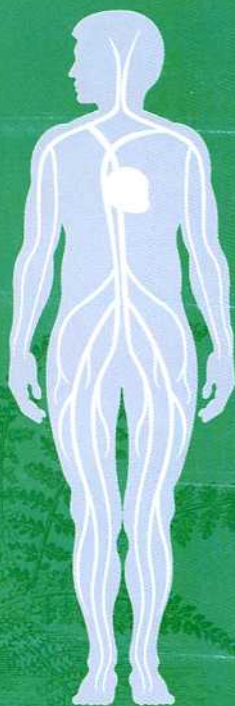
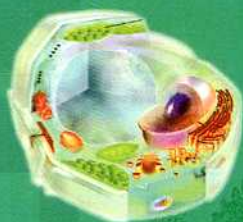


ЭКЗАМЕН НА ПЯТЬ

Н.А.Лемеза Л.В.Камлюк Н.Д.Лисов

БИОЛОГИЯ

в вопросах и ответах
для абитуриентов,
репетиторов и учителей



ФГОС

ЭКЗАМЕН НА ПЯТЬ

Н. А. Лемеза
Л. В. Камлюк
Н. Д. Лисов

Биология

в экзаменационных
вопросах и ответах
для абитуриентов,
репетиторов,
учителей

VICTORY

Санкт-Петербург

Рецензенты:

доктор биологических наук, заведующий лабораторией
гидроэкологии Института зоологии НАН Беларуси

В. М. Байчоров;

кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии человека
Международного государственного экологического университета
им. А. Д. Сахарова *Г. М. Долбик*

Лемеза Н. А.

Л 44 Биология в экзаменационных вопросах и ответах для
абитуриентов, репетиторов, учителей / Н. А. Лемеза,
Л. В. Камлюк, Н. Д. Лисов. — СПб.: Виктория плюс, 496 с.

ISBN 9-78-5-91673-076-0

Серия «Экзамен на пять»

В пособии рассматриваются большинство сложных для усвоения вопросов по всем разделам биологии с учетом последних достижений этой науки. Главное внимание уделяется познанию механизмов важнейших процессов и явлений, характерных для клетки, организма, биогеоценоза и биосферы в целом, а также сравнительному анализу особенностей строения и функционирования клеток, тканей и органов различных живых организмов.

Пособие предназначено учителям, абитуриентам, старшеклассникам средних школ, гимназий, лицеев, колледжей. Рекомендуются студентам вузов медико-биологического и сельскохозяйственного профиля при изучении всех разделов биологии. Неоценимую помощь книга окажет тем, кто готовится к сдаче ЕГЭ, конкурсным испытаниям и тестированию.

УДК 373.167.1:57

ББК 28я7

Налоговая льгота — Код 95 3000 ОК 005-93 (ОКП)

Предисловие

Авторитет биологии как науки неоспорим. Ее значение возрастает с каждым годом, и, несомненно, эта отрасль естествознания станет одной из ведущих в XXI столетии. Фундаментальные открытия, совершенные в таких биологических науках, как молекулярная биология, генетика, биохимия, биофизика, физиология, повысила их роль, вызвала большой интерес у специалистов других отраслей. Биологические знания расширяют наши представления о живом, способствуют освоению новых методов профилактики болезней и лечения людей, разработке действенных мер по обеспечению растущего населения Земли продовольствием и охране природы. Решение этих важных и сложных проблем невозможно без подготовки высококвалифицированных кадров, которая осуществляется в высших учебных заведениях. Поэтому к абитуриентам, поступающим в вузы биологического, медицинского и сельскохозяйственного профиля, предъявляются высокие требования, которые многим из них оказываются не под силу. Одной из объективных причин этих трудностей является то, что биология в школе изучается на протяжении ряда лет — с седьмого по одиннадцатый классы. При этом уровень изложения в средних и старших классах, естественно, неодинаков. К тому же учащиеся изучают общую биологию, основательно забыв материалы предыдущих разделов. В результате каждый раздел биологии воспринимается ими как обособленный, с присущими только ему законами, закономерностями, понятиями.

Цель данного издания — помочь читателям поднять уровень биологических знаний так, чтобы все разнообразие живой природы воспринималось ими как единая система с общими законами происхождения, развития, закономерностями строения и жизнедеятельности. В задачу книги входит также выработка умений анализировать и обобщать явления и факты, устанавливая причинно-следственные связи в строении и функционировании клеток, тканей, органов

и организмов в их взаимоотношениях друг с другом и с условиями окружающей среды.

Материал книги изложен в эволюционном плане, что дает целостное представление о биологии как науке. Такой подход, по нашему мнению, будет способствовать более глубокому пониманию исторического развития органического мира, поскольку знание общебиологических закономерностей позволяет рассматривать особенности строения и жизнедеятельности растений и животных как результат предшествующей эволюции.

Особенностью данного издания является то, что авторы не пытались охватить все вопросы программы, а выбрали наиболее трудные по каждому разделу биологии. Мы не ставили своей задачей подробную констатацию общеизвестных фактов и пересказ строения организмов различных таксономических категорий, направив основное внимание на анализ особенностей строения тканей и органов в связи с выполняемыми функциями и жизнедеятельностью бактерий, грибов, растений и животных в зависимости от их образа жизни в различных средах обитания. Более простые вопросы нами опущены, они доступно изложены в школьных учебниках и различных пособиях и не вызывают затруднений у читателей. При этом главы и вопросы в определенной мере независимы друг от друга, так что их можно изучать почти в любой последовательности. Вместе с тем все разделы и вопросы тесно взаимосвязаны: любой отдельный факт, процесс, явление или теорию читателю легче понять, если ему уже известен предыдущий материал. Поэтому для облегчения работы в тексте даются ссылки на те вопросы, знание которых поможет глубже вникнуть в суть обсуждаемого процесса или явления.

Книга может быть использована в качестве дополнительной литературы для самостоятельного изучения биологии, подготовки к вступительным экзаменам в вузы и средние специальные учебные заведения. Немалую пользу она может принести учителям биологии, а также студентам младших курсов вузов — биологам, медикам, педагогам и др.

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Глава первая

Введение в биологию



1 Что такое биология и что она изучает?

Биология (греч. *bios* — жизнь, *logos* — учение, наука) — наука о живой природе. Термин «биология» впервые был предложен в 1802 г. французским натуралистом Ж. Б. Ламарком и независимо от него немецким ботаником Г. Р. Тревиранусом. Предметом исследования биологии является многообразие ныне существующих и вымерших организмов, их происхождение, эволюция, распространение, строение, функционирование и индивидуальное развитие, связи друг с другом и с окружающей их неживой природой. Биология рассматривает общие и частные закономерности, присущие жизни во всех ее проявлениях и свойствах (обмен веществ, размножение, наследственность, изменчивость, приспособляемость, рост, развитие, раздражимость, подвижность и т.д.).

Биология подразделяется на ряд самостоятельных наук и направлений в зависимости от изучаемых объектов, уровней организации живого, методов исследования, практического использования биологических знаний.

Биологией систематических групп занимаются: *вирусология* — наука о вирусах, *микробиология* — наука, занимающаяся изучением микроорганизмов, *микология* — наука о грибах, *ботаника* — наука о растениях, *зоология* — наука о животных, *антропология* — наука о человеке. Каждая из этих дисциплин делится на ряд более узких направлений в зависимости от объекта исследований. Например, в зоологии выделяются такие науки, как *энтомология* — наука о насекомых, *ихтиология* — о рыбах, *териология* — о млекопитающих и др. В ботанике выделяются: *альгология* — наука о водорослях, *бриология* — о мхах, *дендрология* — о древесных растениях и др.

Кроме того, в зоологии и ботанике выделяются науки, изучающие отдельные стороны жизни животных и растений: строение (*морфология*, *анатомия*, *гистология* и др.), развитие

(эмбриология, эволюция и др.), жизнедеятельность (физиология и биохимия животных и растений), распространение (зоогеография и фитогеография), классификацию по группам (систематика растений и животных) и т.д.

Уровни организации живого изучают: молекулярная биология — наука, исследующая общие свойства и проявления жизни на молекулярном уровне, цитология — наука о клетке; популяционно-видовой и экосистемный уровни исследует экология.

По структуре, свойствам и проявлениям жизни отдельных организмов следует различать: анатомию — науку о внутреннем строении, морфологию (в узком смысле) — о внешнем строении, физиологию — о жизнедеятельности целостного организма и его частей, генетику — науку о законах наследственности и изменчивости организмов и методах управления ими.

Отдельно выделяют науки о развитии живой материи: биологию индивидуального развития организмов; эволюционное учение (комплекс знаний об историческом развитии живой природы); палеонтологию, изучающую историю жизни по остаткам ископаемых организмов.

Изучением коллективной жизни и сообществ живых организмов занимаются: этология — наука о поведении животных, экология (в общем смысле) — наука об отношениях различных организмов и образуемых ими сообществ между собой и окружающей средой. Среди разделов экологии рассматривают биоценологию — науку о сообществах живых организмов, популяционную биологию — отрасль знаний, изучающую структуру и свойства популяций, и др.

По методам исследований обычно выделяют биохимию, изучающую входящие в состав организмов химические вещества, их структуру, распределение, превращения и функции; биофизику — науку о физических и физико-химических явлениях в живых организмах. Планированием количественных биологических экспериментов и обработкой результатов методами математической статистики занимается биометрия, являющаяся также одним из важнейших разделов биологии.

В зависимости от того, в какой области практической деятельности человека используются биологические знания, выделяют такие дисциплины, как биотехнология — совокупность промышленных методов, позволяющих с высокой

эффективностью использовать живые организмы и отдельные их части для производства ценных продуктов (антибиотиков, витаминов, гормонов и др.), для защиты растений от вредителей и болезней, для борьбы с загрязнением окружающей среды, в очистных сооружениях; *агробиология* — комплекс знаний о возделывании сельскохозяйственных культур; *селекция* — наука о методах создания сортов растений, пород животных, штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. Выделяют также *животноводство*, *ветеринарию*, *медицинскую биологию*, *фитопатологию*, *биологию охраны природы*.

Естественно, такая классификация биологических наук в значительной степени условна и не дает представления обо всем многообразии биологических дисциплин.

Биологические науки теснейшим образом связаны с физикой, химией, математикой, геологией, географией и принадлежат к единому комплексу естественных наук, т.е. наук о природе. Всех их объединяет не только предмет изучения — природа, но и методы, которыми пользуются исследователи для выяснения тех или иных закономерностей. Наиболее общими методами исследования биологии являются *наблюдение* (позволяет описать биологические явления), *сравнение* (дает возможность найти общие закономерности в строении и жизнедеятельности разных организмов), *эксперимент* или *опыт* (помогает изучать свойства биологических объектов в контролируемых условиях), *моделирование* (имитируются многие процессы, недоступные для непосредственного наблюдения или экспериментального воспроизведения), *исторический метод* (позволяет на основе данных о современном органическом мире и его прошлом познать процессы развития живой природы).



2 Что такое жизнь и каковы основные свойства живых систем?

Изучение свойств объектов живой природы показало, что жизнь связана со сложным коллоидным состоянием протопласта (содержимого клетки), для которого характерны обмен веществ и энергии, обусловленные реализацией наследственной информации, заключенной в нуклеиновых кислотах. Живые

системы от клетки до биосферы в целом представляют собой системы, ассимилирующие энергию из внешней среды таким образом, что могут активно противостоять разрушению сложившейся организованности, т.е. противостоять процессу, характерному для всех тел неорганической природы.

По современным представлениям, жизнь — это способ существования открытых коллоидных систем, обладающих свойствами саморегуляции, воспроизведения и развития на основе биохимического взаимодействия белков, нуклеиновых кислот и других соединений вследствие преобразования веществ и энергии из внешней среды.

Живые системы обладают рядом общих свойств и признаков, которые отличают их от неживой природы.

Живые организмы отличаются *высокоупорядоченным строением*, их структурной и функциональной единицей является клетка.

Все организмы представляют собой открытые системы, являющиеся устойчивыми лишь при условии непрерывного доступа к ним веществ и энергии извне. Живые организмы извлекают, преобразуют и используют вещества и энергию из окружающей среды и возвращают в нее продукты распада и преобразованную энергию, например, в виде тепла. Таким образом, для организмов характерен *обмен веществ с окружающей средой и энергозависимость*.

Для живых систем характерно такое свойство, как *дискретность* (прерывистость). Это означает, что живой организм или иная биологическая система отграничены от окружающей среды структурами, которые затрудняют обмен веществ, сводят к минимуму потери веществ и служат для поддержания пространственного единства системы.

В то же время любая живая система характеризуется *целостностью* — составляющие ее дискретные части интегрированы в единое целое.

Живые организмы обладают способностью поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность обменных процессов. Недостаток поступления каких-либо веществ мобилизует внутренние ресурсы организмов, а избыток вызывает прекращение синтеза этих веществ. Это свойство называется *саморегуляция*.

В течение жизни организмы претерпевают ряд количественных (возрастает число клеток, масса) и качественных (дифференцировка клеток, образование тканей и органов, старение и др.) изменений, т.е. они обладают способностью к *росту и развитию*.

Живые организмы *размножаются*. При размножении они воспроизводят себе подобных, увеличивая численность.

Воспроизведение себе подобных тесно связано с *наследственностью* — способностью организмов передавать потомкам свои признаки и свойства в неизменном виде. В основе наследственности — стабильность носителей генетической информации — нуклеиновых кислот. Генетический материал определяет возможные пределы развития организма, его структур, функций и реакций на окружающую среду. В то же время потомки обычно бывают похожи на своих родителей, а не идентичны им. Способность организмов приобретать новые свойства и признаки называется *изменчивостью*.

Живые организмы адаптированы к среде обитания. Особенности строения, функций и поведения данного организма, соответствующие его образу жизни, называют *адаптациями*.

Для живых организмов характерна *раздражимость* — способность отвечать на определенные внешние воздействия специфическими реакциями. Любое изменение в окружающей среде является раздражителем, а реакция организма — проявлением раздражимости. Сочетания раздражитель — реакция могут накапливаться в виде опыта и использоваться в дальнейшем.



3 Какие уровни организации характерны для живой природы?

Проявления жизни на нашей планете чрезвычайно многообразны. В связи с этим выделяют различные уровни организации живой материи, которые отражают соподчиненность, иерархичность структурной организации жизни. В основе представлений об уровнях организации лежит принцип дискретности.

Молекулярный уровень. Элементарными единицами жизни на этом уровне организации являются химические вещества: нуклеиновые кислоты, белки, углеводы, липиды и др. На этом уровне в основном проявляются такие важнейшие процессы жизнедеятельности, как передача наследственной информации, биосинтез, превращение энергии и др. Основная стратегия жизни на молекулярном уровне — способность создавать живое вещество и кодировать информацию, приобретенную в меняющихся условиях среды.

На *клеточном* уровне организации структурными элементами выступают различные органеллы. Способность к воспроизведению себе подобных, включение различных химических элементов Земли в состав клетки, регуляция химических реакций, запасание и потребление энергии — основные процессы этого уровня. Стратегия жизни на клеточном уровне — вовлечение химических элементов Земли и энергии Солнца в живые системы.

Организменный уровень организации присущ одноклеточным и многоклеточным биосистемам (растениям, грибам, животным, в том числе человеку и разнообразным микроорганизмам). У живых организмов проявляются такие свойства, как питание, дыхание, выделение, раздражимость, рост и развитие, размножение, поведение, продолжительность жизни, взаимоотношения с окружающей средой. Все перечисленные процессы в совокупности характеризуют организм как целостную саморегулирующуюся биосистему. Основная стратегия жизни на этом уровне — ориентация организма (особи) на выживание в постоянно меняющихся условиях среды.

Популяционно-видовой уровень организации характеризуется объединением родственных особей в популяции, а популяций — в виды, что приводит к возникновению новых свойств системы. Основные свойства этого уровня: рождаемость, смертность, выживание, структура (половая, возрастная, экологическая), плотность, численность, функционирование в природе. Основная стратегия популяционно-видового уровня проявляется в более полном использовании возможностей среды обитания, в стремлении к возможно более длительному существованию, в сохранении свойств вида и самостоятельном развитии.

На *биогеоценоотическом (экосистемном)* уровне организации основными структурными элементами являются популяции разных видов. Данный уровень характеризуется множеством свойств. К ним относятся: структура экосистемы, видовой и количественный состав ее населения, типы биотических связей, пищевые цепи и сети, трофические уровни, продуктивность, энергетика, устойчивость и др. Организующие свойства проявляются в круговороте веществ и потоке энергии, саморегулировании и устойчивости, автономности, открытости системы, сезонных изменениях. Основная стратегия этого уровня — активное использование всего многообразия окружающей среды и создание благоприятных условий развития и процветания жизни во всем ее многообразии.

Самым высоким уровнем организации жизни является *биосферный*. Основными структурными единицами на этом уровне являются биогеоценозы (экосистемы) и окружающая их среда, т.е. географическая оболочка Земли (атмосфера, гидросфера, почва, солнечная радиация и др.) и антропогенное воздействие. Для этого уровня организации характерны: активное взаимодействие живого и неживого вещества планеты; биологический круговорот веществ и потоки энергии с входящими в него геохимическими циклами; хозяйственная и этнокультурная деятельность человека. Основная стратегия жизни на биосферном уровне — стремление обеспечить динамичную устойчивость биосферы как самой большой экосистемы нашей планеты.



4 **Каково значение биологии для медицины, сельского хозяйства и других отраслей народного хозяйства?**

Значение биологии как науки исключительно велико, так как познание исторического развития органического мира, закономерностей в строении и функционировании живых систем разных рангов, их взаимосвязей, устойчивости и динамичности играет важнейшую роль в формировании материалистического мировоззрения, составлении научной

картины мира. Кроме того, биология способствует решению жизненно важных практических задач.

Теоретические достижения биологии широко применяются в медицине. Именно успехи и открытия в биологии определяют современный уровень медицинской науки. Так, данные генетики позволили разрабатывать методы ранней диагностики, лечения и профилактики наследственных болезней человека. Селекция микроорганизмов позволяет получать ферменты, витамины, гормоны, необходимые для лечения ряда заболеваний. Развитие генной инженерии открывает широкие перспективы для производства биологически активных соединений и лекарственных веществ. Так, например, с помощью методов генной инженерии был получен ген гормона инсулина и затем встроен в геном кишечной палочки. Такой штамм кишечной палочки способен синтезировать человеческий инсулин, используемый при сахарном диабете. Подобным образом в настоящее время получают соматотропин (гормон роста) и другие гормоны человека, интерферон, иммуногенные препараты и вакцины.

Знание закономерностей размножения и распространения вирусов, болезнетворных бактерий, простейших, червей необходимо для борьбы с инфекционными и паразитарными заболеваниями человека и животных.

Общебиологические закономерности учитываются при решении самых разных вопросов во многих отраслях народного хозяйства. Быстрые темпы роста населения планеты, постоянное уменьшение территорий, занятых сельскохозяйственным производством, привели к глобальной проблеме современности — недостатку продуктов питания. Эту задачу способны решать такие науки, как растениеводство и животноводство, базирующиеся на достижениях генетики и селекции. Благодаря знанию законов наследственности и изменчивости создают высокопродуктивные сорта культурных растений и пород домашних животных, что позволяет интенсивно вести сельскохозяйственное производство и удовлетворять потребности населения планеты в пищевых ресурсах.

Биологические знания помогают в борьбе с вредителями и болезнями культурных растений, паразитами животных.

Они играют важную роль в совершенствовании лесного и рыбного хозяйства, звероводства.

Использование в промышленности, машиностроении, кораблестроении принципов организации живых существ (бионика) приносит в настоящее время и даст в будущем значительный экономический эффект.

Решению таких важных проблем современности, как охрана окружающей среды, рациональное использование природных ресурсов и повышение продуктивности естественных экосистем возможны только на основе биологических исследований. Они предусматривают выявление отрицательных последствий воздействия человека на природу, определение режимов рационального использования резервов биосферы. Актуальной задачей биологии является разработка мер по сохранности биосферы, разнообразия для будущих поколений людей.

Глава вторая

Клетка — структурная и функциональная единица жизни



5 Что изучает цитология, каковы ее задачи и методы исследования?

Цитология (греч. *kytos* — ячейка, клетка) — наука о клетке. Предметом цитологии является клетка как структурная и функциональная единица жизни.

