи“, метод на „конкретни ситуации“, „проблемно-ситуационни методи“, „учене чрез създаване на ситуации“ (Case study), „симулации“.

Отличителна черта на ситуационния метод е подборът на реална ситуация от живота или професионални конкретни ситуации, отразяващи реални събития, факти и проблеми, които са типични и се среща често в практиката и науката. От обучаваните се изисква да формулират проблеми, самостоятелно да търсят алтернативни решения, да осъществяват взаимодействие между теория и практика.

*Групова и екипна работа.* При този начин на организация на учебния процес е необходимо да се съблюдават характеристиките на екипа и групата: състав (хомогенен, хетерогенен), постоянни и временни, динамиката, изискванията за работа.

*Ключови аспекти на групата:* В групата съществува интерактивност – хората оказват помежду си взаимно влияние и това ги поставя във взаимна зависимост; Взаимната зависимост в групата се установява и поддържа чрез нормите, ролите и социалния статус на участниците; Взаимната зависимост между участниците в групата е повлияна от сплотеността, съпричастието и сътрудничеството помежду им; Продуктивността на групата е определена най-силно от задачата, по която тя работи, от решенията, които групата взема, от лидерството.

*Правила за работа в група:* Всичко става тук и сега; Да се придържаме към темата; Да не говорим едновременно; Да се изслушваме; Мнението на всеки е важно; Да си изключим GSM-мите; Да не поставяме „етикети“ и др.

Ключовите компетентности за устойчиво развитие и ЗНЖ представляват стратегически приоритет на съвременното училищно образование. Чрез интеграцията на нормативната рамка, съдържателните компоненти и иновативните дидактически технологии обучението по БЗО създава условия за изграждане на отговорни, здрави и социално ангажирани личности, способни да допринасят за устойчивото развитие на обществото.

### Понятието иновация, обект и предмет на иновациите в образованието

**Понятието иновация.** Понятието „иновация“ е въведено в науката преди 100 години. Терминът „иновация“ (лат. *innovatio*; *in* – в посока; *novation* – новаторство) се тълкува като „обновление“, „нововъведение“, „изменение“. Първата дефиниция за „иновация“ е дадена от австрийския икономист Йозеф Шумпетер през 1911 г. И се тълкува като: „нова идея, метод или средство“, „промяна, която създава ново измерение за действие“, „изменение на определено съществуващо положение в дадена област с нещо ново“. Отначало терминът се използва в икономиката и техническите науки. По-късно се популяризира широко и в социалните науки. Иновацията се тълкува в енциклопедичната литература като: „Въвеждане на нещо ново“, „нова идея, метод или устройство“. Иновациите включват творчество, креативност; „Нов начин на правене на нещо“ – водят до създаване на алтернативи на конвенционалния начин на правене на нещата. Иновациите се свързват тясно с креативността. Определени са различни *видове иновации* в зависимост от няколко основни признака: *Според влиянието на иновациите върху дейността на организацията*, се делят на: *основни иновации*: свързани със създаването на съвършено нови технологии, продукти, нови области и направления на социална, икономическа, научна и друга дейност; *вторични иновации*: те са подобрените технологии и продукти като резултат от въвеждането на нови идеи, изобретения, техника, материали и др. *По начина си на развитие* иновациите се делят на: *Еволюционни иновации (постепенни)* – представлява стъпка напред по технологичния път от известното към неизвестното, има висок потенциал за успех и ниско ниво на риск; *Револуционни иновации (радикални)* – включват по-големи скокове в развитието на проблема и предполагат поемането на много по-голям риск.

Иновацията в образованието се дефинира като *процес, при който „нещо ценно се извлича от знанията и уменията чрез генериране, развитие и прилагане на идеи за създаване на нови или подобрени продукти, процеси и услуги“*.

*Насоченост на иновациите в образователните институции.* Иновациите в образователната организация са насочени към *реконструиране на опита на учителите и училищните ръководители, които на основата на своите преподавателски умения и познаване на учебното съдържание генерират създаването на нови идеи и ги прилагат под формата на нови или подобрени образователни продукти или услуги*. В образованието „рядко създаваме нов продукт“, но учителите непрекъснато правят процесуални иновации (начина, по който преподават или планират уроците, деня или годината) и иновации в услугите (начина, по който съветват и подкрепят ученици и родители).