В задачи цитологии входит изучение строения и функционирования клеток, их химического состава, функций отдельных клеточных компонентов, познание процессов воспроизведения клеток, приспособления к условиям окружающей среды, исследование особенностей строения специализированных клеток, этапов становления их особых функций, развитие специфических клеточных структур и др. Для решения этих задач в цитологии используются различные методы.

Основным методом исследования клеток является световая микроскопия. Для изучения мелких структур применяют оптические приборы — микроскопы. Разрешающая способность микроскопов составляет 0,13—0,20 мкм, т.е. примерно в тысячу раз выше разрешающей способности человеческого глаза. С помощью световых микроскопов, в которых используется солнечный или искусственный свет, удастся выявить многие детали внутреннего строения клетки: отдельные органеллы, клеточную оболочку и т.п.

Ультратонкое строение клеточных структур изучают с помощью метода электронной микроскопии. В отличие от световых в электронных микроскопах вместо световых лучей используется пучок электронов. Разрешающая способность современных электронных микроскопов составляет 0,1 нм, поэтому с их помощью выявляют очень мелкие детали. В электронном микроскопе видны биологические мембраны

(толщина 6—10 нм), рибосомы (диаметр около 20 нм), микротрубочки (толщина около 25 нм) и другие структуры.

Для изучения химического состава, выяснения локализации отдельных химических веществ в клетке широко используются методы *цито-* и *гистохимии*, основанные на избирательном взаимодействии реактивов и красителей с определенными химическими веществами цитоплазмы. *Метод дифференциального центрифугирования* позволяет детально исследовать химический состав органелл клетки после их разделения с помощью центрифуги. *Метод рентгеноструктурного анализа* дает возможность определять пространственное расположение и физические свойства молекул (например, ДНК, белков), входящих в состав клеточных структур.

Для выявления локализации мест синтеза биополимеров, определения путей переноса веществ в клетке, наблюдения за миграцией или свойствами отдельных клеток широко используется *метод автордиографии* — регистрации веществ, меченных радиоактивными изотопами. Многие процессы жизнедеятельности клеток, в частности деление клетки, фиксируют с помощью *кино-* и *фотосъемки*.

Для изучения клеток органов и тканей растений и животных, процессов деления клетки, их дифференциации и специализации используют *метод клеточных культур* — выращивание клеток (и целых организмов из отдельных клеток) на питательных средах в стерильных условиях.

При исследовании живых клеток, выяснении функций отдельных органелл используют *метод микрохирургии* — оперативное воздействие на клетку, связанное с удалением или имплантированием отдельных органелл, их пересаживанием из клетки в клетку, введением в клетку крупных макромолекул.



6 Когда и кем сформулирована клеточная теория и каковы ее основные положения?

Открытие клетки принадлежит английскому естествоиспытателю Р. Гуку, который в 1665 г. впервые рассмотрел тонкий срез пробки в усовершенствованном им микроскопе. На срезе было видно, что пробка имеет ячеистое строение,

подобно пчелиным сотам. Эти ячейки Р. Гук назвал клетками. Вслед за Гуком клеточное строение растений подтвердили итальянский врач и микроскопист М. Мальпиги (1675) и английский ботаник Н. Грю (1682). Их внимание привлекли форма клеток и строение их оболочек. В результате было дано представление о клетках как о «мешочках» или «пузырьках», наполненных «питательным соком».

Значительный вклад в изучение клетки внес голландский микроскопист А. ван Левенгук, открывший в 1674 г. одноклеточные организмы — инфузории, амёбы, бактерии. Он также впервые наблюдал животные клетки — эритроциты крови и сперматозоиды.

Дальнейшее усовершенствование микроскопа и интенсивные микроскопические исследования привели к установлению французским ученым Ш. Бриссо-Мирбе (1802, 1808) того факта, что все растительные организмы образованы тканями, которые состоят из клеток. Еще дальше в обобщениях пошел французский ученый Ж.-Б. Ламарк (1809), который распространил идею Бриссо-Мирбе о клеточном строении и на животные организмы.

В начале XIX в. предпринимаются попытки изучения внутреннего содержимого клетки. В 1825 г. чешский ученый Я. Пуркине открыл ядро в яйцеклетке птиц. В 1831 г. английский ботаник Р. Броун впервые описал ядро в клетках растений, а в 1833 г. он пришел к выводу, что ядро является обязательной частью растительной клетки. Таким образом, в это время меняется представление о строении клеток: главным в организации клетки стало считаться ее содержимое, а не клеточная стенка.

Многочисленные наблюдения по строению клетки, обобщение накопленных данных позволили немецкому зоологу Т. Шванну в 1839 г. сделать ряд обобщений, которые впоследствии назвали клеточной теорией. Он показал, что клетки растений и животных принципиально сходны между собой.

Дальнейшее развитие клеточной теории получило в работах Р. Вирхова (1858), который предположил, что клетки образуются из предшествующих материнских клеток. В 1874 г. русским ботаником И.Д.Чистяковым, а в 1875 г. польским ботаником Э. Страсбургером было открыто деление клетки — митоз, и, таким образом, подтвердилось предположение Р. Вирхова.

Создание клеточной теории стало важнейшим событием в биологии, одним из решающих доказательств единства живой природы. Клеточная теория оказала значительное влияние на развитие биологии, послужила фундаментом для развития таких дисциплин, как эмбриология, гистология и физиология. Она дала основы для понимания жизни, индивидуального развития, для объяснения эволюционной связи между организмами.

Клеточная теория включает следующие основные положения:

1. Клетка — элементарная единица живого, способная к самообновлению, саморегуляции и самовоспроизведению, является единицей строения, функционирования и развития всех живых организмов.

2. Клетки всех живых организмов гомологичны по строению, сходны по химическому составу и основным проявлениям жизнедеятельности.

3. Размножение клеток происходит путем деления исходной материнской клетки.

4. В многоклеточном организме клетки специализируются по функциям и образуют ткани, из которых построены органы и системы органов, связанные между собой межклеточными, гуморальными и нервными формами регуляции.



7 Какие химические элементы входят в состав клетки?

В клетках разных организмов обнаружено около 70 элементов периодической системы элементов Д. И. Менделеева, но лишь 24 из них имеют вполне установленное значение и встречаются постоянно во всех типах клеток.

Наибольший удельный вес в элементном составе клетки приходится на кислород, углерод, водород и азот. Это так называемые *основные*, или *биогенные* элементы. На долю этих элементов приходится более 95 % массы клеток, причем их относительное содержание в живом веществе гораздо выше, чем в земной коре. Жизненно важными являются также кальций, фосфор, сера, калий, хлор, натрий, магний. Их содержание в клетке исчисляется десятками и сотыми

долями процента. Перечисленные элементы составляют группу *макроэлементов*.

Другие химические элементы: медь, марганец, молибден, кобальт, цинк, бор, фтор, хром, селен, алюминий, йод, железо, кремний — содержатся в исключительно малых количествах (менее 0,01 % массы клеток). Они относятся к группе *микроэлементов*.

Процентное содержание в организме того или иного элемента никоим образом не характеризует степень его важности и необходимости в организме. Так, например, многие микроэлементы входят в состав различных биологически активных веществ — ферментов, витаминов, (кобальт входит в состав витамина B_{12}), гормонов (йод входит в состав тироксина); оказывают влияние на рост и развитие организмов (цинк, марганец, медь), кроветворение (железо, медь), процессы клеточного дыхания (медь, цинк) и т.д. Содержание и значение для жизнедеятельности клеток и организма в целом различных химических элементов приведено в таблице 1.

Таблица 1

Важнейшие химические элементы клетки

Элемент	Символ	Примерное содержание, %	Значение для клетки и организма
1	2	3	4
Кислород	O	62	Входит в состав воды и органических веществ; участвует в клеточном дыхании
Углерод	C	20	Входит в состав всех органических веществ
Водород	H	10	Входит в состав воды и органических веществ; участвует в процессах преобразования энергии
Азот	N	3	Входит в состав аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, АТФ, хлорофилла, витаминов
Кальций	Ca	2,5	Входит в состав клеточной стенки у растений, костей и зубов, повышает свертывание крови и сократимость мышечных волокон
Фосфор	P	1,0	Входит в состав костной ткани и зубной эмали, нуклеиновых кислот, АТФ, некоторых ферментов
Сера	S	0,25	Входит в состав аминокислот (цистеин, цистин и метионин), некоторых витаминов, участвует в образовании дисульфидных связей при образовании третичной структуры белков

Таблица 1 (окончание)

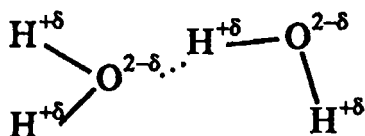
1	2	3	4
Калий	K	0,25	Содержится в клетке только в виде ионов, активирует ферменты белкового синтеза, обуславливает нормальный ритм сердечной деятельности, участвует в процессах фотосинтеза, генерации биоэлектрических потенциалов
Хлор	Cl	0,2	Преобладает отрицательный ион в организме животных. Компонент соляной кислоты в желудочном соке
Натрий	Na	0,10	Содержится в клетке только в виде ионов, обуславливает нормальный ритм сердечной деятельности, влияет на синтез гормонов
Магний	Mg	0,07	Входит в состав молекул хлорофилла, а также костей и зубов, активирует энергетический обмен и синтез ДНК
Йод	I	0,01	Входит в состав гормонов щитовидной железы
Железо	В	0,01	Входит в состав многих ферментов, гемоглобина и миоглобина, участвует в биосинтезе хлорофилла, в транспорте электронов, в процессах дыхания и фотосинтеза
Медь	Cu	Следы	Входит в состав гемоцианинов у беспозвоночных, в состав некоторых ферментов, участвует в процессах кроветворения, фотосинтеза, синтеза гемоглобина
Марганец	Mn	—//—	Входит в состав или повышает активность некоторых ферментов, участвует в развитии костей, ассимиляции азота и процессе фотосинтеза
Молибден	Mo	—//—	Входит в состав некоторых ферментов (нитратредуктаза), участвует в процессах связывания атмосферного азота клубеньковыми бактериями
Кобальт	Co	—//—	Входит в состав витамина В ₁₂ , участвует в фиксации атмосферного азота клубеньковыми бактериями
Бор	B	—//—	Влияет на ростовые процессы растений, активирует восстановительные ферменты дыхания
Цинк	Zn	—//—	Входит в состав некоторых ферментов, расщепляющих полипептиды, участвует в синтезе растительных гормонов (ауксинов) и гликолизе
Фтор	F	—//—	Входит в состав эмали зубов и костей



Вода играет важнейшую роль в жизни клеток и живых организмов в целом. Помимо того, что она входит в их состав, для многих организмов это еще и среда обитания. Роль воды в клетке определяется ее свойствами. Свойства эти довольно уникальны и связаны главным образом с малыми размерами молекул воды, с полярностью ее молекул и с их способностью соединяться друг с другом водородными связями.

Молекулы воды имеют нелинейную пространственную структуру. Атомы в молекуле воды удерживаются посредством *полярных ковалентных связей*, которые связывают один атом кислорода с двумя атомами водорода. Полярность ковалентных связей (т.е. неравномерное распределение зарядов) объясняется в данном случае сильной электроотрицательностью атомов кислорода по отношению к атому водорода; атом кислорода оттягивает на себя электроны из общих электронных пар.

Вследствие этого на атоме кислорода возникает частично отрицательный заряд, а на атомах водорода — частично положительный. Между атомами кислорода и водорода соседних молекул воды возникают водородные связи:



Благодаря образованию водородных связей молекулы воды связаны одна с другой, что и обуславливает ее жидкое состояние при нормальных условиях.

Вода является превосходным *растворителем* для полярных веществ, например солей, сахаров, спиртов, кислот и др. Вещества, хорошо растворимые в воде, называются *гидрофильными*.

Абсолютно неполярные вещества типа жиров или масел вода не растворяет и не смешивается с ними, поскольку она не может образовывать с ними водородные связи. Нерастворимые в воде вещества называются *гидрофобными*.

Вода обладает *высокой удельной теплоемкостью*. Для разрыва водородных связей, удерживающих молекулы воды, требуется поглотить большое количество энергии. Это свойство обеспечивает поддержание теплового баланса организма при значительных перепадах температуры в окружающей среде. Кроме того, вода обладает *высокой теплопроводностью*, что позволяет организму поддерживать одинаковую температуру во всем его объеме.

Вода обладает также *высокой теплотой парообразования*, т.е. способностью молекул уносить с собой значительное количество тепла, охлаждая организм. Это свойство воды используется при потоотделении у млекопитающих, тепловой одышке у крокодилов и транспирации у растений, предотвращая их перегрев.

Для воды характерно исключительно *высокое поверхностное натяжение*. Это свойство имеет очень важное значение для адсорбционных процессов, для передвижения растворов по тканям (кровообращение, восходящий и нисходящий токи в теле растений). Многие мелкие организмы извлекают для себя пользу из поверхностного натяжения: оно позволяет им удерживаться на воде или скользить по ее поверхности.

Биологические функции воды

Транспортная. Вода обеспечивает передвижение веществ в клетке и организме, поглощение веществ и выведение продуктов метаболизма.

Метаболическая. Вода является средой для всех биохимических реакций в клетке. Ее молекулы участвуют во многих химических реакциях, например, при образовании или гидролизе биополимеров. В процессе фотосинтеза вода является донором электронов и источником атомов водорода. Она же является источником свободного кислорода.

Структурная. Цитоплазма клеток содержит от 60 до 95 % воды. У растений вода определяет тургор клеток, а у некоторых животных выполняет опорные функции, являясь гидростатическим скелетом (круглые и кольчатые черви, иглокожие).

Вода участвует в образовании смазывающих жидкостей (синовиальная в суставах позвоночных; плевральная в плевральной полости, перикардиальная в околосердечной сумке) и слизей (которые облегчают передвижение веществ по

кишечнику, создают влажную среду на слизистых оболочках дыхательных путей). Она входит в состав слюны, желчи, слез, спермы и др.

Минеральные соли. Молекулы солей в водном растворе диссоциируют на катионы и анионы. Наибольшее значение имеют катионы: K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и анионы: Cl^- , $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} , HCO_3^- , NO_3^- , SO_4^{2-} . Существенным является не только содержание, но и соотношение ионов в клетке.

Разность между количеством катионов и анионов на поверхности и внутри клетки обеспечивает возникновение потенциала действия, что лежит в основе нервного и мышечного возбуждения. С разностью концентрации ионов по разные стороны мембраны связывают активный перенос веществ через мембрану, а также преобразование энергии.

Анионы фосфорной кислоты создают фосфатную буферную систему, поддерживающую рН внутриклеточной среды организма на уровне 6,9.

Угольная кислота и ее анионы создают бикарбонатную буферную систему, которая поддерживает рН внеклеточной среды (плазма крови) на уровне 7,4.

Некоторые ионы участвуют в активации ферментов, создании осмотического давления в клетке, в процессах мышечного сокращения, свертывании крови и др. (см. также табл. 1).

Некоторые катионы и анионы могут включаться в комплексы с различными веществами (например, анионы фосфорной кислоты входят в состав фосфолипидов, АТФ, нуклеотидов и др.; ион Fe^{2+} входит в состав гемоглобина и т.д.).

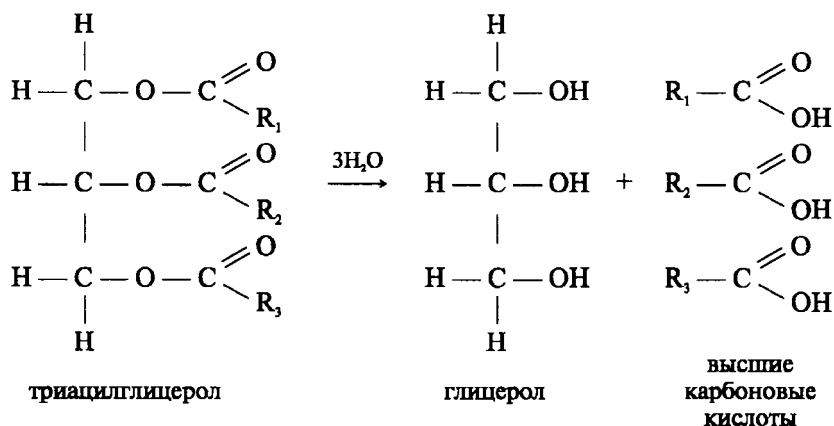


9 Каковы строение, свойства и функции липидов?

Липиды — это жироподобные органические соединения, нерастворимые в воде, но хорошо растворимые в неполярных растворителях (эфире, бензине, бензоле, хлороформе и др.). Липиды принадлежат к простейшим биологическим молекулам. В химическом отношении большинство липидов представляет собой сложные эфиры высших карбоновых кислот

(жирных) и ряда спиртов. Наиболее известны среди них жиры. Каждая молекула жира образована молекулой трехатомного спирта глицерола и присоединенными к ней эфирными связями трех молекул высших карбоновых кислот. Согласно принятой номенклатуре жиры называют *триацилглицеролами*.

Когда жиры гидролизуются (т.е. расщепляются из-за внедрения H^+ и OH^- в эфирные связи), они распадаются на глицерол и свободные высшие карбоновые кислоты, каждая из которых содержит четное число атомов углерода:



R — углеводородный хвост (радикал)

Атомы углерода в молекулах высших карбоновых кислот могут быть соединены друг с другом как простыми, так и двойными связями. Среди предельных (насыщенных) высших карбоновых кислот наиболее часто в состав жиров входят:

пальмитиновая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{14} - \text{COOH}$ или $\text{C}_{15}\text{H}_{31}\text{COOH}$;

стеариновая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{16} - \text{COOH}$ или $\text{C}_{17}\text{H}_{35}\text{COOH}$;

арахиновая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{18} - \text{COOH}$ или $\text{C}_{19}\text{H}_{39}\text{COOH}$;

среди непредельных:

олеиновая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_7 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$ или $\text{C}_{17}\text{H}_{33}\text{COOH}$;

линолевая $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_4 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$ или $\text{C}_{17}\text{H}_{31}\text{COOH}$;

линоленовая $\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$ или $\text{C}_{17}\text{H}_{29}\text{COOH}$.

Степень ненасыщенности и длина углеродных цепей высших карбоновых кислот (т.е. число атомов углерода) определяет физические свойства того или иного жира.

Жиры, содержащие короткие и ненасыщенные углеродные цепи в остатках жирных кислот, имеют низкую температуру плавления. При комнатной температуре это жидкости (масла) либо мазеподобные вещества. И наоборот, жиры с длинными и насыщенными углеродными цепями высших карбоновых кислот при комнатной температуре представляют собой твердые вещества. Вот почему при гидрировании (насыщении кислотных цепей атомами водорода по двойным связям) жидкое арахисовое масло, например, превращается в однородное мазеобразное, а подсолнечное масло — в твердый маргарин. В организме животных, живущих в холодном климате, например, у рыб арктических морей, обычно содержится больше ненасыщенных триацилглицеролов, чем у обитателей южных широт. По этой причине тело их остается гибким и при низких температурах.

Различают:

Фосфолипиды — амфифильные соединения, т.е. имеют полярные головки и неполярные хвосты. Группы, образующие полярную головку, гидрофильны (растворимы в воде), а неполярные хвостовые группы гидрофобны (нерастворимы в воде) (рис. 1).

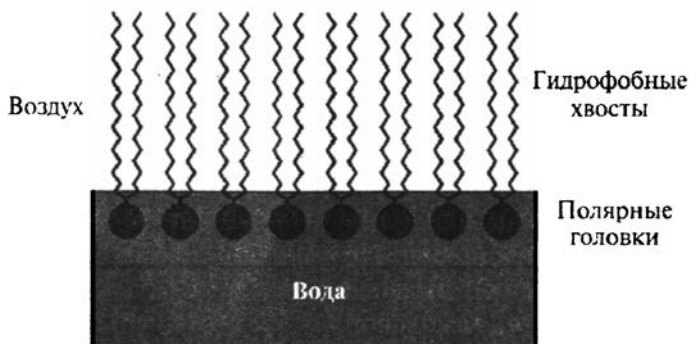


Рисунок 1. Ориентация фосфолипидных молекул на поверхности воды. Полярные головки молекул контактируют с водой, а гидрофобные хвосты выступают в воздух

Двойственная природа этих липидов обуславливает их ключевую роль в организации биологических мембран.