*Педагогическата иновация в контекста на образователната дейност* е свързана с: *подобряване функционирането на образователната система и повишаване качеството на образованието. Образователната иновация е позитивна промяна, която: засяга някои структурни компоненти на образованието, повишава ефективността и подобрява качеството му*.

Тя *може да се реализира*: на ниво класна стая, образователна институция или училищна система. В контекста на образователната дейност *иновацията предполага въвеждане на нещо ново*: в целите, методите, технологиите, формите, съдържанието и организацията на обучението и възпитанието. От тази гледна точка иновациите в образованието са възможни при: *непрекъснато обновяване на педагогическата дейност* в резултат от *целенасоченото обогатяване на иновационния потенциал*.

Така *„иновацията в училище е крайният резултат от иновационната дейност, получила реализация във вид на нов образователен продукт или усъвършенствен процес, използван в практическата дейност“* (Наредба № 9 за институциите в системата на предучилищното и училищното образование, 2015).

*Иновацията в образованието* е насочена към *промяна на текущата реалност, концепциите и нагласите, методите и интервенциите, за да ги подобрява или трансформира за постигане на основната цел на иновациите – успешни ученици и учители*.

**Обект и предмет на педагогическите иновации.** *Обект на педагогическата иновация е процесът на възникване, развитие и приложение на иновациите в образованието. Иновацията се разглежда като – целенасочено изменение, в резултат на внедряване в образованието на нови елементи (конструкти), което води до преход от едно състояние към друго по-ефективно. Предмет на педагогическата иновация е системата от отношения, които възникват между субектите на образованието (учещи, педагози, администратори) в иновационната образователна дейност.*

**Същност, характеристики на иновациите в образованието.** *Съвременното общество се развива в условията на постоянни промени изисква от образованието непрекъснато да повишава своя капацитет за иновации Европейското образователно пространство и от глобалния свят, споделя визията за развитие на висококачествено, приобщаващо, ценностно-ориентирано и продължаващо през целия живот образование, обучение и учене, съобразявайки се с националните образователни традиции и следвайки националните си приоритети (Стратегическа рамка за развитието на образованието и ученето в Република България 2021 – 2030; Национална програма „Иновации в действие“, (2017 – 2030).*

*Иновациите, които се прилагат в образователната система на България, могат да бъдат ефективни, ако са адекватни на очакванията и нуждите на обществото. В ситуации на бързи промени в съвременното, иновациите са онзи механизъм, който осигурява гъвкавост и адаптивност на образователната политика и образователните институции. Затова в XXI век необходимостта от иновации в образованието се осъзнава все повече като взаимовръзка и зависимост на обществото и неговото просперитане от състоянието на образователната ни система. Създаването и внедряването на иновации трябва да бъде значително ускорено и положителната трансформация да е широко разпространена.*

*Неотложната необходимост от промяна на педагогическата парадигма може да се постигне с разработване и приложение на иновации в различни аспекти на образованието: нормативни документи, образователни стратегии; учебните програми, дидактическите технологии, технологичните средства, организацията на учебния процес и др.; участниците в учебния процес (педагози, ученици, администрация) – тяхната готовност за приемане и приложение на иновациите. Ефекта от иновацията е не само адаптиране към настоящата ситуация, но и създаване на тенденция за продължаване на иновативния процес.*

*Измерението на иновациите, предлага да се търси отговор на въпросите: Какво е новото по отношение на съдържанието? Колко е ново, по отношение на измерване на интензитета им? За кого е ново, по отношение на субективното измерение? Къде започва иновацията и къде завършва, по отношение на процедурното измерване? Новото приравнява ли се на успех, по отношение на нормативното измерване?*

*Ефектът от иновациите в образованието се определя и от същността на нововъведенията, фактори които влияят на успеха или неуспеха. Учебната програма често се определя като водеща възможност за иновация.*

*Иновацията зависи от възможността да се: използват нови или преработени – материали (ръководства, учебници, местни учебни програми, аудио-визуални материали); прилагат нови подходи за преподаване (например нови стратегии); включат нови или преосмислени вървания (например философски възгледи, основани на конкретен подход).*

*Съществени характеристики на педагогическите иновации са: – те произтичат от намерение и генерират необходимост от действие; – бележат и потвърждават начало на недостатък, неадекватност или недоволство по отношение на поставени цели; – изискват творчество и оригиналност; – представляват умишлено действие, което цели да въведе нещо оригинално в даден контекст; – имат за цел промяна или модифициране на ситуация; – насочени са към подобряване ефективността на системата; – водят до устойчива положителна промяна.*

*Международни форуми, приети решения и разработени документи:*

*Болонския процес и Декларацията от Болоня 1999 г.* Разработени стратегии за хармонизиране на образованието в европейските страни и създаване на единно Европейско пространство. Въвеждане на Държавни образователни изисквания. Изграждане на единна информационна мрежа за образованието в Европейския съюз – Евредика.

*Европейска и Национална квалификационна рамка.* Подпомагане на трансграничната мобилност на учещи и работещи и насърчаване на ученето през целия живот. *План за възстановяване и устойчивост.* Създаване на национален и на регионални STEM центрове; Изграждане на „Училищна STEM среда“. *Стратегическа рамка за развитие на образованието, обучението и ученето в Република България (2021 – 2030).* „Създаване на мрежа от изследователски висши училища в България“; Реализиране на политиките от Приоритет 1 „Образование и умения“ на Националната програма за развитие България 2030; Личностна и професионална реализация поколенията от деца и ученици, които ще навлижат в активна трудова възраст в следващите пет десетилетия.

*Образователни политики.* Чрез система от иновативни училища се извършва целенасочена промяна в образованието чрез иновативни практики, представящи: решения на организационни и съдържателни проблеми в образователния процес; създаването на иновативна учебна среда; използване на иновативни методи на преподаване; иновации в областта на природните науки, дигиталните технологии, инженерното мислене и математика (STEM).

#### **Методологичен анализ на образователните иновации**

*Развитието на педагогическите иновации е свързано с методологията, теорията и практиката на тяхното внедряване.* Стремещт към непрекъснат напредък в образованието съответства на „линейната“ теория на Хубърт Спенсър и неговото виждане за всеобщата еволюция, проявяваща се не само в биологичния, но и в социалния свят.

*Методологията на педагогическите иновации* в различни аспекти. *Проблемът за иновациите в образованието* намира място като раздел на педагогиката изучаващ природата, закономерностите на възникване и развитието на педагогическите иновации във връзка със субектите на образователния процес; • *връзките на традициите и тенденциите в развитието на образованието;* • *опит да се реши педагогически проблем по нов начин.*

Образователните иновации са комплексно явление. Те са насочени към трансформиране на традиционната педагогическа парадигма. Такива са иновативните училищни модели насочени към разработване и внедряване в училищната практика на: иновативни методи на обучение (метод на проектите, дидактически игри, моделиране, казус, панелна дискусия и др.); нова организация на обучението – интердисциплинарни модули, съвместно преподаване, екипи от учители при промяна в учебното съдържание и нови учебни предмети; методологии за интегративно учебно съдържание и преподаване по STEM и др.

*Групиране на педагогическите иновации по отношение на:* Структурни елементи от образователната система – форми, методи, похвати, технологии на обучение, средства за обучение и диагностика на резултатите, целеполагане. Личностно развитие на субектите на обучение – Развитие на знания, умения, компетентности и др. Области на педагогическо приложение – В учебния процес, в допълнителни курсове за обучение, обучителни сесии. Взаимодействие на участниците в педагогическия процес – В колективно обучение, групова работа, менторство и др. Социално-педагогическа значимост – в образователните институции, за конкретни професионално-педагогически групи, индивидуално. Степен на постигната промяна – Корекционна, модифицираща, модернизиреща, радикална промяна.

#### **Педагогически мониторинг на иновации в образованието – практико-приложни модели**

Педагогическият мониторинг освен като управление на училищното образование се приема и като иновативна форма за оценка на образователното качество. Той се явява инструмент за подобряване на резултатите и оптимизирането на процесите чрез ефективна обратна връзка.