Воска — сложные эфиры одноатомных (с одной гидроксильной группой) высокомолекулярных (имеющих длинный углеродный скелет) спиртов и высших карбоновых кислот.

Еще одну группу липидов составляют *стероиды*. Эти вещества построены на основе полициклического насыщенного углеводорода — эстрана, состоящего из четырех конденсированных углеродных колец. Стероиды очень плохо растворимы в воде и не содержат высших карбоновых кислот.

К ним относятся желчные кислоты, холестерин, половые гормоны, витамин D и др.

К стероидам близки *терпены* (ростовые вещества растений — гиббереллины; фитол, входящий в состав хлорофилла; каротиноиды — фотосинтетические пигменты; эфирные масла растений — ментол, камфора и др.).

Липиды могут образовывать комплексы с другими биологическими молекулами.

Липопротеины — сложные образования, содержащие триацилглицеролы, холестерин и белки, причем последние могут быть связаны или не связаны ковалентными связями с липидами.

Гликолипиды — это группа липидов, построенных на основе спирта сфингозина и содержащих кроме остатка высших карбоновых кислот одну или несколько молекул сахаров (чаще всего глюкозу или галактозу).

Функции липидов

Структурная. Фосфолипиды вместе с белками образуют биологические мембраны. В состав мембран входят также стеролы.

Энергетическая. При окислении 1 г жиров высвобождается 38,9 кДж энергии, которая идет на образование АТФ. В форме липидов хранится значительная часть энергетических запасов организма, которые расходуются при недостатке питательных веществ. Животные, впадающие в спячку, и растения накапливают жиры и масла и расходуют их на поддержание процессов жизнедеятельности. Высокое содержание липидов в семенах обеспечивает энергией развитие зародыша и проростка, пока он не перейдет к самостоятельному питанию. Семена многих растений (кокосовая пальма, клещевина, подсолнечник, соя, рапс и др.) служат сырьем для получения масла промышленным способом.

Защитная и теплоизоляционная. Накапливаясь в подкожной жировой клетчатке и вокруг некоторых органов (почки, кишечник), жировой слой защищает организм от механических повреждений. Кроме того, благодаря низкой

теплопроводности слой подкожного жира помогает сохранить тепло, что позволяет, например, многим животным обитать в условиях холодного климата. У китов, кроме того, он играет еще и другую роль — способствует плавучести.

Смазывающая и водоотталкивающая. Воска покрывают кожу, шерсть, перья, делают их более эластичными и предохраняют от влаги. Восковым налетом покрыты листья и плоды многих растений; воск используется пчелами в строительстве сот.

Регуляторная. Многие гормоны являются производными холестерина, например, половые (тестостерон у мужчин и прогестерон у женщин) и кортикостероиды (альдостерон).

Метаболическая. Производные холестерина, витамин D играют ключевую роль в обмене кальция и фосфора. Желчные кислоты участвуют в процессах пищеварения (эмульгирование жиров) и всасывания высших карбоновых кислот.

Липиды являются источником метаболической воды. При окислении 100 г жира образуется примерно 105 г воды. Эта вода очень важна для некоторых обитателей пустынь, в частности для верблюдов, способных обходиться без воды в течение 10—12 суток: жир, запасенный в горбе, используется именно на эти цели. Необходимую для жизнедеятельности воду медведи, сурки и другие животные в спячке также получают в результате окисления жира.



10 Каковы строение, свойства и функции углеводов?

Углеводами называют вещества с общей формулой $C_n(H_2O)_m$, где n и m могут иметь разные значения. Название «углеводы» отражает тот факт, что водород и кислород присутствуют в молекулах этих веществ в том же соотношении, что и в молекуле воды. Кроме углерода, водорода и кислорода, производные углеводов могут содержать и другие элементы, например, азот.

Углеводы — одна из основных групп органических веществ клеток. Они представляют собой первичные продукты фотосинтеза и исходные продукты биосинтеза других органических

веществ в растениях (органические кислоты, спирты, аминокислоты и др.), а также содержатся в клетках всех других организмов. В животной клетке содержание углеводов находится в пределах 1—2 %, в растительных оно может достигать в некоторых случаях 85—90 % массы сухого вещества.

Выделяют три группы углеводов:

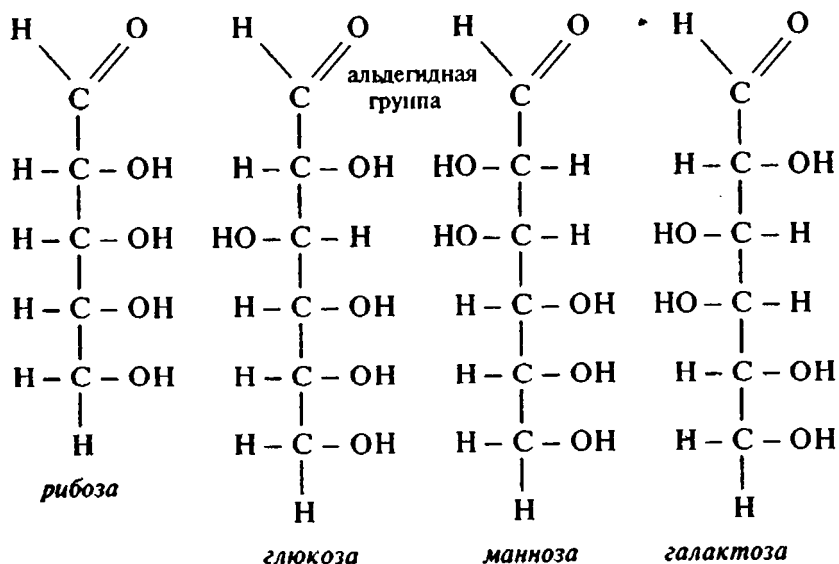
- моносахариды, или простые сахара;
- олигосахариды — соединения, состоящие из 2—10 последовательно соединенных молекул простых сахаров (например, дисахариды, трисахариды и т.д.);
- полисахариды состоят более чем из 10 молекул простых сахаров или их производных (крахмал, гликоген, целлюлоза, хитин).

Моносахариды (простые сахара)

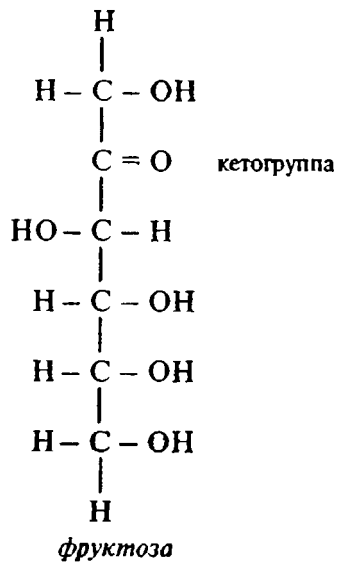
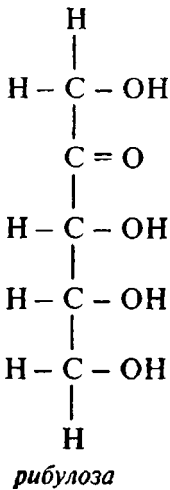
В зависимости от длины углеродного скелета (количества атомов углерода) моносахариды разделяют на *триозы* (C_3), *тетрозы* (C_4), *пентозы* (C_5), *гексозы* (C_6), *гептозы* (C_7).

Молекулы моносахаридов являются либо альдегидспиртами (альдозами), либо кетоспиртами (кетозами). Химические свойства этих веществ определяются прежде всего альдегидными или кетонными группировками, входящими в состав их молекул.

Альдозы



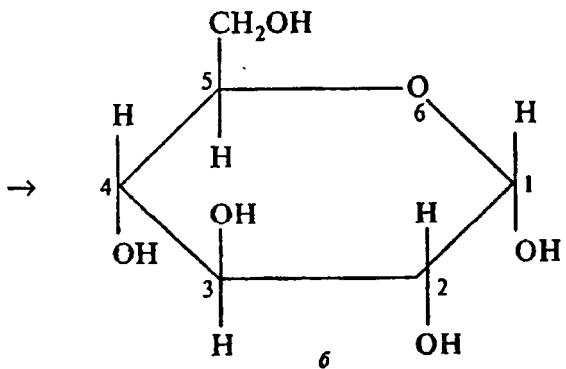
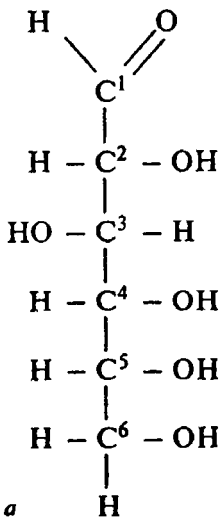
Кетозы



Моносахариды хорошо растворяются в воде, сладкие на вкус.

При растворении в воде моносахариды, начиная с пентоз, приобретают кольцевую форму.

Так выглядят линейная (а) и кольцевая (б) альдогексоза (D-глюкоза):



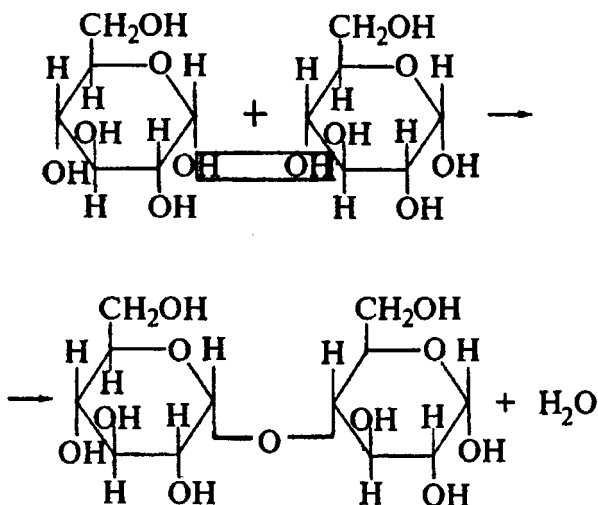
пиранозное кольцо D-глюкозы

Циклические структуры пентоз и гексоз — обычные их формы; в любой данный момент лишь небольшая часть молекул существует в виде «открытой цепи». В состав олиго- и полисахаридов также входят циклические формы моносахаридов.

Кроме сахаров, у которых все атомы углерода связаны с атомами кислорода, есть частично восстановленные сахара, важнейшим из которых является дезоксирибоза (см. вопрос 13).

Олигосахариды

При гидролизе олигосахариды образуют несколько молекул простых сахаров. В олигосахаридах молекулы простых сахаров соединены так называемыми *гликозидными связями*, соединяющими атом углерода одной молекулы через кислород с атомом углерода другой молекулы, например:



К наиболее важным олигосахаридам относятся *мальтоза* (солодовый сахар), *лактоза* (молочный сахар) и *сахароза* (тростниковый или свекловичный сахар). Эти сахара называют также дисахаридами. По своим свойствам дисахариды близки к моносахаридам. Они хорошо растворяются в воде и имеют сладкий вкус.

Полисахариды

Это высокомолекулярные (до 10 000 000 Да) полимерные биомолекулы, состоящие из большого числа мономеров — простых сахаров и их производных.

Полисахариды могут состоять из моносахаридов одного или разных типов. В первом случае они называются *гомополисахариды* (крахмал, целлюлоза, хитин и др.), во втором — *гетерополисахариды* (гепарин). Все полисахариды не растворимы в воде и не имеют сладкого вкуса. Некоторые из них способны набухать и ослизняться.

Наиболее важными полисахаридами являются следующие.

Целлюлоза — линейный полисахарид, состоящий из нескольких прямых параллельных цепей, соединенных между собой водородными связями. Каждая цепь образована остатками β -D-глюкозы. Такая структура препятствует проникновению воды, очень прочна на разрыв, что обеспечивает устойчивость оболочек клеток растений, в составе которых 26—40 % целлюлозы.

Целлюлоза служит пищей для многих животных, бактерий и грибов. Однако большинство животных, в том числе и человек, не могут усваивать целлюлозу, поскольку в их желудочно-кишечном тракте отсутствует фермент целлюлаза, расщепляющий целлюлозу до глюкозы. В то же время целлюлозные волокна играют важную роль в питании, поскольку они придают пище объемность и грубую консистенцию, стимулируют перистальтику кишечника.

Крахмал и гликоген. Эти полисахариды являются основными формами запасания глюкозы у растений (крахмал), животных, человека и грибов (гликоген). При их гидролизе в организмах образуется глюкоза, необходимая для процессов жизнедеятельности.

Хитин образован молекулами β -глюкозы, в которой спиртовая группа при втором атоме углерода замещена азотсодержащей группой NHCOCH_3 . Его длинные параллельные цепи так же, как и цепи целлюлозы, собраны в пучки.

Хитин — основной структурный элемент покровов членистоногих и клеточных стенок грибов.

Функции углеводов

Энергетическая. Глюкоза является основным источником энергии, высвобождаемой в клетках живых организмов в ходе клеточного дыхания (1 г углеводов при окислении высвобождает 17,6 кДж энергии).

Структурная. Целлюлоза входит в состав клеточных оболочек растений; хитин является структурным компонентом покровов членистоногих и клеточных стенок грибов.

Некоторые олигосахариды входят в состав цитоплазматической мембраны клетки (в виде гликопротеидов и гликолипидов) и образуют гликокаликс.

Метаболическая. Пентозы участвуют в синтезе нуклеотидов (рибоза входит в состав нуклеотидов РНК, дезоксирибоза — в состав нуклеотидов ДНК), некоторых коферментов (например, НАД, НАДФ, кофермента А, ФАД), АМФ; принимают участие в фотосинтезе (рибулозодифосфат является акцептором CO_2 в темновой фазе фотосинтеза).

Пентозы и гексозы участвуют в синтезе полисахаридов; в этой роли особенно важна глюкоза.

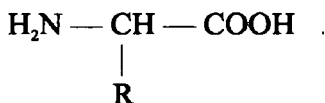


11

Что такое белки, каковы особенности структурной организации белковых молекул и их функции?

Белки — это биополимеры, мономерами которых являются аминокислоты.

Аминокислоты представляют собой низкомолекулярные органические соединения, содержащие карбоксильную ($-\text{COOH}$) и аминную ($-\text{NH}_2$) группы, которые связаны с одним и тем же атомом углерода. С атомом углерода связана боковая цепь — какой-либо радикал, придающий каждой аминокислоте определенные свойства. Общая формула аминокислот имеет вид:



У большей части аминокислот имеется одна карбоксильная группа и одна аминогруппа; эти аминокислоты называются *нейтральными*. Существуют, однако, и *основные аминокислоты* — с более чем одной аминогруппой, а также кислые *аминокислоты* — с более чем одной карбоксильной группой.

Известно около 200 аминокислот, встречающихся в живых организмах, однако только 20 из них входят в состав белков. Это так называемые *основные* или *протеиногенные* аминокислоты.

В зависимости от радикала основные аминокислоты делят на 3 группы:

1) неполярные (аланин, метионин, валин, пролин; лейцин, изолейцин, триптофан, фенилаланин);

2) полярные незаряженные (аспарагин, глутамин, серин, глицин, тирозин, треонин, цистеин);

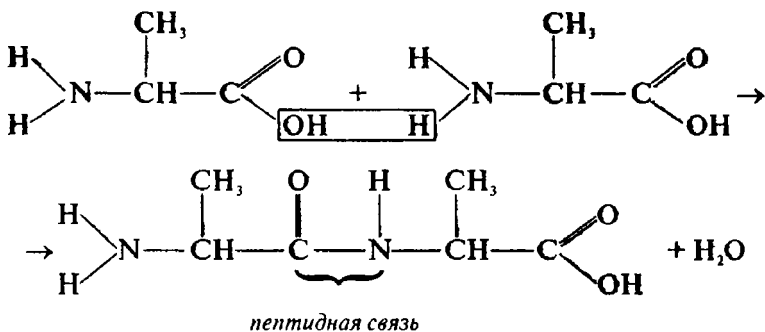
3) заряженные (аргинин, гистидин, лизин — положительно; аспарагиновая и глутаминовая кислота — отрицательно).

Боковые цепи аминокислот (радикал) могут быть гидрофобными и гидрофильными и придают белкам соответствующие свойства.

У растений все необходимые аминокислоты синтезируются из первичных продуктов фотосинтеза. Человек и животные не способны синтезировать ряд протеиногенных аминокислот и должны получать их в готовом виде вместе с пищей. Такие аминокислоты называются *незаменимыми*. К ним относятся лизин, валин, лейцин, изолейцин, треонин, фенилаланин, триптофан, метионин; аргинин и гистидин — незаменимые для детей.

В растворе аминокислоты могут выступать в роли как кислот, так и оснований, т.е. они являются амфотерными соединениями. Карбоксильная группа ($-\text{COOH}$) способна отдавать протон, функционируя как кислота, а аминная ($-\text{NH}_2$) принимать протон, проявляя таким образом свойства основания.

Аминогруппа одной аминокислоты способна вступать в реакцию с карбоксильной группой другой аминокислоты. Образующаяся при этом молекула представляет собой *ди-пептид*, а связь между атомами углерода и азота называется пептидной связью:



На одном конце молекулы дипептида находится свободная аминогруппа, а на другом — свободная карбоксильная группа. Благодаря этому дипептид может присоединять к себе другие аминокислоты, образуя олигопептиды. Если таким образом соединяется много аминокислот (более 10), то образуется *полипептид*.

Пептиды играют важную роль в организме. Многие олигопептиды являются гормонами. Таковы окситоцин, вазопрессин, тиролиберин, тиреотропин и др. К олигопептидам относится также брадикидин (пептид боли) и некоторые опиаты («естественные наркотики» человека), выполняющие функцию обезболивания. Принятие наркотиков разрушает опиатную систему организма, поэтому наркоман без дозы наркотиков испытывает сильную боль — «ломку», которая в норме снимается опиатами.

К олигопептидам относятся некоторые антибиотики (например, грамицидин S).

Многие гормоны (инсулин, адренокортикотропный гормон и др.), антибиотики (например, грамицидин А), токсины (например, дифтерийный токсин) являются полипептидами.

Белки представляют собой полипептиды с молекулярной массой свыше 10 000, в молекулу которых входит от 50 до нескольких тысяч аминокислот.

Каждому белку свойственна в определенной среде своя особая пространственная структура. При характеристике пространственной (трехмерной) структуры выделяют четыре уровня организации молекул белков.

Первичная структура — последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Первичная структура специфична для каждого белка и определяется генетической информацией, т.е. зависит от последовательности нуклеотидов в участке молекулы

ДНК, кодирующем данный белок. От первичной структуры зависят все свойства и функции белков. Замена одной единственной аминокислоты в составе молекул белка или изменение их расположения обычно влечет за собой изменение функции белка. Так как в состав белков входит 20 видов аминокислот, число вариантов их комбинаций в полипептидной цепи поистине безгранично, что обеспечивает огромное количество видов белков в живых клетках.

В живых клетках молекулы белков или отдельные их участки представляют собой не вытянутую цепь, а скручены в спираль, напоминающую растянутую пружину (это так называемая α -спираль) или сложены в складчатый слой (β -слой). *Вторичная структура* возникает в результате образования водородных связей между $-\text{CO}-$ и $-\text{NH}_2$ -группами двух пептидных связей внутри одной полипептидной цепи (спиральная конфигурация) или между двумя полипептидными цепями (складчатые слои).

Полностью α -спиральную конфигурацию имеет белок кератин. Это структурный белок волос, шерсти, ногтей, когтей, клюва, перьев и рогов. Спиральная вторичная структура характерна, помимо кератина, для таких фибриллярных (нитевидных) белков, как миозин, эластин, коллаген.

У большинства белков спиральные и неспиральные участки полипептидной цепи складываются в трехмерное образование шаровидной формы — глобулу (характерна для глобулярных белков). Глобула определенной конфигурации является *третичной структурой* белка. Третичная структура стабилизируется ионными, водородными связями, ковалентными дисульфидными связями (которые образуются между атомами серы, входящими в состав цистеина), а также гидрофобными взаимодействиями. Наиболее важными в возникновении третичной структуры являются гидрофобные взаимодействия; белок при этом свертывается таким образом, что его гидрофобные боковые цепи скрыты внутри молекулы, т.е. защищены от соприкосновения с водой, а гидрофильные боковые цепи, наоборот, выставлены наружу.

Многие белки с особо сложным строением состоят из нескольких полипептидных цепей, удерживаемых в молекуле вместе за счет гидрофобных взаимодействий, а также при помощи водородных и ионных связей — возникает *четвертичная структура*. Такая структура имеется, например, у

глобулярного белка гемоглобина. Его молекула состоит из четырех отдельных полипептидных субъединиц (протомеров), находящихся в третичной структуре, и небелковой части — гема. Только в такой структуре гемоглобин способен выполнять свою транспортную функцию.

Под влиянием различных химических и физических факторов (обработка спиртом, ацетоном, кислотами, щелочами, высокой температурой, облучением, высоким давлением и т.д.) происходит изменение третичной и четвертичной структуры белка вследствие разрыва водородных и ионных связей. Процесс нарушения нативной (естественной) структуры белка называется *денатурацией*. При этом наблюдается уменьшение растворимости белка, изменение формы и размеров молекул, потеря ферментативной активности и т.д. Процесс денатурации иногда обратим, т.е. возвращение нормальных условий среды может сопровождаться самопроизвольным восстановлением естественной структуры белка. Такой процесс называется *ренатурацией*. Отсюда следует, что все особенности строения и функционирования макромолекулы белка определяются его первичной структурой.

По химическому составу выделяют белки простые и сложные. К *простым* относятся белки, состоящие только из аминокислот, а к *сложным* — содержащие белковую часть и небелковую (простатическую) — ионы металлов, углеводы, липиды и др. Простыми белками являются сывороточный альбумин крови, иммуноглобулины (антитела), фибрин, некоторые ферменты (трипсин) и др. Сложными белками являются все протеолипиды и гликопротеиды, гемоглобин, большинство ферментов и т.д.

Функции белков

Структурная.

Белки входят в состав клеточных мембран и органелл клетки. Стенки кровеносных сосудов, хрящи, сухожилия, волосы, ногти, когти у высших животных состоят преимущественно из белков.

Каталитическая (ферментативная).

Белки-ферменты (см. вопрос 13) катализируют протекание всех химических реакций в организме. Они обеспечивают расщепление питательных веществ в пищеварительном тракте, фиксацию углерода при фотосинтезе, реакции матричного синтеза и т.п.

Транспортная.

Белки способны присоединять и переносить различные вещества. Альбумины крови транспортируют жирные кислоты, глобулины — ионы металлов и гормоны. Гемоглобин переносит кислород и углекислый газ.

Молекулы белков, входящие в состав плазматической мембраны, принимают участие в транспорте веществ в клетку и из нее.

Защитная.

Ее выполняют иммуноглобулины (антитела) крови, обеспечивающие иммунную защиту организма. Фибриноген и тромбин участвуют в свертывании крови и предотвращают кровотечение.

Сократительная.

Обеспечивается движением относительно друг друга нитей белков актина и миозина в мышцах и внутри клеток. Скольжением микротрубочек, построенных из белков тубулинов, объясняется движение ресничек и жгутиков.

Регуляторная.

Многие гормоны являются олигопептидами или белками, например, инсулин, глюкагон, аденокортикотропный гормон и др.

Рецепторная.

Некоторые белки, встроенные в клеточную мембрану, способны изменить свою структуру на действие внешней среды. Так происходят прием сигналов из внешней среды и передача информации в клетку. Примером может служить *фитохром* — светочувствительный белок, регулирующий фотопериодическую реакцию растений, и *опсин* — составная часть *родопсина*, пигмента, находящегося в клетках сетчатки глаза.



12 Что такое ферменты и какова их роль в жизнедеятельности клетки?

Ферменты (энзимы) — это специфические белки, которые присутствуют во всех живых организмах и играют роль биологических катализаторов.

Химические реакции в живой клетке протекают при определенной температуре, нормальном давлении и определенной кислотности среды. В таких условиях реакции синтеза или распада веществ протекали бы в клетке очень медленно, если бы не подвергались воздействиям ферментов.

Все процессы в живом организме прямо или косвенно осуществляются с участием ферментов. Например, под их действием составные компоненты пищи (белки, углеводы, липиды) расщепляются до более простых соединений, из которых синтезируются новые, свойственные данному виду макромолекулы. Поэтому нарушения образования и активности ферментов нередко ведут к возникновению тяжелых болезней.

По пространственной организации ферменты состоят из нескольких полипептидных цепей и обычно обладают четвертичной структурой.

Кроме того, ферменты в своем составе могут иметь и небелковые структуры. Белковая часть носит название *апофермент*, а небелковая — *кофактор*, или *кофермент* (*коэнзим*).

Предшественниками многих коферментов являются витамины.

Ферментативный катализ подчиняется тем же законам, что и неферментативный (в химической промышленности), однако в отличие от него характеризуется *высокой степенью специфичности* (фермент катализирует только определенную реакцию или действует только на один тип связи). Этим обеспечивается тонкая регуляция всех жизненно важных процессов (дыхание, пищеварение, фотосинтез и др.), протекающих в клетке и организме. Например, фермент уреазы катализирует расщепление лишь одного вещества — мочевины ($\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{NH}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{NH}_3 + \text{CO}_2$), не оказывая каталитического действия на структурно-родственные соединения.

Специфичность действия ферментов объясняет *теория активного центра*. Согласно ей в молекуле каждого фермента имеется один или более участков, обеспечивающих специфическое взаимодействие фермента и вещества (субстрата). Активным центром выступает или функциональная группа (например, ОН-группа серина), или отдельная аминокислота. Обычно же для каталитического действия необходимо сочетание нескольких (в среднем от 3 до 12) расположенных в определенном порядке аминокислотных остатков. Активный центр

может также формироваться ионами металлов, витаминами и другими соединениями небелковой природы — коферментами, или кофакторами. Под действием фермента происходит ослабление химических связей субстрата, и катализируемая реакция протекает с меньшей начальной затратой энергии, а следовательно, с большей скоростью. Например, одна молекула фермента каталазы может расщепить за 1 мин. более 5 млн молекул пероксида водорода (H_2O_2), являющегося продуктом окисления в организме различных соединений.

На заключительном этапе химической реакции фермент-субстратный комплекс распадается с образованием конечных продуктов и свободного фермента, который вновь связывается с молекулами субстрата.

Скорость ферментативных реакций зависит от многих факторов: природы и концентрации фермента и субстрата, температуры, давления, кислотности среды, наличия ингибиторов и т.д. Например, при температурах, близких к нулю, скорость биохимических реакций замедляется до минимума. Это свойство широко используется в различных отраслях народного хозяйства, особенно в сельском хозяйстве и медицине. В частности, консервация различных органов (почки, сердце, селезенка, печень) перед их пересадкой больному происходит при охлаждении, чтобы снизить интенсивность биохимических реакций и тем самым продлить время жизни органов.



13 Каковы строение и функции нуклеиновых кислот?

Нуклеиновые кислоты — фосфорсодержащие биополимеры живых организмов, обеспечивающие хранение и передачу наследственной информации. Открыты они в 1869 г. швейцарским химиком Ф. Мишером в ядрах лейкоцитов. Впоследствии нуклеиновые кислоты были обнаружены во всех растительных и животных клетках, бактериях, вирусах и грибах.

В природе существуют два вида нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновые (ДНК) и рибонуклеиновые (РНК). Различие в названиях объясняется тем, что молекула ДНК содержит пятиуглеродный сахар дезоксирибозу, а молекула РНК — рибозу. В настоящее время известно большое число

разновидностей ДНК и РНК, отличающихся друг от друга по строению и значению в метаболизме.

ДНК локализуется преимущественно в хромосомах клеточного ядра (99 % всей ДНК клетки), а также в митохондриях и хлоропластах. РНК, кроме ядра, входит в состав рибосом, гиалоплазмы, пластид и митохондрий.

Нуклеиновые кислоты — сложные биополимеры, мономерами которых являются *нуклеотиды*. В состав каждого нуклеотида входит пятиуглеродный сахар (рибоза или дезоксирибоза), азотистое основание и остаток фосфорной кислоты.

Существует пять основных азотистых оснований: аденин, гуанин, урацил, тимин и цитозин. Первые два являются пуриновыми — их молекулы состоят из двух соединенных между собой колец. Следующие три являются пиримидинами и имеют одно шестичленное кольцо. Строение тимидилового нуклеотида приведено на рисунке 2.

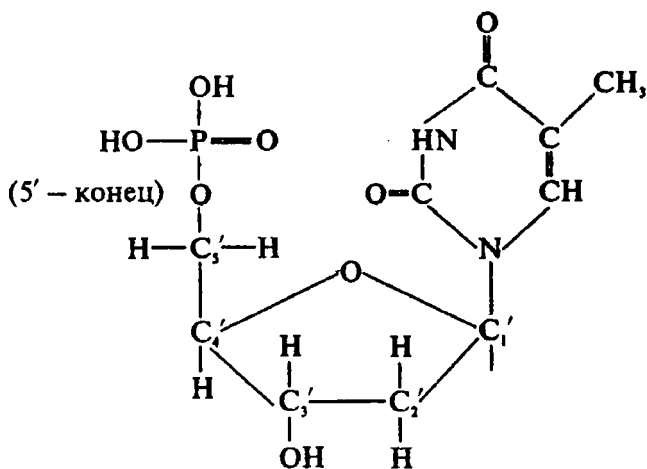


Рисунок 2. Схема строения тимидилового нуклеотида

Названия нуклеотидов происходят от названия соответствующих азотистых оснований; и те и другие обозначаются заглавными буквами: аденин — аденилат (А), гуанин — гуанилат (Г), цитозин — цитидилат (Ц), урацил — уридилат (У), тимин — дезокситимидилат (Т).

Количество нуклеотидов в молекуле нуклеиновых кислот бывает разным — от 80 в молекулах транспортных РНК до нескольких десятков миллионов в ДНК.

ДНК

Молекула ДНК — это двухцепочечная спираль, закрученная вокруг собственной оси.

В полинуклеотидной цепочке соседние нуклеотиды связаны между собой ковалентными связями, которые образуются между фосфатной группой одного нуклеотида и 3'-спиртовой группой пентозы другого. Такие связи называются фосфодиэфирными. Фосфатная группа образует мостик между 3'-углеродом одного пентозного цикла и 5'-углеродом следующего.

Остов цепей ДНК образован, таким образом, сахарофосфатными остатками (см. рис. 3).

Полинуклеотидная цепь ДНК закручена в виде спирали, напоминая винтовую лестницу, и соединена с другой, комплементарной ей цепью с помощью водородных связей, образующихся между аденином и тиминем (две связи), а также гуанином и цитозином (три связи). Нуклеотиды А и Т, Г и Ц называются *комплементарными*. В результате у всякого организма число адениновых нуклеотидов равно числу тимидиловых, а число гуаниловых — числу цитидиловых. Эта закономерность получила название «правило Чаргаффа». Благодаря этому свойству последовательность нуклеотидов в одной цепи определяет их последовательность в другой. Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов называется *комплементарностью*, и это свойство лежит в основе образования новых молекул ДНК на базе исходной молекулы (репликация; см. вопрос 15).

Цепи в молекуле ДНК противоположно направлены, т.е., если одна цепь имеет направление от 3'-конца к 5'-концу, то в другой цепи 3'-концу соответствует 5'-конец и наоборот. Это свойство биспирали ДНК называется *антипараллельностью*.

Впервые модель молекулы ДНК была предложена в 1953 г. американским ученым Дж. Уотсоном и англичанином Ф. Криком на основе данных Э. Чаргаффа о соотношении пуриновых и пиримидиновых оснований молекул ДНК и результатов рентгеноструктурного анализа, полученных М. Уилкинсом и Р. Франклином. За разработку двухспиральной модели молекулы ДНК Уотсон, Крик и Уилкинс были удостоены в 1962 г. Нобелевской премии.

ДНК — самые крупные биологические молекулы. Их длина составляет от 0,25 мкм — у некоторых бактерий до 40 мкм —

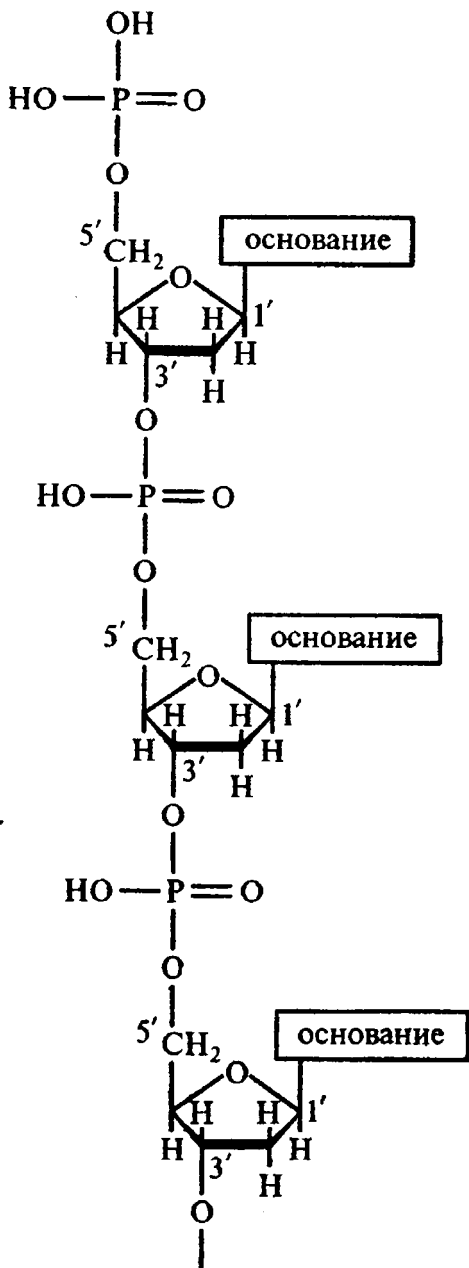


Рисунок 3. Фрагмент одной из полинуклеотидных цепей ДНК (где 5'-углерод и фосфатная группа — начало цепи)

у человека. Это значительно больше самой крупной молекулы белка, которая в развернутом виде достигает не более 100—200 нм. Масса молекулы ДНК составляет $6 \cdot 10^{-12}$ г.

Диаметр молекулы ДНК — 2 нм, шаг спирали — 3,4 нм; каждый виток спирали содержит 10 пар нуклеотидов. Спиральная структура поддерживается многочисленными водородными связями, возникающими между комплементарными азотистыми основаниями, и гидрофобными взаимодействиями. Молекулы ДНК эукариотических организмов линейны. У прокариот ДНК, напротив, замкнута в кольцо и не имеет ни 3'-, ни 5'-концов.

Подобно белкам при изменении условий ДНК может подвергаться денатурации, которая называется плавлением. При постепенном возврате к нормальным условиям ДНК ренатурирует.

Функции ДНК. Функцией ДНК является хранение, передача и воспроизведение в ряду поколений генетической информации. В ДНК любой клетки закодирована информация о всех белках данного организма, о том, какие белки и в какой последовательности будут синтезироваться.

РНК

Строение молекул РНК во многом сходно со строением молекул ДНК. Однако имеется и ряд существенных отличий. В молекуле РНК вместо дезоксирибозы в состав нуклеотидов входит рибоза. Вместо тимидилового нуклеотида (Т) входит уридилловый (У). Главное отличие от ДНК состоит в том, что молекула РНК представляет собой одну цепь. Однако ее нуклеотиды способны образовывать водородные связи между собой (например, в молекулах тРНК, рРНК), но в этом случае речь идет о внутрицепочечном соединении комплементарных нуклеотидов.

Цепочки РНК значительно короче ДНК.

Виды РНК.

В клетке существует несколько видов РНК, которые различаются по величине молекул, структуре, расположению в клетке и функциям.

Информационная (матричная) РНК — мРНК — наиболее разнородная по размерам и структуре, представляет собой незамкнутую полинуклеотидную цепь. Она синтезируется в

ядре при участии фермента РНК-полимеразы по принципу комплементарности на участке ДНК, отвечающем за кодирование данного белка. мРНК выполняет важнейшую функцию в клетке. Она служит в качестве матриц для синтеза белков, передавая информацию об их структуре с молекул ДНК. Каждый белок клетки кодируется специфичной ему мРНК.

Рибосомная РНК — рРНК. Это одноцепочечные нуклеиновые кислоты, которые в комплексе с белками образуют рибосомы — органеллы, на которых происходит синтез белка. Информация о структуре рРНК закодирована в участках ДНК, расположенных в области вторичной перетяжки хромосом. На долю рРНК приходится 80 % всей РНК клетки, поскольку клетки содержат большое количество рибосом. рРНК обладают сложной вторичной и третичной структурой, образуя петли на комплементарных участках, что приводит к самоорганизации этих молекул в сложное по форме тело. В состав рибосом входят 3 типа рРНК — у прокариот и 4 типа рРНК — у эукариот.

Транспортная (трансферная) РНК — тРНК. Молекула тРНК состоит в среднем из 80 нуклеотидов. Содержание тРНК в клетке — около 15 % всей РНК. Функция тРНК — перенос аминокислот к месту синтеза белка и участие в процессе трансляции (см. вопрос 25). Число различных типов тРНК в клетке невелико (около 40). Все они имеют сходную пространственную организацию. Благодаря внутрицепочечным водородным связям молекула тРНК приобретает характерную вторичную структуру, называемую *клеверным листом*.

Трехмерная же модель тРНК выглядит несколько иначе. В тРНК выделяют четыре петли: акцепторную (служит местом присоединения аминокислоты), антикодонную (узнает кодон в мРНК в процессе трансляции; см. вопрос 25), две боковые.



14

Каковы химическое строение, свойства и роль АТФ в клетке?

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) содержится в каждой клетке в растворимой фракции цитоплазмы, митохондриях, хлоропластах и ядрах. Она является универсальным источником энергии в клетке. С помощью АТФ клетка

осуществляет синтез веществ, их активный транспорт, бие-ние жгутиков и ресничек и т.д.

Молекула АТФ представляет собой нуклеотид, образованный азотистым основанием аденином, пятиуглеродным сахаром рибозой и тремя остатками фосфорной кислоты. Фосфатные группы в молекуле АТФ соединены между собой высокоэнергетическими (макроэргическими) связями (в формуле обозначены символом ~) (рис. 4).

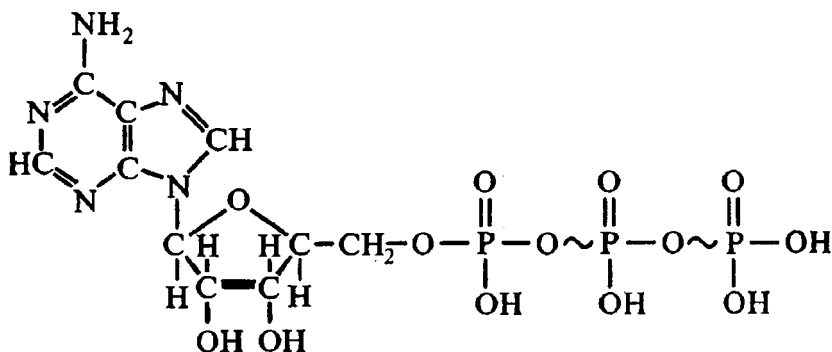
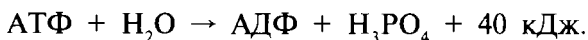
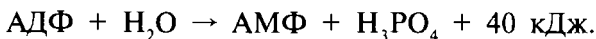


Рисунок 4. Структура АТФ

Связи между фосфатными группами не очень прочные, и при их разрыве выделяется большое количество энергии. В результате гидролитического отщепления от АТФ фосфатной группы образуется аденозиндифосфорная кислота (АДФ) и высвобождается порция энергии:



АДФ также может подвергаться дальнейшему гидролизу с отщеплением еще одной фосфатной группы и выделением второй порции энергии; при этом АДФ преобразуется в аденозинмонофосфорную кислоту (АМФ), которая далее не гидролизуется:



АТФ образуется из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии, освобождающейся при окислении органических веществ и в процессе фотосинтеза. Этот процесс называется фосфорилированием. При этом должно быть затрачено

не менее 40 кДж/моль АТФ, которая аккумулируется в ее макроэргических связях:



АТФ чрезвычайно быстро обновляется. У человека, например, каждая молекула АТФ расщепляется и вновь восстанавливается 2400 раз в сутки, так что средняя продолжительность жизни менее 1 мин. Синтез АТФ осуществляется главным образом в митохондриях и хлоропластах (частично в цитоплазме). Образовавшаяся здесь АТФ направляется в те участки клетки, где возникает потребность в энергии.