Освен това педагогическият мониторинг е в основата на иновативната дейност. Иновациите и педагогическият мониторинг се намират в съподчиненост и взаимна обусловеност. Иновациите в образованието са обект на педагогическият мониторинг. Под педагогически мониторинг се приема оценката на качеството на практико-приложни модели на иновации в образованието.

*Модел: Компетентностно ориентиран образователен процес* за развитие на критично мислене. Този модел представя една възможност за приложение на иновации в образованието. Във фокуса му е компетентностно ориентираният образователен процес и резултатът от него – критично мислене.

Компетентностно ориентирания образователен процес е иновация в образованието, нова образователна парадигма, като отговор на потребността от реформи в образованието. Както и на

нуждата образованието през XXI век да осъществи преход: от обучение към учене; от знания към умения; от предметно ориентирано към компетентностно ориентирано обучение.

Понятието „компетентност“ е ключово в образователните среди от 80-те години на миналия век и се тълкува в различни контексти, като професионална пригодност в работна среда, като личностна характеристика или в социален контекст.

Компетентностите се приемат като положителни комбинация от знания, умения и желание на индивида да се справи успешно и отговорно с променящите се ситуации. Компетентността се описва като мотив, черта, социална роля или способност да се използват знания или за да се докаже определени качества, ценности и умения.

Най-общо компетентностите се приемат като: • индивидуални нагласи, които включват когнитивни, афективни, волеви и мотивационни елементи; • улесняват самостоятелно организирано действие в различни сложни и зависими ситуации; • придобити по време на действие, въз основа на опита и отражението.

Обобщената визия за компетентците е, че са насочени към умение за дейност базирана на знанието и регулирана от ценностите. От своя страна ключовите компетентности: се разбират многофункционално и контекстно в смисъла на общите компетентности; счита се, че са особено решаващо значение за прилагане на обществените цели; съществени са за определена нормативна рамка; важни са за индивида. Ключовите компетентности са многофункционални в контекста на общата компетентност, считат се за важни относно постигането на обществените цели. За компетентностно ориентираното обучение са особено подходящи: Дидактически подходи: самостоятелното учене; учене на основата на проекти (проекти в местната околна среда, разглеждащи значими ситуации); насърчаване на участието, диалог и самоанализ; промоция на участието, диалог и самостоятелно отражение; мултиперспектива и интердисциплинарно мислене и работа. Дидактически принципи: визия за организация; ориентация към действие и размисъл; обучение чрез откриване; системно обучение; достъпност; ориентация за участие. Дидактически методи и техники: анализ на сложни трансдисциплинарни казуси, разработване на проекти (трансдисциплинарни), анализ на сложни системи, екологично моделиране, прогнозиране и др.

При реализиране на компетентностния подход в образователния процес е налице сегментация при формирането на компетентности в т. нар. „частични компетентности“ за: установяване на космополитни и нови перспективи за интегриране на знанията; анализ и оценяване на развитието по прогностичен начин; придобиване и използване на знанията в интердисциплинарен контекст; способност за преценяване на рисковете, опасностите и несигурността; планиране и действие в екип и група, знания за анализ на целеви конфликти, когато се обмисля стратегия за действие; съпричастност в колективните решения и процеси; индивидуално планиране и действие и др.

Критичното мислене подобно на други умения може да се формира и развива целенасочено с използване на подходящи дидактически технологии. Развитие на критично мислене базирано на компетентностно ориентиран образователен процес.

*Ключовите компетентности по природни науки включват:* знания за биосферата, за обосноваване на връзки и взаимоотношения в природата, прогнозиране на развитието на екосистемите, за аргументиране на дейности на човека въз основа на научни факти, познаване на основните характеристики на научното търсене и осъзнаване на връзката: развитие на науката – практика – ограничения и рискове; умения за вземане на информирани решения и подкрепа на устойчивото развитие; подкрепяне на дейности, насочени към опазване на околната среда; осмисляне на взаимоотношенията човек – среда и минимизиране на действието на антропогенните фактори, водещи до промени в състоянието на популации, биоценози, екосистеми, биосфера; дискутиране на проблеми, проявяване на критично мислене, работа в екип, планиране на дейности, изразяване на мнение и формулиране на решения; решаване на задачи и казуси, насочени към формиране на функционална грамотност; извличане на информация за структура и функции на биосферата; разработване на презентации; умения за общуване, критично и съзидателно мислене при вземане на решения; проявяване на толерантно отношение и приемане на различни гледни точки при обсъждания и дискусии; умения за изразяване чрез творчество – изработване на модели, макети, постери, проекти, компютърни презентации.