15

Что такое репликация молекул ДНК и как она осуществляется?

Репликация — это процесс самоудвоения молекул ДНК при участии ферментов. Репликация осуществляется перед каждым клеточным делением. Она начинается с раскручивания спирали ДНК в S-периоде интерфазы под действием фермента ДНК-полимеразы. На каждой из цепей, образовавшихся после разрыва водородных связей, синтезируется по принципу комплементарности и антипараллельности дочерняя цепь ДНК. Причем одна из новых цепей синтезируется сплошной, а вторая — в виде коротких фрагментов, которые затем сшиваются специальным ферментом — ДНК-лигазой.

Таким образом, каждая полинуклеотидная цепь выполняет роль *матрицы* для новой комплементарной цепи. В каждой из 2-х молекул ДНК одна цепь остается от родительской молекулы, а другая является вновь синтезированной. Такой принцип репликации назван полуконсервативным.

Биологический смысл репликации заключается в точной передаче наследственной информации от материнской клетки к дочерним, что и происходит при делении соматических клеток.

Самая важная особенность репликации ДНК — ее высокая точность.

Если при репликации ДНК последовательность нуклеотидов в ее молекуле нарушается в силу каких-либо причин, то в большинстве случаев эти повреждения устраняются клеткой самостоятельно. Исправление нарушений последовательности

нуклеотидов в молекуле ДНК называется *репарацией*. Изменение происходит обычно в одной из цепей ДНК. Вторая цепь остается неизменной. Поврежденный участок первой цепи вырезается с помощью ферментов — ДНК-репарирующих нуклеаз. Другой фермент — ДНК-полимераза — копирует информацию с неповрежденной цепи, вставляя необходимые нуклеотиды в поврежденную цепь. Затем ДНК-лигаза сшивает вставленный участок с цепью ДНК. В итоге поврежденная молекула восстанавливается.

Однако бывают случаи, когда пропускается несколько нуклеотидов, или вставляется несколько лишних, или один нуклеотид вставляется вместо другого, например, Ц вместо Т или А вместо Г. Такие изменения последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК являются мутациями. Их воспроизведение в последующих поколениях клеток может приводить к патологии.



16

Каковы основные черты строения эукариотической клетки?

Все живые организмы можно разделить на две основные группы: прокариоты и эукариоты. Эти термины происходят от греческого слова *карион*, означающего ядро. Прокариоты — ядерные организмы, не имеют оформленного ядра. Эукариоты содержат оформленное ядро. К прокариотам относятся бактерии, цианобактерии, миксомицеты, риккетсии и др. организмы; эукариотами являются грибы, растения, протисты и животные. Клетки всех эукариот имеют сходное строение. Они состоят из *цитоплазмы и ядра*, которые вместе представляют собой живое содержимое клетки — *протопласт*. Цитоплазма представляет собой полужидкое *основное вещество*, или *гиалоплазму*, вместе с погруженными в нее внутриклеточными структурами — органеллами, выполняющими различные функции (табл. 2). С внешней стороны цитоплазма окружена плазматической мембраной. Растительные и грибные клетки имеют также жесткую клеточную оболочку. В цитоплазме клеток растений и грибов имеются вакуоли — пузырьки, заполненные водой и растворенными в ней различными веществами. Кроме того, в клетке могут находиться включения — запасные питательные вещества или конечные продукты обмена.

Строение эукариотической клетки

Структура	Особенности организации	Функции
1	2	3
Плазматическая мембрана (плазмалемма)	Двойной слой липидов и погруженные в него белки	Избирательно регулирует обмен веществ между клеткой и внешней средой. Обеспечивает контакт между соседними клетками
Ядро	Имеет двумембранную оболочку, содержит ДНК	Хранение и передача дочерним клеткам генетической информации. Регулирует клеточную активность
Митохондрии.	Окружена двумембранной оболочкой; внутренняя мембрана образует складки — кристы. Содержит кольцевую ДНК, рибосомы, множество ферментов	Осуществление кислородного этапа клеточного дыхания (синтез АТФ)
Пластиды. Содержатся в растительной клетке, клетках некоторых протистов	Двумембранная структура. Производные внутренней мембраны — тилакоиды (содержат хлорофилл в хлоропластах)	Фотосинтез, запасание питательных веществ
Эндоплазматический ретикулум (ЭР)	Система уплощенных мембранных мешочков — цистерн, полостей, трубочек	На шероховатом ЭР расположены рибосомы. В его цистернах изолируются и дозревают синтезированные белки. Транспорт синтезированных белков. На мембранах гладкого ЭР осуществляется синтез липидов и стероидов. Синтез мембран
Комплекс Гольджи (КГ)	Система плоских одномембранных, ампулярно расширенных на концах цистерн и пузырьков, отщепляющихся или присоединяющихся к цистернам	Накопление, преобразование белков и липидов, синтез полисахаридов. Образование секреторных пузырьков, выведение веществ за пределы клетки. Образование лизосом

Таблица 2 (окончание)

1	2	3
Лизосомы	Одномембранные пузырьки, содержащие гидролитические ферменты	Внутриклеточное переваривание, расщепление поврежденных органелл, отмерших клеток, органов
Рибосомы	Две субъединицы (большая и малая), состоящие из рРНК и белков	Сборка белковых молекул
Центриоли	Система микротрубочек (9x3), построенных из белковых субъединиц	Центры организации микротрубочек (участвуют в образовании цитоскелета, веретена деления клетки, ресничек и жгутиков)



17

Каковы особенности строения прокариот в сравнении с эукариотами?

Таблица 3

Сравнительная характеристика
эукариотических и прокариотических клеток

Клеточные структуры	Эукариотическая клетка	Прокариотическая клетка
1	2	3
Протопласт	Есть	Есть
Цитоплазматическая мембрана	Есть	Есть; впячивания мембраны образуют мезосомы
Ядро	Имеет двумембранную оболочку, содержит одно или несколько ядрышек	Нет; имеется эквивалент ядра — нуклеоид — часть цитоплазмы, где содержится ДНК, не окруженная мембраной
Генетический материал	Линейные молекулы ДНК, связанные с белками	Кольцевые молекулы ДНК
ЭР, КГ, лизосомы, митохондрии, пластиды	Есть	Нет

1	2	3
Центриоли, микротрубочки, микрофиламенты	Есть	Нет
Жгутики	Если есть, то состоят из микротрубочек, окруженных цитоплазматической мембраной	Если есть, то не содержат микротрубочек и не окружены цитоплазматической мембраной
Клеточная стенка	Есть у растений (прочность придает целлюлоза) и грибов (прочность придает хитин)	Есть (прочность придает пептидогликан)
Капсула или слизистый слой	Нет	Есть у некоторых бактерий



18

Каково строение биологических мембран в связи с выполняемыми функциями?

Плазматическая мембрана, или плазмалемма, — наиболее постоянная, основная, универсальная для всех клеток система поверхностного аппарата. Она представляет собой тончайшую (10 нм) пленку, покрывающую всю клетку. Плазмалемма состоит из молекул липидов (фосфолипидов, сфинголипидов, холестерина) и белков (рис. 5). Эти молекулы удерживаются с помощью гидрофильно-гидрофобных взаимодействий.

Молекулы липидов расположены в два ряда — гидрофобными концами внутрь, гидрофильными головками к внутренней и внешней водной среде. В отдельных местах бислоем липидов пронизан белковыми молекулами, образуя поры, через которые проходят водорастворимые вещества. Другие белковые молекулы пронизывают бислоем липидов наполовину с одной или другой стороны. На поверхности мембран эукариотических клеток имеются периферические белки. В состав плазматической мембраны эукариотических клеток входят также полисахариды. Их короткие, сильно разветвленные

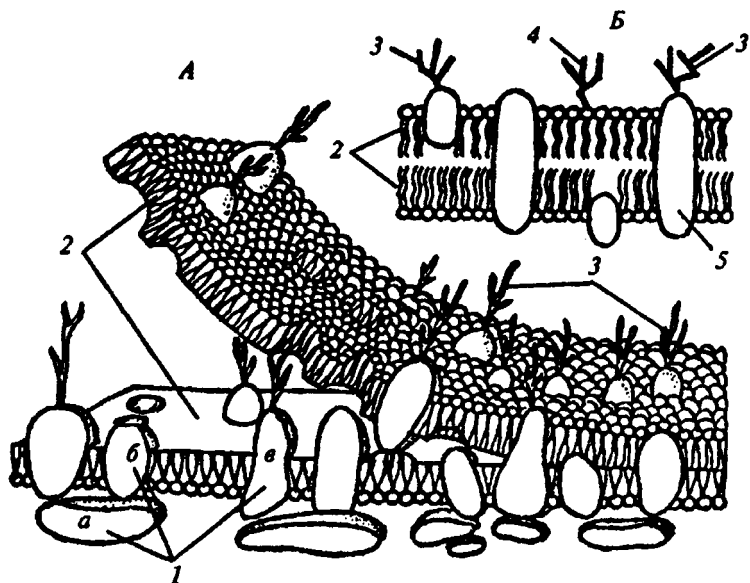


Рисунок 5. Схема строения плазматической мембраны: А — трехмерная модель; Б — плоскостное изображение: 1 — белки, прилегающие к липидному слою (а), погруженные в него (5) или пронизывающие его насквозь (в); 2 — слои молекул липидов; 3 — гликопротеиды; 4 — гликолипиды; 5 — гидрофильный канал, функционирующий как пора

молекулы ковалентно связаны с белками (образуя гликопротеины) или липидами (образуя гликолипиды). Содержание полисахаридов в мембранах составляет 2—10 % по массе. Полисахаридный слой толщиной 10—20 нм, покрывающий сверху плазмалемму животных клеток, получил название *гликокаликс*.

Все клеточные мембраны представляют собой подвижные текучие структуры: поскольку молекулы липидов и белков не связаны между собой ковалентными связями, они способны достаточно быстро перемещаться в плоскости мембраны.

Мембраны — структуры очень динамичные. Они быстро восстанавливаются после повреждения, а также растягиваются и сжимаются при клеточных движениях. Мембраны разных типов клеток существенно различаются как по химическому составу, так и по относительному содержанию в них белков, гликопротеинов, липидов и, следовательно, по характеру имеющихся в них рецепторов. В связи с этим каждый

тип клеток характеризуется индивидуальностью, которая определяется в основном *гликопротеинами*. Разветвленные цепи гликопротеинов, выступающие из клеточной мембраны, участвуют в *распознавании факторов* внешней среды, а также во взаимном узнавании родственных клеток. Например, яйцеклетка и сперматозоид узнают друг друга по гликопротеинам клеточной поверхности, которые подходят друг к другу как отдельные элементы цельной структуры. Такое взаимное узнавание — необходимый этап, предшествующий оплодотворению. Подобное явление наблюдается в процессе дифференцировки тканей. В этом случае сходные по строению клетки с помощью распознающих участков плазмалеммы правильно ориентируются по отношению друг к другу, обеспечивая тем самым их сцепление и образование тканей. С распознаванием связана и *регуляция транспорта* молекул и ионов через мембрану, а также иммунологический ответ, в котором гликопротеины играют роль антигенов. Сахара, таким образом, могут функционировать как информационные молекулы (подобно белкам и нуклеиновым кислотам). В мембранах содержатся также специфические рецепторы, переносчики электронов, преобразователи энергии, ферментные белки. Белки участвуют в обеспечении транспорта определенных молекул внутрь клетки или из нее, осуществляют структурную связь цитоскелета с клеточными мембранами, служат в качестве рецепторов для получения и преобразования химических сигналов из окружающей среды.

Важнейшим свойством мембраны является *избирательная проницаемость*. Это означает, что молекулы и ионы проходят через нее с различной скоростью, и чем больше размер молекул, тем меньше скорость прохождения их через мембрану. Плазматическая мембрана функционирует как *осмотический барьер*. Максимальной проникающей способностью обладает вода и растворенные в ней газы; значительно медленнее проходят сквозь мембрану ионы. Диффузия воды через мембрану называется *осмосом*.

Существует несколько механизмов транспорта веществ через мембрану.

Диффузия — проникновение веществ через мембрану из области, где их концентрация выше, в область, где их концентрация ниже. Диффузный транспорт веществ

осуществляется при участии белков мембраны, в которых имеются молекулярные поры (вода, ионы), либо при участии липидной фазы (для жирорастворимых веществ).

Облегченная диффузия — специальные мембранные белки-переносчики избирательно связываются с тем или иным ионом или молекулой и переносят их через мембрану.

Активный транспорт. Этот механизм сопряжен с затратами энергии и служит для переноса веществ против их градиента концентрации. Он осуществляется специальными белками-переносчиками, образующими так называемые *ионные насосы*. Наиболее изученным является Na^+/K^+ -насос в клетках животных, активно выкачивающий ионы Na^+ наружу, поглощая при этом ионы K^+ . Благодаря этому в клетке поддерживается большая концентрация K^+ и меньшая Na^+ , чем в окружающей среде. На этот процесс затрачивается энергия АТФ.

В результате активного транспорта с помощью мембранного насоса происходит также регуляция в клетке концентрации Mg^{2+} и Ca^{2+} .

В сочетании с активным транспортом ионов в клетку через цитоплазматическую мембрану проникают различные сахара, нуклеотиды, аминокислоты.

Макромолекулы, такие как белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липопротеидные комплексы и др., сквозь клеточные мембраны, в отличие от ионов и небольших молекул проходят через специальные поровые комплексы, встроенные в мембрану, а также посредством *эндоцитоза*. При эндоцитозе определенный участок плазмалеммы захватывает, как бы обволакивает внеклеточный материал, заключая его в мембранную вакуоль, возникшую за счет впячивания мембраны. В дальнейшем такая вакуоль соединяется с лизосомой, ферменты которой расщепляют макромолекулы до мономеров.

Эндоцитоз разделяют на фагоцитоз (захват и поглощение твердых частиц) и пиноцитоз (поглощение жидкости). Путем эндоцитоза осуществляется питание гетеротрофных протистов, защитные реакции организмов (лейкоциты поглощают чужеродные частицы) и др.

Процесс, обратный эндоцитозу, — *экзоцитоз* (экзо — наружу). Благодаря ему клетка выводит внутриклеточные продукты или непереваренные остатки, заключенные в вакуоли. Пузырек

подходит к цитоплазматической мембране, сливается с ней, а его содержимое выводится в окружающую среду. Так выделяются пищеварительные ферменты, гормоны, гемицеллюлоза и др.

Биологические мембраны как основные структурные элементы клетки отграничивают большинство ее органелл. Они служат не просто физическими границами, а представляют собой динамичные функциональные поверхности. На мембранах органелл осуществляются многочисленные биохимические процессы, такие как активное поглощение веществ, преобразование энергии, синтез АТФ и др.

Таким образом, биологические мембраны выполняют следующие функции:

1) отграничение содержимого клетки от внешней среды и содержимого органелл от гиалоплазмы;

2) транспорт веществ в клетку и из нее, из гиалоплазмы в органеллы и наоборот;

3) получение и преобразование сигналов из окружающей среды, узнавание веществ, клеток и т.д. (рецепторная функция);

4) обеспечение примембранных химических процессов (каталитическая функция);

5) преобразование энергии.



19 Что такое гиалоплазма и как она организована?

Цитоплазма эукариотических клеток состоит из полужидкого содержимого и органелл. Основное полужидкое вещество цитоплазмы называют гиалоплазмой (от греч. хялос — стекло), или матриксом. Гиалоплазма является важной частью клетки, ее внутренней средой.

Она представляет собой сложную коллоидную систему, которая образована белками, нуклеиновыми кислотами, углеводами, водой и другими веществами.

В гиалоплазме в растворенном состоянии содержится большое количество аминокислот, нуклеотидов и других строительных блоков биополимеров, а также множество промежуточных продуктов, возникающих при синтезе и распаде макромолекул.

Гиалоплазма содержит большое количество ионов неорганических соединений, таких как Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^{2-} и др.

Несмотря на то, что в электронном микроскопе гиалоплазма выглядит гомогенным веществом, она не является однородной.

Гиалоплазма состоит из двух фаз — жидкой и твердой. Жидкая фаза представляет собой коллоидный раствор различных белков и других веществ. В жидкой фазе содержится система тонких белковых нитей (~2 нм толщиной), пересекающих цитоплазму в различных направлениях — *микротрабекулярная система* (рис. 6).

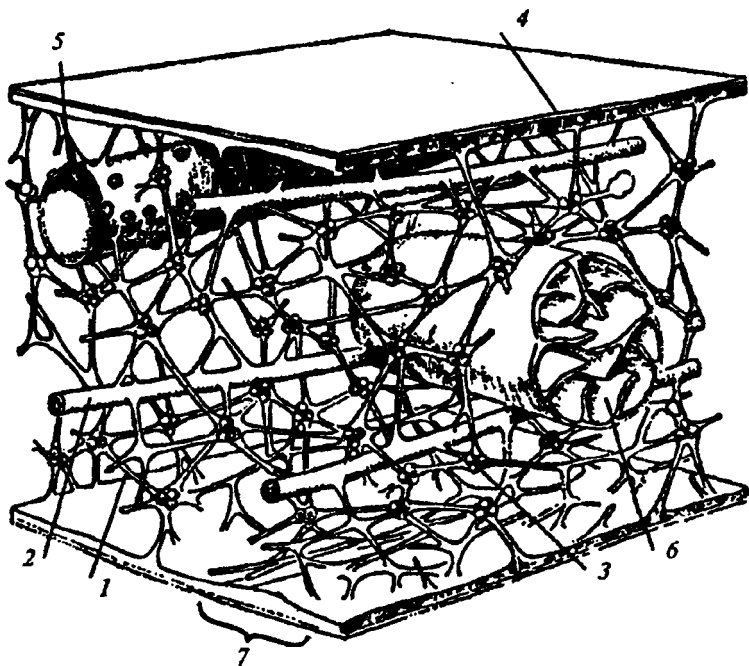


Рисунок 6. Цитоскелет: 1 — микротрабекулы; 2 — микротрубочка; 3 — полисомы; 4 — клеточная мембрана; 5 — эндоплазматический ретикулум; 6 — митохондрия; 7 — микрофиламенты

Микротрабекулярная система связывает все внутриклеточные структуры клетки: мембранные органеллы, различные фибриллярные и трубчатые структуры. В местах пересечения или соединения концов трабекул располагаются группы рибосом.

Вместе с трубчатыми (микротрубочки) и фибриллярными (микрофиламенты) структурами микротрабекулярная система образует внутриклеточный *цитоплазматический скелет* (*цитоскелет*, см. рис. 6). Цитоскелет способствует упорядоченному размещению всех структурных компонентов клетки. Микротрубочки обеспечивают определенную форму клетки и отвечают за направленное движение клеточных структур.

Микротрабекулярная система очень динамична. В определенных участках клетки ее нити могут легко распадаться на отдельные молекулы белка, которые переходят в раствор и изменяют физические свойства гиалоплазмы (изменяется агрегатное состояние отдельных участков цитоплазмы с жидкого на гелеобразное, и наоборот; при этом изменяется ее вязкость и текучесть). Это происходит при изменении внешних и внутренних условий.

С распадом и сборкой микротрабекул связывают также движение цитоплазмы, которое имеет очень важное значение в перемещении веществ и структурных элементов клетки.

Микротрубочки представляют собой полые неразветвленные цилиндры. Внешний диаметр их не превышает 30 нм; толщина стенки микротрубочки составляет около 5 нм. В длину они могут достигать нескольких микрометров. Микротрубочки состоят из глобулярных белков тубулинов; одна субъединица микротрубочки образована двумя молекулами. Субъединицы укладываются в спираль в присутствии ионов Mg^{2+} , АТФ, ГТФ в кислой среде. Полимеризация субъединиц в спираль (образование микротрубочек) начинается на центрах организации микротрубочек. Такими центрами могут выступать центриоли, базальные тельца ресничек и жгутиков и кинетохоры хромосом. Разборка микротрубочек происходит при наличии ионов Ca^{2+} или в присутствии некоторых веществ (например, колхицина).

Микротрубочки вместе с микротрабекулярной системой выполняют опорную функцию в клетке, придавая ей определенную форму (при обработке клеток колхицином происходит разрушение микротрубочек; животные клетки, например, лишенные такой внутренней опоры, приобретают шаровидную форму). Они также образуют веретено деления и обеспечивают расхождение хромосом к полюсам клетки. Перемещение хромосом (хроматид) осуществляется благодаря способности микротрубочек скользить одна по другой. Это

скольжение обеспечивается благодаря энергии АТФ. Одни микротрубочки (хромосомные) прикрепляются к хромосомам и скользят по другим микротрубочкам (полюсным), в результате чего хромосомы во время деления клетки растаскиваются к ее полюсам. Микротрубочки отвечают также за перемещение клеточных органелл, которые с помощью микротрубочек направляются в нужные места подобно тому, как поезд следует в определенном направлении по рельсам.

Микрофиламенты представляют собой тонкие нити, встречающиеся во всей цитоплазме клеток. Особенно много их в поверхностном слое цитоплазмы, в ложноножках подвижных клеток, где они, пересекаясь в разных направлениях, образуют густую сеть. Пучки микрофиламентов обнаруживаются в микроворсинках эпителия кишечника. Микрофиламенты образуются из белка актина, глобулярные молекулы которого полимеризуются в длинную тонкую фибриллу (толщиной 6 нм), состоящую из двух спирально закрученных вокруг друг друга нитей. В клетках содержание актина составляет 10—15 % от общего количества всех белков. В гиалоплазме обнаруживаются также нити другого важного белка — миозина, которые образуют вместе с актиновыми микрофиламентами комплекс, способный к сокращению при расщеплении АТФ. Взаимодействие актина и миозина лежит в основе сокращения мышц. Микрофиламенты актина взаимодействуют с микротрубочками поверхностного слоя цитоплазмы и с плазмалеммой, обеспечивая двигательную активность гиалоплазмы. Считается также, что они участвуют в эндоцитозе, в образовании перетяжки при делении клеток животных и обеспечении амебоидного движения.

Функции гиалоплазмы:

1. Является внутренней средой клетки, в которой происходят многие химические процессы.
2. Объединяет все клеточные структуры и обеспечивает химическое взаимодействие между ними.
3. Определяет местоположение органелл в клетке.
4. Обеспечивает внутриклеточный транспорт веществ и перемещение органелл (например, движение хлоропластов в растительных клетках).
5. Основное местонахождение и зона перемещения молекул АТФ.
6. Определяет форму клетки.



Все живые организмы характеризуются исключительно упорядоченным строением и совокупностью взаимосвязанных процессов. Это достигается воспроизведением необходимой информации в конкретное время и в конкретном месте. Информация о функционировании клетки закодирована в генах, совокупность которых представлена нуклеиновыми кислотами каждой клетки и составляет ее информационную систему. Информационным центром клетки, местом хранения и воспроизводства наследственной информации, которая определяет все признаки данной клетки и организма в целом, является ядро. Удаление ядра из клетки, как правило, ведет к ее быстрой гибели.

Ядро. Форма и размеры ядра очень изменчивы и зависят от вида организма, а также от типа, возраста и функционального состояния клетки.

Общий план строения ядра одинаков у всех клеток эукариот (рис. 7). Клеточное ядро состоит из ядерной оболочки, ядерного матрикса (нуклеоплазмы), хроматина и ядрышка (одного или нескольких). От цитоплазмы содержимое ядра отделено двойной мембраной или так называемой *ядерной оболочкой*. Наружная мембрана в некоторых местах переходит в каналы эндоплазматического ретикулума; к ней прикреплены рибосомы. Внутренняя мембрана рибосом не содержит.

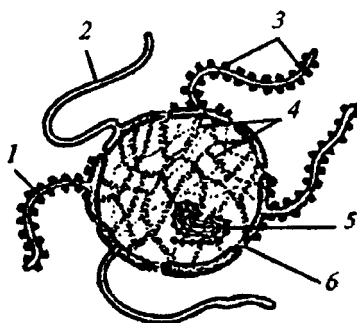


Рисунок 7. Схема строения ядра: 1, 2 — гранулярная и агранулярная эндоплазматическая сеть соответственно; 3 — рибосомы; 4 — хроматин; 5 — ядрышко; 6 — пора

Пространство между внешней и внутренней мембраной называется перинуклеарным. Ядерная оболочка пронизана множеством пор, диаметр которых около 90 нм.

В молодых клетках пор всегда больше, чем в старых. Благодаря наличию пор, обеспечивающих избирательную проницаемость, ядерная оболочка контролирует обмен веществ между ядром и цитоплазмой, например, выход в цитоплазму РНК и рибосомных субъединиц или поступление в ядро рибосомных белков, нуклеотидов и молекул, регулирующих активность ДНК.

После деления ядра в ходе деления клетки оболочки новых ядер собираются из цистерн эндоплазматического ретикулула и частично из фрагментов старой ядерной оболочки, распавшейся во время деления.

Содержимое ядра представляет собой гелеобразный матрикс, называемый *ядерным матриксом (нуклеоплазмой)*, в котором располагаются хроматин и одно или несколько ядерышек. Ядерный матрикс содержит примембранные и межхроматиновые белки, белки-ферменты, РНК, участки ДНК, а также различные ионы и нуклеотиды, находящиеся в виде истинного либо коллоидного раствора.

Наследственный материал клетки в зависимости от ее состояния может быть представлен **х р о м а т и н о м** или **х р о м о с о м а м и**.

Хроматин на окрашенных препаратах клетки представляет собой сеть тонких тяжей (фибрилл), мелких гранул или глыбок. Основу хроматина составляют нуклеопротеиды — длинные нитевидные молекулы ДНК (около 40 %), соединенные со специфическими белками — гистонами (40 %). В состав хроматина входят также РНК, кислые белки, липиды и минеральные вещества (ионы Ca^{2+} и Mg^{2+}), а также фермент ДНК-полимераза, необходимый для репликации ДНК. В процессе деления ядра нуклеопротеиды укорачиваются и уплотняются — спирализуются в хромосомы. Как правило, хромосомы имеют первичную перетяжку — *центромеру*, которая делит хромосому на два плеча. В области центромеры расположено небольшое фибриллярное тельце — *кинетохор*, который регулирует движение хромосом при клеточном делении: к нему прикрепляются нити веретена деления, разводящие хромосомы к полюсам. Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку, не связанную с прикреплением нитей

веретена. Этот участок хромосомы контролирует синтез ядрышка (ядрышковый организатор).

Ядрышки — это округлые, сильно уплотненные, не ограниченные мембраной участки ядра диаметром 1—2 мкм и больше. Форма, размеры и количество ядрышек зависят от функционального состояния ядра: чем крупнее ядрышко, тем выше его активность.

В состав ядрышек входят около 80 % белка, 10—15 % РНК, 2—12 % ДНК. Во время деления ядра ядрышки разрушаются. В конце деления ядрышки вновь формируются вокруг определенных участков хромосом, называемых *ядрышковыми организаторами*. В ядрышковых организаторах локализованы гены рибосомной РНК. Здесь происходит синтез рибосомных РНК, объединение их с белками и образование субъединиц рибосом. Последние через поры в ядерной оболочке переходят в цитоплазму, где во время синтеза белка из субъединиц возникают рибосомы.

Большинство клеток имеют одно ядро, изредка встречаются двухъядерные (клетки печени) и многоядерные (водоросли, грибы, млечные сосуды растений, поперечнополосатые мышцы). Некоторые клетки в зрелом состоянии не имеют ядра, например, эритроциты млекопитающих и клетки ситовидных трубок у цветковых растений.



21 Что такое обмен веществ?

Обязательным условием существования любого организма является постоянный приток питательных веществ и постоянное выделение конечных продуктов химических реакций, происходящих в клетках организма.

Поступившие в организм в ходе питания органические вещества (или синтезированные в ходе фотосинтеза) расщепляются ферментами на строительные блоки — мономеры и направляются во все клетки организма. Часть молекул этих веществ расходуется на синтез специфических органических веществ, присущих данному организму. В клетках синтезируются белки, липиды, углеводы, нуклеиновые кислоты и другие вещества, которые выполняют

различные функции (строительную, каталитическую, регуляторную, защитную и т.д.).

Другая часть низкомолекулярных органических соединений, поступивших в клетки, идет на образование АТФ, в молекулах которой заключена энергия, доступная непосредственно для выполнения работы.

В ходе превращения веществ в клетках организма образуются конечные продукты обмена, которые могут быть токсичными для организма и поэтому выводятся из него (например, аммиак). Таким образом, все живые организмы постоянно потребляют из окружающей среды определенные вещества, преобразуют их и выделяют в среду конечные продукты.

Совокупность химических реакций, происходящих в организме, называется обменом веществ, или метаболизмом. В зависимости от общей направленности процессов выделяют катаболизм и анаболизм.

Катаболизм (диссимиляция) — совокупность реакций, приводящих к образованию простых соединений из более сложных. К катаболическим относят, например, реакции гидролиза полимеров до мономеров и расщепление последних до углекислого газа, воды, аммиака, а также реакции энергетического обмена, в ходе которого происходит окисление органических веществ и синтез АТФ.

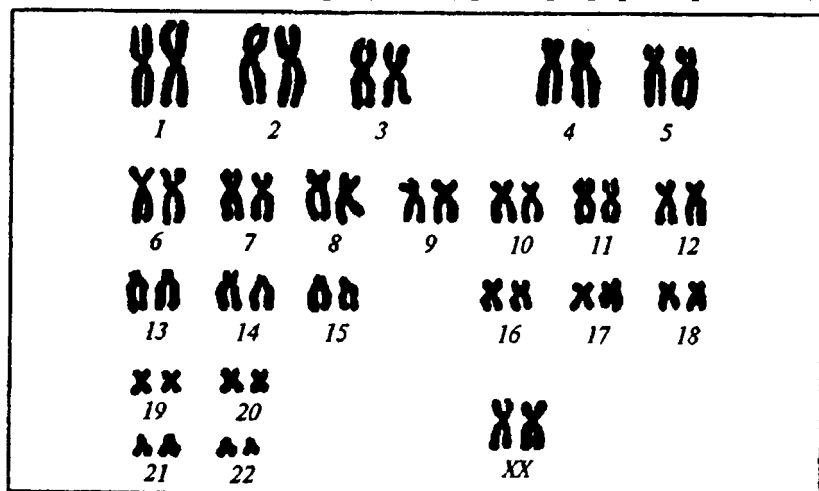
Анаболизм (ассимиляция) — совокупность реакций синтеза сложных органических веществ из более простых. Например, фиксация азота и биосинтез белка, синтез углеводов из углекислого газа и воды в ходе фотосинтеза, синтез полисахаридов, липидов, нуклеотидов, ДНК, РНК и других веществ.

Синтез веществ в клетках живых организмов часто обозначают понятием *пластический обмен*, а расщепление веществ и их окисление с целью синтеза АТФ — *энергетический обмен*. Пластический и энергетический обмены составляют основу жизнедеятельности любой клетки, а следовательно, и любого организма, и тесно связаны между собой. С одной стороны, все реакции пластического обмена нуждаются в затрате энергии. С другой — для осуществления реакций энергетического обмена необходим постоянный синтез ферментов, так как продолжительность их жизни невелика. Кроме того, вещества, используемые для дыхания, образуются в ходе пластического обмена (например, в процессе фотосинтеза).

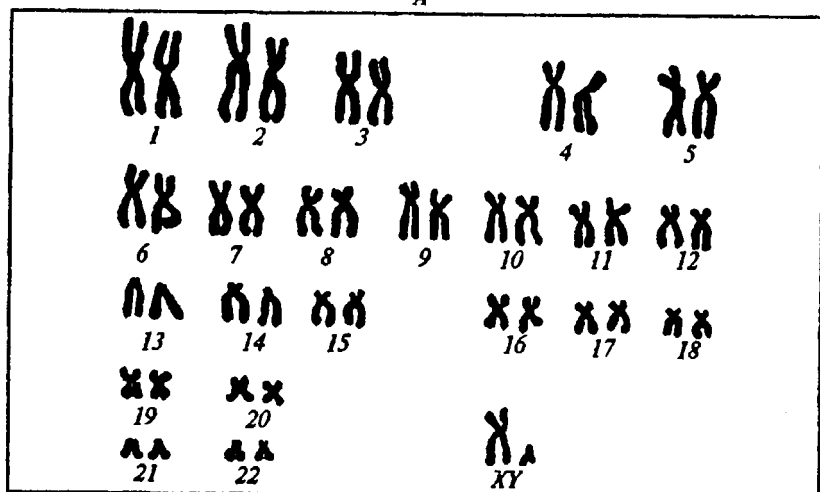


22 Что такое кариотип?

Всем клеткам живого организма свойственны определенное число, размеры и форма хромосом. Совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма хромосом),



A



B

Рисунок 8. Хромосомный набор человека (кариотип): А — женщины; Б — мужчины. Цифрами обозначены номера хромосом по принятой классификации в зависимости от формы и размера; X — X-хромосома; Y — Y-хромосома

характерных для того или иного вида живых организмов, называется *кариотипом*. Постоянство кариотипа поддерживается закономерностями митоза и мейоза. Обычно описание кариотипа проводится на стадии метафазы и сопровождается подсчетом числа хромосом, морфометрией, идентификацией центромеры и т.д.

Соматические клетки большинства организмов содержат двойное число хромосом (*диплоидный набор*), обозначаемое $2n$. Парные хромосомы, т.е. одинаковые по форме, структуре и размерам, но имеющие разное происхождение (одна из них материнская, другая отцовская), являются *гомологичными* (рис. 8).

Число хромосом в зрелых половых клетках называют *гаплоидным* и обозначают латинской буквой n . Количество хромосом в кариотипе не связано с уровнем организации живых организмов: примитивные формы могут иметь большее число хромосом, чем высокоорганизованные, и наоборот. Например, клетки радиолярий содержат 1000—1600 хромосом, а клетки шимпанзе — всего 48. Однако следует помнить, что все клетки организмов одного вида имеют одинаковое количество хромосом, т.е. для них характерна видовая специфичность кариотипа. В клетках человека диплоидный набор составляет 46 хромосом (это 44 аутосомы и 2 половые хромосомы: XX у женщин и XY у мужчин); лошади — 64, коровы — 60, собаки — 78, мухи домашней — 12, плодовой мушки дрозофилы — 8, картофеля — 48, томата — 24, пшеницы мягкой — 42, кукурузы — 20. Однако клетки разных тканей даже одного организма в зависимости от выполняемой функции могут иногда содержать разное число хромосом. Так, например, в клетках печени животных бывает разное число наборов хромосом ($4n$, $8n$). По этой причине понятия «кариотип» и «хромосомный набор» не совсем идентичны.



23 Что такое генетический код и каковы его свойства?

Все морфологические, анатомические и функциональные особенности любой живой клетки и организма в целом определяются структурой специфических белков, входящих в

состав клеток. Способность к синтезу только строго определенных белков является наследственным свойством организмов. Последовательность расположения аминокислот в полипептидной цепочке — первичная структура белка, от которой зависят и его биологические свойства, определяется последовательностью нуклеотидов в молекулах ДНК. Последняя и является хранителем наследственной информации в клетках.

Последовательность нуклеотидов в полинуклеотидной цепи ДНК очень специфична для каждой клетки и представляет собой *генетический код*, посредством которого записана информация о синтезе определенных белков. Это значит, что в ДНК каждое сообщение закодировано специфической последовательностью из четырех знаков — А, Г, Т, Ц, подобно тому, как письменное сообщение кодируется знаками (буквами) алфавита или азбуки Морзе. Генетический код является *триплетным*, т.е. каждая аминокислота кодируется известным сочетанием из трех расположенных рядом нуклеотидов, называемых *кодоном*. Нетрудно подсчитать, что число возможных комбинаций из четырех нуклеотидов по три составит 64.

Выяснилось, что код является *множественным*, или «вырожденным», т.е. одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими кодонами-триплетами (от 2 до 6), в то время как каждый триплет кодирует только одну аминокислоту, например, на языке матричной РНК:

фенилаланин — УУУ, УУЦ;
изолейцин — АУУ, АУЦ, АУА;
пролин — ЦЦУ, ЦЦЦ, ЦЦА, ЦЦГ;
серин — УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ.

Помимо этого код является *неперекрывающимся*, т.е. один и тот же нуклеотид не может входить одновременно в состав двух соседних триплетов. И наконец, этот код не имеет знаков препинания. Это означает, что если произойдет выпадение одного нуклеотида, то при считывании его место займет ближайший нуклеотид из соседнего кодона, из-за чего изменится весь порядок считывания. Поэтому правильное считывание кода с информационной РНК обеспечивается только в том случае, если он считывается со строго

определенного пункта. Стартовыми кодонами в молекуле иРНК являются триплеты АУГ и ГУГ.

Нуклеотидный код универсален для всех живых организмов и вирусов: *одинаковые триплеты кодируют одинаковые аминокислоты*. Это открытие представляет собой серьезный шаг на пути к более глубокому познанию сущности живой материи, ибо универсальность генетического кода свидетельствует о единстве происхождения всех живых организмов. К настоящему времени расшифрованы триплеты для всех 20 аминокислот, входящих в состав природных белков. Следовательно, зная порядок расположения триплетов в молекуле ДНК (генетический код), можно установить порядок расположения аминокислот в белке.

В одной молекуле ДНК может быть закодирована последовательность аминокислот для многих белков. Функциональный отрезок молекулы ДНК, несущий в себе информацию о структуре одного полипептида или молекулы РНК, называется *геном*. Различают структурные гены, в которых закодирована информация для синтеза структурных и ферментных белков, и гены с информацией для синтеза тРНК, рРНК и др.



24 Что такое транскрипция?

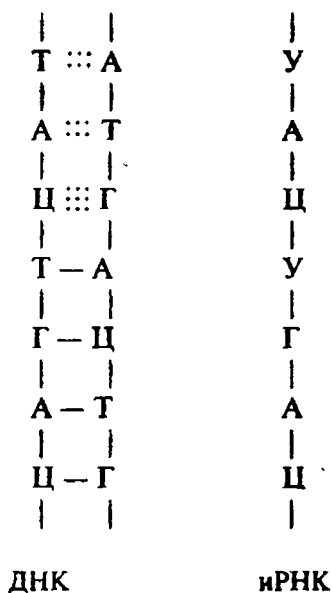
Структура молекулы белка закодирована в ДНК, которая непосредственного участия в синтезе белковых молекул не принимает. Она служит лишь матрицей для синтеза иРНК.

Процесс биосинтеза белка осуществляется на рибосомах, расположенных в цитоплазме. Следовательно, для передачи генетической информации с ДНК к месту синтеза белка требуется посредник. Таким посредником и является иРНК, которая на основе принципа комплементарности синтезируется на одной из цепей молекулы ДНК. Процесс этот получил название *транскрипции*, или переписывания.

Транскрипция происходит не на всей молекуле ДНК одновременно, а лишь на небольшом ее участке, отвечающем определенному гену. При этом часть двойной спирали ДНК раскручивается. Водородные связи между азотистыми

основаниями на этом участке разрываются. На одной из цепей ДНК идет синтез иРНК. Вдоль этой цепи движется фермент РНК-полимераза, соединяя между собой нуклеотиды в растущую цепь иРНК.

Транскрипция может происходить одновременно на нескольких генах одной ДНК и на генах разных молекул ДНК. В результате образуется иРНК, последовательность нуклеотидов которой является комплементарной последовательности нуклеотидов матрицы — одного или группы расположенных рядом генов. Так, если в молекуле ДНК имеется азотистое основание цитозин, то в РНК — гуанин, и наоборот. В ДНК комплементарной парой является аденин — тимин, а в состав РНК вместо тимина входит урацил:



На специальных генах синтезируются и два других типа. РНК — тРНК и рРНК. Начало и конец синтеза всех типов РНК на матрице ДНК строго фиксирован специальными триплетами, которые контролируют запуск синтеза (инициирующие) и его остановку (терминирующие). Они выполняют функцию знаков препинания между генами.



Синтезированная в ядре иРНК отделяется от ДНК и через поры ядерной оболочки поступает в цитоплазму, где связывается с малой субъединицей рибосомы.

Рибосомы — это органоиды диаметром 17—25 нм, являющиеся местом синтеза белка из аминокислот. Они обнаружены в клетках всех организмов, в том числе прокариотических. В цитоплазме десятки тысяч рибосом располагаются свободно (одиночно или группами) или прикреплены к микротрабекулам, наружной поверхности мембраны ядра и эндоплазматического ретикулума. Они обнаружены также в митохондриях и хлоропластах. Каждая рибосома состоит из двух нуклеопротеидных субъединиц разной величины, формы и химического строения, удерживающихся вместе благодаря присутствию в них ионов магния.