Учителят да владее и прилага: • дейностен подход; • интерактивни методи на обучение; • партньорски отношения с учениците, като създава положителни нагласи за учене; • стратегии за формиране на ценности.

При теоретичното проучване по проблема се констатира палитра от интерактивните методи на обучение – казуси, ролеви игри, мозъчна атака, метод на проектите, снежна топка, панелна дискусия, шестте мислещи шапки и др. Те успешно насърчават активното участие на обучаваните в образователния процес. Ролевите игри и симулация, се използват широко за осигуряване на реалистични случаи, които помагат на учениците да развият критично мислене, ефективна комуникация и самоинициатива. Много по-трудно, но със сигурност е по-ефективно е да се използват реални казусни ситуации от обкръжаващата учениците среда, открити, дискутирани и разработени от самите ученици под ръководството на учителя.

#### ***Иновативни дидактически аспекти***

Към тях се отнасят: *Интерактивни и интегративни дидактически технологии; Информационни и комуникационни технологии; Образование за устойчиво развитие* в отговор на целите на хилядолетието; *Създаване на ефективна образователна среда; Интерактивна система на учене* (ориентирана към хората (human-centered), основаваща се на технологиите (technology based); Европейски тенденции за смяна на парадигмите в обучението са развитието на: *Фундаментални умения*, необходими за подготовката на бъдещия гражданин; *Критично мислене*: способност да мисли чрез решаване на проблеми и намиране на изход от различни ситуации; да се прави разграничение между факти и предразсъдъци; *Стратегии и техники на учене*, гарантиращи овладяване на нови умения и адаптиране към нови ситуации.

***Иновативни училищни модели за трансформиране на традиционната педагогическа парадигма.*** *Иновативни методи на обучение* (метод на проектите, дидактически игри, моделиране, казус, панелна дискусия и др.). *Нова организация на обучението* – интердисциплинарни модули, съвместно преподаване, екипи от учители при промяна в учебното съдържание и нови учебни предмети. *Интердисциплинарен приложен подход.*

*STEM-базирано образование* (наука, технология, инженерство, математика) STEM (Science, Technology, Engineering, Math). Подходът STEM философия на образованието, която обхваща преподавателски умения и учебни предмети по начин, който прилича на реалния живот. Интердисциплинарен приложен подход. Това, което отличава STEM от традиционното образование е смесената учебна среда и демонстрира на учениците как научният метод може да бъде приложен в ежедневието. STEM отчита факта, че непрекъснатия напредък на технологиите променя начина, по който децата учат, свързват се с другите и взаимодействат по между си всеки ден. Вариант на STEM е STEAM, който включва А (Arts) – изкуства, дизайн. Художественият дизайн и изкуствата са важна част от STEM-базираното образование, тъй като творческото мислене и разгръщането на творческите заложби са от съществено значение за развитието на иновации. Голяма част от STEM-уроците включват изграждане на модели и симулация на ситуации. Една от характеристиките на съвременното образование е тази, в която централно място като иновация са новите технологии, особено цифровите. Те имат предимството да позволяват на ученика и на учителя, да развият обучението си извън физическата среда на класната стая, разширявайки достъпа до образование. Обучаемият е в центъра на учебния процес, което му позволява да има известен принос в съдържанието и последователността на учебните дейности и по този начин да има повече независимост и по-голям контрол върху него. В центъра е самоопределящият се учащ (self-determined learners). Той има инициативата да избира какво, кога, къде и как да учи. С помощта на *добавената* (augmented reality) и *виртуална* (virtual reality) реалност учителите и учениците не са ограничени единствено в пространството, което предлага класната стая. VR позволява да изследвате света виртуално докато Добавената реалност (AR) вдъхва живот на абстрактното. 5G технологията създава предпоставки и е в основата на: електронните спортове, при тях времето за реакция е такава част от секундата, която е неуловима за съзнанието, не е необходима фиксирана връзка. Създава завладяващи изживявания, възможност чрез виртуалната реалност в събития на отдалечено разстояние в реално време (дистанционно).