С иРНК может связываться не одна рибосома, а последовательно около десятка, которые расположены одна за другой подобно жемчужинам на нитке, в виде так называемой *полисомы*. Образование полисом повышает эффективность функционирования тРНК за счет того, что одновременно синтезируется несколько полипептидных цепей.

Трансляция — это процесс перевода кодовой последовательности нуклеотидов иРНК в первичную структуру белка. Первой стадией трансляции является связывание рибосомы со стартовым (инициирующим) кодоном (АУГ) вблизи 5'-конца иРНК. Отсюда молекула иРНК прерывисто, триплет за триплетом, продвигается через рибосомы, что сопровождается ростом полипептидной цепочки. Число аминокислот в таком белке равно числу триплетов иРНК.

Выстраивание аминокислот в соответствии с кодонами иРНК осуществляется на рибосомах при помощи транспортных РНК — важнейших участников синтеза белка. Каждая тРНК имеет акцепторный конец, к которому присоединяется активированная аминокислота. Активацию аминокислот осуществляют специфичные ферменты *аминоацил-тРНК-синтазы*, т.е. для каждой аминокислоты существует свой фер-

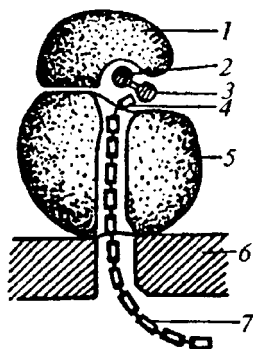


Рисунок 9. Схема строения рибосомы: 1 — малая субъединица; 2 — иРНК; 3 — тРНК; 4 — аминокислота; 5 — большая субъединица; 6 — мембрана эндоплазматической сети; 7 — синтезируемая полипептидная цепь

мент. Механизм активации заключается в том, что фермент одновременно взаимодействует с соответствующей аминокислотой и с АТФ, которая теряет при этом пиррофосфат. Комплекс из фермента и аминокислоты называется *активированной (богатой энергией) аминокислотой*, способной спонтанно образовать пептидную связь с другой активированной аминокислотой. Этот процесс активации — необходимый этап белкового синтеза, поскольку свободные аминокислоты не могут прямо присоединяться к полипептидной цепи.

В противоположной части молекулы тРНК располагается специфический триплет (*антикодон*), ответственный за прикрепление по принципу комплементарности к определенному триплету иРНК (кодону); отсюда и название — антикодон.

Комплекс аминоацил-тРНК за счет образования временных водородных связей между нуклеотидами антикодона тРНК и соответствующим триплетом (кодоном) иРНК временно прикрепляется к кодону иРНК.

После того как иРНК вышла из ядра и прикрепилась к малой субъединице рибосомы, к иРНК присоединяется инициаторная тРНК. Ее антикодон взаимодействует со стартовым кодоном иРНК — АУГ. Далее к малой субъединице рибосомы присоединяется большая субъединица и формируется рабочая рибосома. На инициаторной тРНК находится аминокислота

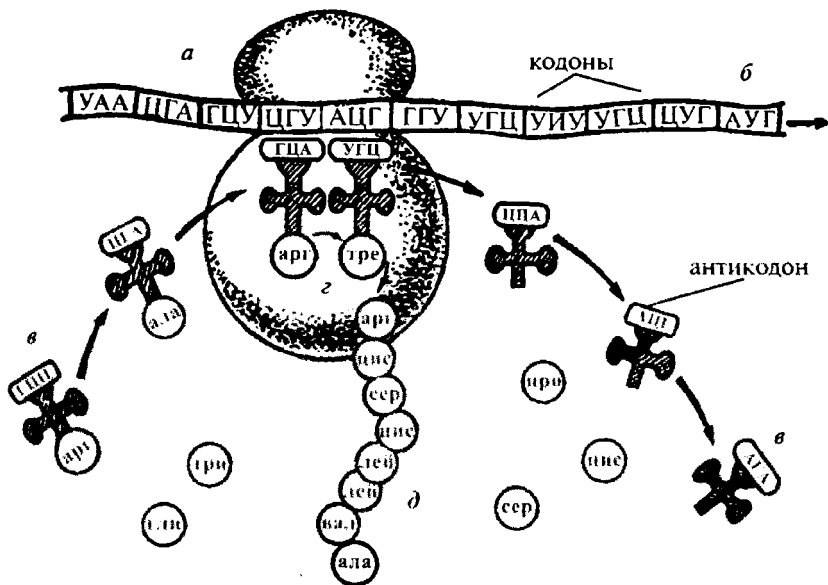


Рисунок 10. Схема биосинтеза белка: а — рибосома; б — иРНК; в — тРНК; г — образование пептидной связи; д — растущая полипептидная цепь

метионин. В рибосому транспортная РНК доставляет следующую активированную аминокислоту. Если антикодон этой тРНК комплементарен следующему за стартовым кодоном, то между кодоном и антикодоном образуются временные водородные связи, благодаря чему в рибосоме окажутся две рядом стоящие активированные аминокислоты, между которыми возникает пептидная связь. Вслед за этим иРНК продвигается на один триплет вперед; инициаторная тРНК вытесняется из рибосомы, а ее место в рибосоме занимает следующая за ней тРНК. На свободное место в рибосому доставляется следующая активированная аминокислота, и если антикодон доставившей ее тРНК соответствует кодону иРНК, то рядом в рибосоме снова окажутся две активированные аминокислоты. Это вновь вызовет образование пептидной связи между строящейся цепью белка и аминокислотным остатком и вслед за этим продвижение цепи иРНК на один триплет вперед и т.д. Таким путем осуществляется последовательно, триплет за триплетом,

протягивание цепи иРНК через рибосому, в результате чего цепь иРНК «прочитывается» рибосомой целиком, от начала до конца. Одновременно и сопряженно с этим происходит последовательное, аминокислота за аминокислотой, наращивание белковой цепочки. Соответственно в рибосому одна за другой поступают молекулы тРНК с аминокислотами и выходят молекулы тРНК без аминокислот. Оказываясь в растворе вне рибосомы, свободные молекулы тРНК вновь соединяются с соответствующими им аминокислотами и несут их в рибосому.

Синтез белка продолжается до тех пор, пока в рибосому не попадет один из трех терминирующих кодонов (стоп-кодонов): УАА, УАГ, УГА. Как только стоп-кодон достигает рибосомы, происходит освобождение синтезированного белка и диссоциация рибосом на отдельные субъединицы. На этом синтез белка прекращается. Дальнейшее созревание белковой молекулы происходит в цитоплазме либо в цистернах гранулярной эндоплазматической сети. Таким образом, последовательность кодонов иРНК определяет последовательность включения аминокислот в цепь белка.

Большое значение имеет участие в трансляции цепочки рибосом (полисом), что дает возможность молекуле иРНК последовательно присоединиться к ним и служить матрицей для синтеза нескольких одинаковых молекул белка.

После завершения синтеза белка молекула иРНК под действием ферментов распадается на отдельные нуклеотиды, которые транспортируются в ядро.

Следовательно, роль нуклеиновых кислот в биосинтезе белка заключается, во-первых, в преобразовании генетической информации, представленной в виде последовательности нуклеотидов ДНК, в структуру молекулы иРНК в ядре; во-вторых, в синтезе белков из аминокислот на основе иРНК в цитоплазме клетки. Каждый этап биосинтеза катализируется соответствующими ферментами и снабжается энергией за счет расщепления АТФ. Вновь синтезированные белки поступают в каналы эндоплазматического ретикулума, где происходит их дозревание. Синтез белковых молекул происходит непрерывно и идет с большой скоростью: в одну минуту образуется от 50 до 60 тыс. пептидных связей. Синтез одной молекулы белка длится около 3—4 с.

В результате половина белков нашего тела (всего в нем около 17 кг белка) обновляется за 80 дней. За свою жизнь человек обновляет весь свой белок около 200 раз.



26 В каких органеллах клетки осуществляется синтез первичного органического вещества автотрофами и каково их строение?

Существуют два типа автотрофных организмов — фототрофы (фотосинтезирующие) и хемотрофы (хемосинтезирующие). Большую часть автотрофных организмов составляют фототрофы, роль которых в биосфере трудно переоценить. Достаточно сказать, что процесс фотосинтеза — это основной путь, по которому энергия Солнца аккумулируется в биосфере. При этом каждый год в процессе фотосинтеза на земном шаре образуется более 150 млрд т сахаров, необходимых для всех гетеротрофных организмов. Вклад хемотрофов в синтез питательных веществ на Земле ничтожен, поскольку имеющиеся в их распоряжении ресурсы химической энергии крайне малы по сравнению с огромным потоком солнечной энергии, падающей на Землю. Важнейший для всего живого процесс преобразования энергии поглощенного света в химическую энергию органических веществ, синтезируемых из CO_2 и H_2O (фотосинтез), осуществляется в зеленых пластидах — хлоропластах.

Хлоропласты являются характерными органеллами растительных клеток. Их форма и размеры очень разнообразны, но чаще всего это овальные тельца длиной 5—10 мкм и диаметром 2—3 мкм. В одной клетке листа может находиться 15—20 и более хлоропластов, а у некоторых водорослей — лишь 1—2 гигантских хлоропласта различной формы. Хлоропласты образуются из пропластид — мельчайших бесцветных недифференцированных телец, обнаруживаемых в спорах, яйцеклетках, эмбриональных клетках. Хлоропласты имеют зеленый цвет, обусловленный присутствием фотосинтезирующего пигмента *хлорофилла*. Кроме того, в состав хлоропластов входят оранжевые пигменты — *каротиноиды*.

Хлоропласты покрыты оболочкой, состоящей из наружной и внутренней мембран (рис. 11). Внутренняя мембрана

отграничивает внутреннюю гомогенную среду хлоропласта — *строму* (матрикс). В строме содержатся белки, липиды, ДНК (кольцевая молекула), РНК, рибосомы, запасные вещества (липидные капли, крахмальные и белковые зерна) и, кроме того, ферменты, участвующие в фиксации диоксида углерода. Внутренняя мембрана в период формирования хлоропласта образует утолщенные замкнутые впячивания — *тилакоиды*, которые отделяются от мембраны. Они располагаются в строме и имеют форму дисков. Несколько таких тилакоидов, лежащих друг над другом, образуют *грану*, и в этом случае они называются *тилакоидами гран*. Другие тилакоиды, связывающие между собой граны и (или) не контактирующие с ними, называются *тилакоидами стромы*. В мембранах тилакоидов локализованы светочувствительные пигменты (хлорофиллы и каротиноиды), а также переносчики электронов и протонов, которые участвуют в поглощении и преобразовании энергии света. Биохимические системы синтеза и превращения углеводов функционируют в строме хлоропластов. В ней же откладывается крахмал.

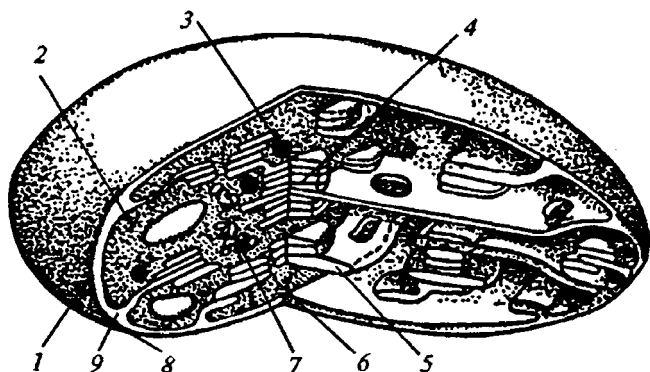


Рисунок 11. Схема строения хлоропласта: 1 — наружная мембрана; 2 — рибосомы; 3 — запасные вещества; 4 — граны; 5 — тилакоиды; 6 — матрикс; 7 — ДНК; 8 — внутренняя мембрана; 9 — межмембранное пространство

В зависимости от степени освещенности хлоропласты способны перемещаться в толще цитоплазмы таким образом, чтобы слабый свет воздействовал на возможно большую фотосинтезирующую поверхность (усиление фотосинтеза), а сильный — на минимальную (защита от разрушительного

действия прямых солнечных лучей). В последнем случае хлоропласты располагаются вдоль клеточных стенок, параллельных световому потоку.



27

Каковы химическое строение и свойства пигментов, принимающих участие в процессе фотосинтеза?

Все фотосинтезирующие организмы содержат один или несколько органических пигментов, способных поглощать видимый свет, запуская тем самым химические реакции фотосинтеза. В клетках растений и водорослей встречаются пигменты трех основных классов — хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины. *Хлорофиллы* являются основными пигментами, поскольку принимают непосредственное участие в процессе фотосинтеза. *Каротиноиды* и *фикобилины* называют вспомогательными пигментами в силу того, что энергия квантов света, поглощенных этими пигментами, обычно передается на хлорофилл *a*.

Хлорофиллы придают растениям характерный зеленый цвет (т.к. отражают зеленую часть спектра). Они нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в органических растворителях. Хлорофилл *a* имеет голубовато-зеленый цвет, хлорофилл *b* — желтовато-зеленый. Хлорофилл *a* имеется у всех фотосинтезирующих организмов, способных к выделению кислорода. Хлорофилл *b* обнаружен в листьях растений и в зеленых водорослях, причем его содержание примерно втрое меньше содержания хлорофилла *a*.

По химическому строению хлорофилл — это сложный эфир двухосновной хлорофиллиновой кислоты и двух остатков спиртов — фитола ($C_{20}H_{39}OH$) и метанола (CH_3OH). В состав молекулы хлорофилла входит атом магния.

Хлорофилл в клетке уложен между белковыми и липидными молекулами тилакоидов хлоропластов.

Каротиноиды — это желтые или оранжевые пигменты, найденные во всех фотосинтезирующих клетках. В зеленых листьях каротиноиды обычно незаметны из-за наличия в хлоропластах хлорофилла, но осенью, когда хлорофилл разрушается, именно каротиноиды придают листьям характерную осеннюю окраску.

По своему строению каротиноиды обычно являются либо углеводородами (*каротины*), либо окисленными углеводородами, т.е. кислородсодержащими (*ксантофиллы*). Поглощенная каротиноидами энергия может передаваться хлорофиллу *a* и использоваться для фотосинтеза. Кроме того, каротиноиды могут защищать молекулы хлорофилла от чрезмерного фотоокисления на ярком свете.

Красные водоросли содержат *фикобилины*. Эти пигменты представляют собой тетрапиррольные структуры, похожие на хлорофилл *a*, но с линейным расположением пиррольных колец. Кроме того, они не имеют фитольной цепи и не содержат магния. Известны три класса фикобилинов — *фикоэритрины*, *фикоцианины* и *аллофикоцианины*. Фикоэритрины поглощают свет в середине видимой области спектра (500—570 нм). Эта особенность позволяет красным водорослям, живущим глубоко под водой, осуществлять фотосинтез, пользуясь слабым голубовато-зеленым светом, прошедшим сквозь толщу воды. Чем глубже обитают красные водоросли, тем больше они содержат фикоэритрина по сравнению с хлорофиллом. Голубые пигменты фикоцианины встречаются также у цианобактерий, живущих на поверхности водоемов и на суше.



28

Каковы механизмы и связь между световой и темновой фазами фотосинтеза?

Фотосинтез у зеленых растений — это процесс преобразования света в химическую энергию органических соединений, синтезируемых из диоксида углерода и воды. Процесс фотосинтеза представляет собой цепь окислительно-восстановительных реакций, совокупность которых принято подразделять на две фазы — световую и темновую.

Во время *световой фазы* фотосинтеза энергия солнечной радиации, поглощенная пигментными системами хлоропластов, преобразуется сначала в электрохимическую, а затем в энергию химических связей АТФ. Преобразование осуществляется путем переноса электронов и ионов водорода с помощью специальных переносчиков через мембрану тилакоидов. Такой перенос ионов H^+ и электронов выяснен еще не до

конца. С позиций хемиосмотической теории П. Митчелла в общих чертах его можно представить следующим образом.

При попадании кванта света на молекулу хлорофилла один из его электронов переходит на более высокий энергетический уровень, т.е. оказывается в возбужденном состоянии. Возбужденный электрон может вернуться в основное состояние, и в этом случае его избыточная энергия выделяется в виде флуоресценции (красное свечение) или тепла, или же он передается в качестве энергии возбуждения другим молекулам. Кроме того, электрон может отрываться от молекулы хлорофилла. В последнем случае электроны, обладающие запасом энергии, захватываются переносчиками, встроенными в мембрану, и парами переносятся на внешнюю сторону мембраны тилакоида (рис. 12).

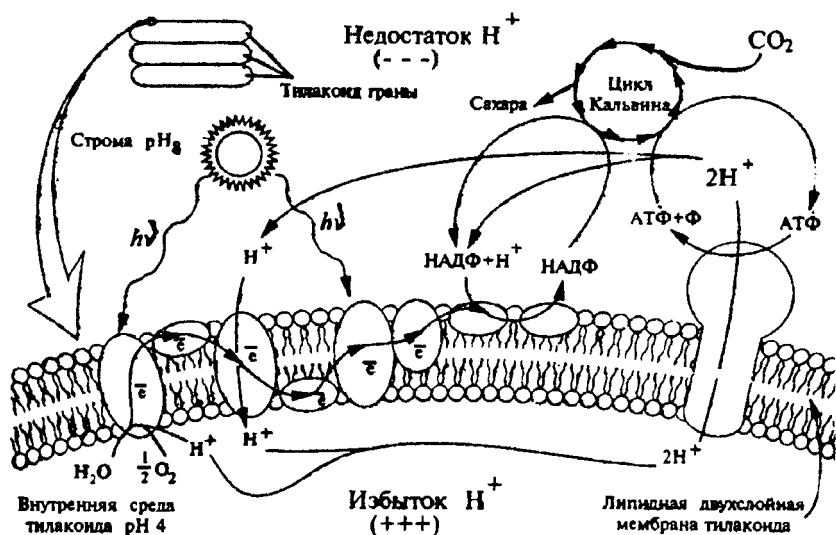
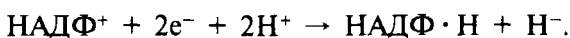


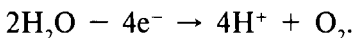
Рисунок 12. Схема световой и темновой фаз фотосинтеза

Здесь электроны акцептируются коферментом НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат), к которому присоединяется два протона из стромы и образуется НАДФ-восстановленный $НАДФ \cdot H + H^+$:



Связывание протонов приводит к формированию отрицательного поля вокруг тилакоида.

Молекулы хлорофилла, утратившие электроны, являются сильными окислителями и заполняют «электронные дырки» электронами из молекул воды, находящихся внутри тилакоидов. Молекулы воды при этом разрушаются:

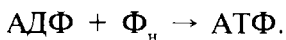


Этот процесс называется *фотолизом*, или *фотоокислением* воды. Благодаря фотолизу внутри тилакоида накапливаются положительно заряженные протоны H^+ и образуется молекулярный кислород, который диффундирует в атмосферу.

Увеличение концентрации протонов внутри тилакоида осуществляется также благодаря активному закачиванию их из стромы, что сопряжено с транспортом электронов.

Таким образом, в результате поглощения хлорофиллом световой энергии и вызванного ею транспорта электронов на внутренней стороне мембраны тилакоидов создается электрохимический потенциал водорода ($\Delta\mu\text{H}^+$), имеющий две составляющие: концентрационную ($\Delta p\text{H}^+$), возникающую в результате неравномерного распределения H^+ по разные стороны мембраны, и электрохимическую, обусловленную противоположными зарядами разных сторон мембраны тилакоида.

По мере накопления протонов на внутренней стороне тилакоида нарастает разность потенциалов, и при достижении критической величины (150 мв) протоны начинают двигаться в строму через каналы фермента АТФ-синтетазы, встроенного в мембрану тилакоида (см. рис. 12). Энергия перехода H^+ по протонному каналу используется для фосфорилирования имеющихся в матриксе молекул АДФ:



Образовавшиеся молекулы АТФ переходят в строму, где участвуют в реакциях фиксации CO_2 .