## ЛИТЕРАТУРА

- Ангелова, Р. М. Кабасанова. Обща методика на обучението по биология. УИ „Св. Кл. Охридски“, София, 1992.
- Андреев, М. Оценяването в училище. УИ „Св. Кл. Охридски“, 1995.
- Банков, Кирил. Увод в тестологията. Изд. Изкуства, София, 2012.
- Бижков, Г. Теория и методика на дидактическите тестове. Просвета, София, 1992.
- Богоев В., А. Кенарова. Основи на екологията. Пенсофт, София, 2009.
- Ваклева, З. Иновации в образованието. УИ ПУ „Паисий Хилендарски, Пловдив, 2022.
- Ваклева, З. Екологично образование – визия за бъдещето. Макрос, Пловдив, 2011.
- Влахов, С. Микробиология. Акад. изд. „Проф. М. Дринов“, София, 2006.
- Генова, Г., Китанова, М., & Кръстанова, О. *Генетика*. Гей-Либрис, София, 2019.
- Гикова, М., Савова, Н., Пендева, М., Зарева, И., Стефанов, З. *Анатомия на човека*, Изд. НСА ПРЕС, София, 2006.
- Големански, В., Р. Давидова, Хр. Христов. Безгръбначни животни. Ръководство за лабораторни и теренни занятия по зоология. УИ „Епископ Константин Преславски“, Шумен, 2006.
- Големански, В. Зоология на безгръбначните животни. УИ „Епископ Константин Преславски“, Шумен, 2003.
- Големански, В., М. Шишиньова. Зоология на безгръбначните животни. „Гера-Арт“, София, 2001.
- Гърчев, Р., Витанова, Л., Белова, Н., Куртев, А., Йорданова-Попова, Е.; Стоименова, Б., Няголов, Ю. *Физиология* (В. Витанова, Л.; Гърчев (Ed.); второ издание). Медицинско издателство „АРСО“, Пловдив, 2015.
- Дажо, Р. Основы экологии, Изд. „Прогрес“, Москва, 1975.
- Догел, В. Зоология безпозвоночных. Изд. VII. „Высшая школа“, Москва, 1981.
- Донев, А. Зоология на безгръбначните. ИПК „Екобелан“, Асеновград, 2001.
- Донев, А., А. Стоянова, П. Бояджиев. Ръководство за лабораторни упражнения по зоология на безгръбначните. УИ „Паисий Хилендарски, Пловдив, 2009.
- Иванова, Е., Стайкова, Т., Андреевко, Е. *Генетика с биологични основи на поведението и психогенетика*. УИ „Паисий Хилендарски, Пловдив, 2011.
- Иванова, Е., Стайкова, Т., Ирикова, Т. *Генетика на човека*. ПУИзд., Пловдив, 2001.
- Инвитро България. (д/н). Синдром на чупливата X хромозома. <https://invitrobg.com/sindrom-na-chuplivata-h-hromozoma/>
- Младенов Р., Чешмеджиев И., Димитрова И., Белкинова Д., Тенева, И., Радукова Ц., Стоянов П. „Фармацевтична ботаника I част“. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив, 2018
- Младенов Р., Чешмеджиев И., Димитрова-Дюлгерова И., Белкинова Д., Тенева И., Радукова Ц., Стоянов П. Фармацевтична ботаника II част. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив, 2017.
- Младенова Ц., Гюзелева Д., Тодоров К., Стоянов П. Учебно помагало по Систематика на растенията (Фармацевтична ботаника II част). УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив, 2025.
- Николова, М. *Анатомия на човека*, Учебник за студенти по биология. Изд. „Макрос“, Пловдив, 2011.
- Николова, М., Тинешев, С., Андреевко, Е., Младенова, С., Балтаджиев А. *Анатомия и физиология на човека*. Изд. „Макрос“, Пловдив, 2013.
- Нинова Д., 2003. *Анатомия и морфология на растенията*. ПУИзд., Пловдив, 283 стр.
- Панайотова М., Бояджиев П., Младенов Р., Михова-Нанкова И. Биология и здравно образование 7. Клас. Издание II. Изд. „Просвета Плюс“ АД, София, 2024.
- Каменов, Д., Основи на екологията. Второ издание, ВПИ, Шумен, 1988.
- Компетентностите и референтните рамки <https://www.mon.bg/nfs/2019/12/iii-book.pdf>
- Косекова, Г., Митев, В., Алексеев, А., Николов, Т. Лекции по биохимия, Централна Медицинска Библиотека, София, 2010.
- Костадинова П., И. Велчева, К. Кузмова. Основи на екологията. Изд. АУ, Пловдив, 2006.
- Костадинова, С. Микробен метаболизъм. УИ ПУ „Паисий Хилендарски, Пловдив, 2001.
- Маркова, М. (д/н). *Biology: My Biology Site*. <https://www.mayamarkov.com/biology/home.htm>
- Наредба № 11/01.09.2016г. за оценяването на резултатите от обучението на учениците последно изм. и доп. ДВ. бр.79 от 26 Септември 2025 г.
- Радкевич, В.А., *Екология: Краткий курс*, „Высшая школа“, Москва, 1983.

- Попов, П., Теория на еволюцията. УИ „Св. Климент Охридски“, 1999.
- Ставрева, Гр. Методика на обучението по биология. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив, 2010.
- Стайкова Т., Иванова Е., Попова Т., Стоянов И., Василева П. Учебник по Популационна генетика. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив.
- Стоянова, Ф. Тестология за учители., Атика, София, 1996.
- Томов, В. Ръководство по зоология на безгръбначните животни. ПУИзд., Пловдив, 1998.
- Цанова, Н. Райчева, Н. Методика на обучението по биология – теория и практика. Пенсофт, София, 2012.
- Чавдарова-Костова, С., Делибалтова, В., Господинов, Б. (2008). *Педагогика*. Университетско издателство „Св. Кл. Охридски“, София. ISBN 978-954-07-2664-9.
- Шишиньова, М. Структурна и функционална зоология на безгръбначните животни. Университетска библиотека 504. УИ „Св. Кл. Охридски“ София, 2011.
- Шишиньова, М., Л. Будурова, И. Илиев. Зоология на безгръбначните животни. Практикум. Част 1 (преработено издание), „Гера-Арт“, София, 2006.
- Шишиньова, М., Е. Ташева – Терзиева. Зоология на безгръбначните животни. Практикум. Част 2, „Гера-Арт“, София, 2003.
- Яхубян Г. Регулация на генната експресия при еукариоти: Транскрипция и Транскрипционен контрол. УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив, 2025.
- Яхубян Г., Основи на молекулярната биология, 2025, УИ „Паисий Хилендарски“, Пловдив
- Alberts B., Hopkin K., Johnson A., Morgan D., Roberts K. *Essential Cell Biology*. 6th ed., W. W. Norton & Company, New York, USA, 2023.
- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Morgan, D., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P. *Molecular biology of the cell* (7th ed.). W. W. Norton & Company, New York, USA, 2022.
- Bhattacharjee, D. Human chromosome structure, aberrations and technique. In K. N. Saraswathy & B. Murry (Eds.), *Genes, health and anthropology* Concept Publishing Company, USA, 2023.
- Cohen, G. *Microbial Biochemistry*, 3th Ed., Springer, 2014.
- Cooper G.M. *The Cell – A Molecular Approach*. 8th ed. Sinauer Associates, Inc., Oxford University Press, 2019.
- Cooper, G. M., & Hausman, R. E. *The cell: A molecular approach* (9th ed.). Oxford University Press, UK, 2021.
- Dawson, V., & Donovan, J. (Eds.). *The art of teaching science: A comprehensive guide to the teaching of secondary school science*. Routledge. 2020.
- Donald Voet, Judith G. Voet, Charlotte W. Pratt, *Fundamentals of Biochemistry: Life at the Molecular Level*, 5th ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, USA, 2016.
- Ghai, N., K. Nissa, H. Kaur. *Myxobolus coriurmicus* n.sp. (Cnidaria: Myxozoa) Causing Scale Disease Associated with Skin Lesions in Indian Cultured Carp, *Cirrhinus mrigala* in Punjab. *Acta Parasitol.* 68(4):769-781. doi: 10.1007/s11686-023-00714-w. Epub 2023.
- Hickman, C., L. Roberts, A. Larson. *Integrated Principles of Zoology*, Ninth Edition, Mosby – Year Book, USA, 1993.
- Hetherington, L., Graham, L., & Moore, D. (Eds.). *Learning to Teach Science in the Secondary School: A Companion to School Experience*. 5<sup>th</sup> Ed. Taylor & Francis. UK, 2024.
- Kim, B., Gadd, G. *Bacterial Physiology and Metabolism*. Cambridge University Press, 2008.
- Karp G., Iwasa J., Marshall W. *Karp's Cell Biology*. 9th edition. John Wiley & Sons Inc., UK, 2020.
- Kassem, H., Girolami, F., & Sanoudou, D. *Molecular genetics made simple. Global Cardiology Science and Practice*, 2012.
- Lodish, H., Berk, A., Kaiser, C. A., Krieger, M., Bretscher, A., Amon, A., & Martin, K. C., *Molecular cell biology* (9th ed.). W. H. Freeman, 2021.
- Madigan, M., Martinko, M., Bender, K., Buckley, D., Stahl, D. *Brock Biology of Microorganisms*, 14<sup>th</sup> Ed., Pearson, 2017.
- Munro, C., Z. Vue, R. R. Behringer, *et al.* Morphology and development of the Portuguese man of war, *Physalia physalis*. *Sci Rep* 9, 15522. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51842-1>, 2019.
- Murray, P. *Basic Medical Microbiology*, Elsevier, 2018.
- Odum E.P., G.W. Barrett. 2004. *Fundamentals of Ecology*, Fifth edition, Cengage Learning Publ.
- Poole, R. (Ed.). *Advances in Microbial Physiology*. Elsevier, 2012.
- Reginald H. Garrett, Charles M. Grisham, *Biochemistry*, 6th ed., Brooks Cole, Boston, USA, 2016.

- Rocha, J., L. Peixe, NCM. Gomes, R. Calado. Cnidarians as a source of new marine bioactive compounds--an overview of the last decade and future steps for bioprospecting. *Mar Drugs*. 9(10):1860-1886. doi: 10.3390/md9101860. Epub 2011 Oct 10. PMID: 22073000; PMCID: PMC3210609.
- Ross, K., Lakin, L., McKechnie, J., & Baker, J. Teaching secondary science: Constructing meaning and developing understanding. Fourth edition. Routledge. 2015.
- Schierwater, B., R. DeSalle. *Invertebrate Zoology A Tree of Life Approach*, CRC Press, UK, 2021.
- Siddall, ME., DS. Martin, D. Bridge, SS. Desser, DK. Cone. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic cnidaria. *J Parasitol*. 81(6):961-7. PMID: 8544072, 1995.
- Whipps, C.W., S.D. Atkinson, B.W. Hoeksema. World List of Myxozoa. Accessed at <https://www.marinespecies.org/myxozoa> on 2025-11-26. doi:10.14284/756, 2025.
- Willey, J., Sherwood, L., Woolverton, Cr. Prescott's Microbiology 11<sup>th</sup> Ed., McGraw-Hill Education, 2019.
- Електронни източници на снимки и схеми, използвани в помагалото:  
<http://www.wasser-wissen.de/abwasserlexikon/r/raedertierchen.htm>  
<https://istudy.pk/mechanism-of-sex-determination/>  
[https://extension.psu.edu/media/wysiwyg/extensions/catalog\\_product/9aa8232654a241f1ac25aa399e733702/h/a/haplodiploidy.png](https://extension.psu.edu/media/wysiwyg/extensions/catalog_product/9aa8232654a241f1ac25aa399e733702/h/a/haplodiploidy.png)  
<https://www.nature.com/articles/hdy200917>

Авторски колектив

ПОМАГАЛЮ

за подготовка за държавен изпит по биология  
за студентите от специалности  
„Биология и химия“ и „Биология и английски език“

Българска, първо издание

Предпечатна подготовка: Гергана Георгиева

Пловдив, 2026  
ISBN 978-619-281-156-3