Таким образом, в результате переноса электронов и протонов через мембрану тилакоида происходит *превращение световой энергии в химическую энергию макроэргических связей* молекул АТФ, а также образование сильного восстановителя $\text{НАДФ} \cdot \text{H} + \text{H}^+$ и выделение свободного кислорода. Кислород, образующийся при фотолизе воды, является побочным продуктом фотосинтеза. Он может использоваться дальше растительными клетками для дыхания или выделяться в атмосферу.

представляет собой цикл (рис. 13). Его называют C_3 -циклом (по C_3 -продуктам), или циклом Кальвина — в честь ученого, открывшего этот процесс. Следует также отметить, что неорганические соединения, используемые в цикле Кальвина, поглощаются корнями растений в виде нитратов, фосфатов и сульфатов из почвы.

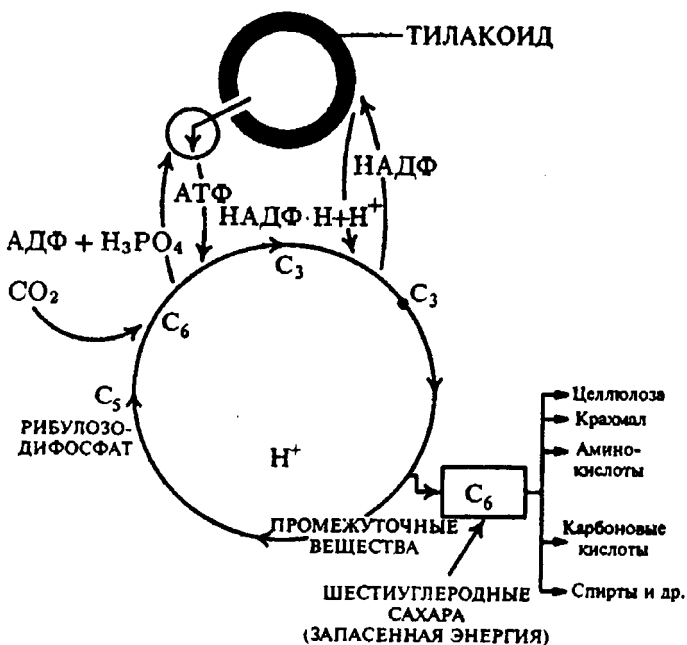
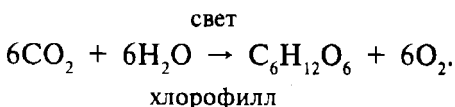


Рисунок 13. Схема цикла Кальвина

В темновой фазе фотосинтеза энергия макроэргических связей АТФ преобразуется в химическую энергию органических веществ, т.е. энергия как бы консервируется в химических связях между атомами органических соединений.

Если объединить реакции световой и темновой фазы, исключив все промежуточные этапы, то получается суммарное уравнение процесса фотосинтеза:



В изучение процесса фотосинтеза, раскрытие его механизма большой вклад внесли русский ученый К. А. Тимирязев, аме-

риканцы М. Кальвин и Д. Арнон, австралийцы М.-Д. Хетч и К.-Р. Слэйк, белорусские ученые Т. Н. Годнев, А. А. Шлык.



29 Каково биологическое значение фотосинтеза?

Уникальность и общебиологическое значение фотосинтеза определяются тем, что ему всецело обязано своим существованием все живое на нашей планете. Этот процесс является практически единственным источником свободного кислорода на Земле, необходимого для подавляющего большинства живых существ. Из кислорода образовался озоновый экран, защищающий живые организмы от жесткой коротковолновой (до 290 нм) ультрафиолетовой радиации, которая оказывает губительное воздействие на все живое. Кроме того, в процессе фотосинтеза образуется огромная масса органических веществ, которые служат пищей для гетеротрофных организмов и используются человеком в промышленности и сельском хозяйстве. В органических веществах аккумулируется химическая энергия, необходимая для осуществления всех процессов жизнедеятельности живых организмов. И наконец, вовлечение диоксида углерода в круговорот веществ приводит к снижению его содержания в воде и атмосфере и тем самым препятствует его накоплению в различных средах жизни. Наземные растения ежегодно извлекают из атмосферы 20 млрд т углерода в форме CO_2 (1300 кг/га), а все растительные сообщества, включая морские, синтезируют более 150 млрд т органического вещества. При этом ежегодно расходуется около 3 % диоксида углерода атмосферы и 0,3 % CO_2 морской воды (такое же количество CO_2 выделяется живыми организмами Земли в результате дыхания и брожения).

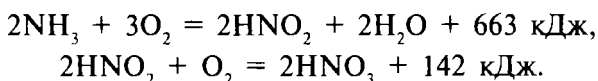


30 Что такое хемосинтез и каково его значение в биосфере?

Кроме фотосинтеза существует еще одна форма автотрофной ассимиляции — хемосинтез, свойственный некоторым

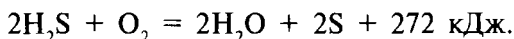
бактериям. В отличие от фотосинтеза источником энергии для синтеза сложных органических веществ из простых неорганических здесь служит не свет, а энергия окисления некоторых неорганических соединений — сероводорода, серы, аммиака, водорода, азотистой кислоты, соединений железа и марганца. Открытие бактериального хемосинтеза принадлежит известному русскому ученому С. Н. Виноградскому.

Важнейшей группой хемосинтезирующих организмов являются *нитрифицирующие бактерии*, способные окислять аммиак, образующийся при гниении органических остатков до нитрита, а затем до нитрата:

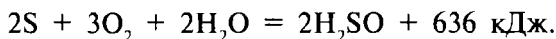


Этот процесс сопровождается выделением энергии. Образующаяся азотная кислота, реагируя с минеральными соединениями почвы, превращается в соли азотной кислоты, которые хорошо усваиваются растениями.

Бесцветные серобактерии окисляют сероводород и накапливают в своих клетках серу:



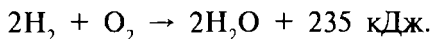
При недостатке сероводорода бактерии производят дальнейшее экзотермическое окисление накопившейся в них серы до серной кислоты:



Железобактерии переводят двухвалентное железо в трехвалентное:



Водородные бактерии используют в качестве источника энергии реакцию окисления молекулярного водорода, а в качестве единственного источника углерода — диоксид углерода. Реакция окисления протекает по схеме:



Энергия, которая выделяется при окислении указанных выше соединений, используется бактериями-хемосинтетиками для восстановления CO_2 до органических веществ.

Экологическая роль хемосинтеза. Хемотрофные нитрифицирующие бактерии широко распространены в природе. Они встречаются как в почве, так и в разных водоемах. Осуществляемые ими процессы могут происходить в весьма крупных масштабах и имеют существенное значение в круговороте азота в биосфере.

Серобактерии способствуют постепенному разрушению и выветриванию горных пород вследствие образования ими серной кислоты, являются причиной порчи каменных и металлических сооружений, выщелачивания руд и серных месторождений. Многие виды серобактерий, окисляя до сульфатов различные соединения серы, играют большую роль в процессах очищения промышленных сточных вод. При деятельности некоторых железобактерий образуется $\text{Fe}(\text{OH})_3$, скопления которого образуют болотную железную руду.

Водородные бактерии уже используются для получения дешевого пищевого и кормового белка, а также для регенерации (восстановления) атмосферы в замкнутых системах жизнеобеспечения (например, система «Оазис-2» была испытана на космическом корабле «Союз-3» в 1973 г.). Кроме того, водородные бактерии участвуют в окислении водорода в природных условиях, который накапливается при действии некоторых микроорганизмов, размельчающих органические вещества почвы, донные отложения водоемов и т.п.



31

Как осуществляется фотосинтез у фотосинтезирующих бактерий?

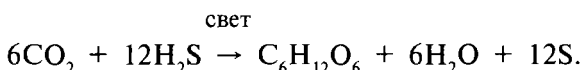
Фотосинтезирующие бактерии — *зеленые серные, пурпурные серные и пурпурные несерные* — обитают в пресной и морской воде, во влажной и илистой почве, в прудах и озерах со стоячей водой, в серных источниках и т.д. Для них характерны примитивные, древнейшие формы фотосинтеза.

В клетках фотосинтезирующих бактерий имеются мезосомы, образующиеся в результате впячивания цитоплазматической мембраны. На мембранах мезосом находятся фотосинтезирующие пигменты и осуществляется световая фаза фотосинтеза, а темновая фаза происходит в цитоплазме.

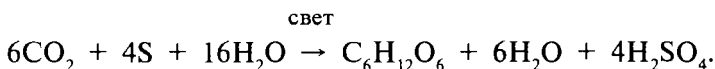
Пигментные системы фотосинтезирующих бактерий несколько отличаются от таковых у растений. Хлорофиллоподобные пигменты бактерий называют *бактериохлорофиллами*. По своей структуре эти пигменты подобны хлорофиллам *a* и *b*, отличаясь от них лишь природой боковых цепей при некоторых атомах углерода. В настоящее время известно пять типов бактериохлорофиллов — *a*, *b*, *c*, *d*, *e*. Кроме того, в реакционных центрах всех бактерий обнаружен *бактериофитин*, который отличается от бактериохлорофилла заменой центрального атома магния на два атома водорода. Основные каротиноидные пигменты также несколько отличаются от каротиноидов водорослей.

Энергия света поглощается молекулами бактериохлорофилла и каротиноидов, а затем (путем миграции электронного возбуждения) передается реакционному центру, содержащему 2 или 4 особым образом упакованные молекулы бактериохлорофилла. Разделенные заряды переносятся через мембрану молекул этих бактериохлорофиллов, запуская электронный транспорт, обуславливающий образование АТФ, НАД · Н + Н⁺ или восстановленного ферредоксина. Почти у всех видов фотосинтезирующих бактерий найдены ферменты цикла Кальвина, значит, данные организмы способны фиксировать СО₂ в реакциях этого цикла.

Зеленые бактерии используют в качестве доноров электронов сероводород, серу или в некоторых случаях тиосульфат, а пурпурные бактерии — карбоновые и дикарбоновые кислоты, спирты и др. Наиболее распространенным донором электронов у фотосинтезирующих бактерий является сероводород (Н₂S):

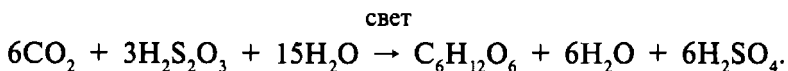


При недостатке Н₂S сера, которая часто накапливается в клетке в виде капель, может утилизироваться как донор электронов. Суммарное уравнение этого процесса имеет следующий вид:



В этой реакции используются протоны воды, однако происходит не фотоокисление (Н₂О → 2Н⁺ + 2e⁻ + 1/2О₂), а лишь не требующая затраты энергии диссоциация (Н₂О → 2Н⁺ + ОН⁻).

Подобным образом происходит реакция, в которой донором электронов служит тиосульфат ($\text{H}_2\text{S}_2\text{O}_3$):



Углеводороды являются не единственным и даже не всегда главным продуктом этих форм бактериального фотосинтеза.

Соединения, образующиеся в клетках зеленых и пурпурных бактерий, могут быть в дальнейшем использованы в качестве субстратов хемосинтезирующими анаэробами, которые в свою очередь продуцируют соединения, играющие роль питательных веществ у фототрофных бактерий. Следовательно, в анаэробных условиях бактерии этих двух типов могут сосуществовать.

В природе также существует группа фототрофных бактерий — цианобактерий, которые осуществляют двухстадийный фотосинтез с разложением воды и выделением кислорода (см. вопрос 125).



32 В чем сущность энергетического обмена клетки?

Энергетический обмен — неотъемлемая и составная часть обмена веществ и энергии в живом организме, включающая процессы поглощения, запасания, передачи, трансформации, использования и выделения энергии. Любая живая клетка представляет собой активную, динамичную систему. Энергия необходима для осуществления любых проявлений жизнедеятельности. Она требуется для процессов химического синтеза, для всех видов движения (в том числе и мышечного), для передачи нервных импульсов. Энергия тратится и на процесс активного переноса веществ через плазматическую мембрану (в клетку и из клетки), причем на это расходуется весьма значительная часть энергетических ресурсов клетки. Энергия требуется также для образования тепла и поддержания постоянной температуры тела у птиц и млекопитающих и т.д. В организм энергия поступает из окружающей среды. Первичным источником ее для всего живого служит та часть солнечной радиации, которая называется видимым светом,

улавливается зелеными растениями и в процессе фотосинтеза превращается сначала в электрохимическую, а затем в химическую энергию, запасаемую в органических продуктах фотосинтеза. Животные организмы, грибы, большинство бактерий и протистов не способны к фотосинтезу и поэтому целиком зависят (в смысле снабжения энергией) от веществ, синтезируемых растениями. Эта зависимость может быть прямой, как у травоядных, или не прямой, как у плотоядных, которые питаются другими животными, в том числе травоядными. Далее запасенная энергия переводится в форму, в которой она может использоваться растительными и животными клетками, клетками других организмов для выполнения какой-либо работы, например, для синтеза необходимых клетке веществ, для обеспечения механических, электрических, осмотических и иных процессов. В конечном счете сущность энергетического обмена в клетке (и организме в целом) сводится к покрытию ее энергетических потребностей за счет осуществления в ней широкого спектра химических, физических и физико-химических реакций и преобразований веществ.



33

Каковы последовательные этапы аэробного дыхания в клетке?

Аэробное дыхание — это окислительный процесс, в ходе которого расходуется кислород. При дыхании субстрат без остатка расщепляется до бедных энергией неорганических веществ с высоким выходом энергии. Важнейшими субстратами для дыхания служат углеводы. Кроме того, при дыхании могут расходоваться жиры и белки.

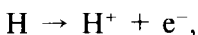
Аэробное дыхание включает два основных этапа:

— *бескислородный*, в процессе которого происходит постепенное расщепление субстрата с высвобождением атомов водорода и связыванием с коферментами (переносчиками типа НАД и ФАД);

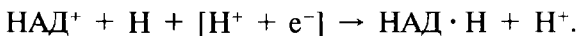
— *кислородный*, в ходе которого происходит дальнейшее отщепление атомов водорода от производных дыхательного субстрата и постепенное окисление атомов водорода в результате переноса их электронов на кислород.

На первом этапе вначале высокомолекулярные органические вещества (полисахариды, липиды, белки, нуклеиновые кислоты и др.) под действием ферментов расщепляются на более простые соединения (глюкозу, высшие карбоновые кислоты, глицерол, аминокислоты, нуклеотиды и т.п.). Этот процесс происходит в цитоплазме клеток и сопровождается выделением небольшого количества энергии, которая рассеивается в виде тепла. Далее происходит ферментативное расщепление простых органических соединений.

Примером такого процесса является гликолиз — многоступенчатое бескислородное расщепление глюкозы. В реакциях гликолиза шестиуглеродная молекула глюкозы (C_6) расщепляется на две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты (C_3). При этом образуются две молекулы АТФ и выделяются атомы водорода. Последние присоединяются к переносчику НАД⁺ (никотинамидадениндинуклеотид), который переходит в свою восстановленную форму НАД·Н + Н⁺. НАД — кофермент, близкий по своей структуре к НАДФ. Оба они представляют собой производные никотиновой кислоты — одного из витаминов группы В. Молекулы обоих коферментов электроположительны (у них отсутствует один электрон) и могут играть роль переносчика как электронов, так и атомов водорода. Когда акцептируется пара атомов водорода, один из атомов диссоциирует на протон и электрон:

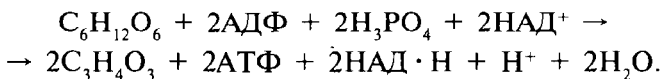


а второй присоединяется к НАД или НАДФ целиком:



Свободный протон позднее используется для обратного окисления кофермента.

Суммарно реакция гликолиза имеет вид:



Продукт гликолиза — пировиноградная кислота ($C_3H_4O_3$) — включает в себе значительную часть энергии, и дальнейшее ее высвобождение осуществляется в митохондриях. Здесь происходит полное окисление пировиноградной кислоты до CO_2 и H_2O . Этот процесс можно разделить на три основные стадии:

1) окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты; 2) цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса); 3) заключительная стадия окисления — электронтранспортная цепь.

На первой стадии пировиноградная кислота взаимодействует с веществом, которое называют коферментом А (сокращенно его обозначают КоА), в результате чего образуется ацетилкофермент А с высокоэнергетической связью. При этом от молекулы пировиноградной кислоты отщепляется молекула CO_2 (первая) и атомы водорода, которые запасаются в форме $\text{НАД} \cdot \text{Н} + \text{Н}^+$.

Вторая стадия — цикл Кребса (названный так в честь открывшего его английского ученого Ганса Кребса) (рис. 14).

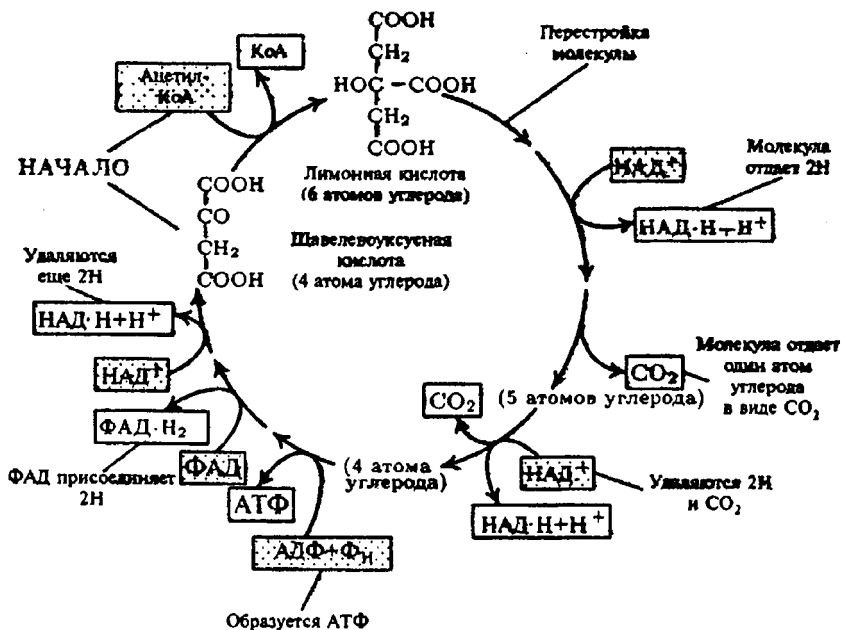
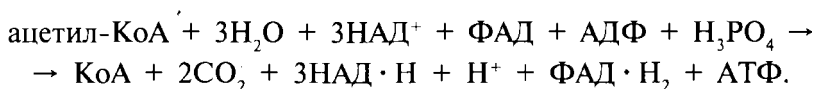


Рисунок 14. Цикл Кребса (в упрощенном виде). Начните там, где стоит слово «начало», и проследите поочередно за всеми изменениями, двигаясь по часовой стрелке

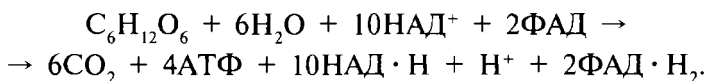
В цикл Кребса вступает ацетил-КоА, образованный на предыдущей стадии. Ацетил-КоА взаимодействует со шавелевоуксусной кислотой (четырёхуглеродное соединение), в результате образуется шестиуглеродная лимонная кислота. Для этой реакции требуется энергия; ее предоставляет высокоэнергетическая связь ацетил-КоА. Далее превращение идет через

образование ряда органических кислот, в результате чего ацетильные группы, поступающие в цикл при гидролизе ацетил-КоА, дегидрируются с высвобождением четырех пар атомов водорода и декарбоксилируются с образованием двух молекул CO_2 . При декарбоксилировании для окисления атомов углерода до CO_2 используется кислород, отщепляемый от молекул воды. В конце цикла шавелевоуксусная кислота регенерируется в прежнем виде. Теперь она способна вступить в реакцию с новой молекулой ацетил-КоА, и цикл повторяется. В процессе цикла используются три молекулы воды, выделяются две молекулы CO_2 и четыре пары атомов водорода, которые восстанавливают соответствующие коферменты (ФАД — флавинадениндинуклеотид и НАД). Суммарно реакция цикла может быть выражена следующим уравнением:



Таким образом, в результате распада одной молекулы пировиноградной кислоты в аэробной фазе (декарбоксилирование ПВК и цикла Кребса) выделяется 3CO_2 , $4\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$, $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$.

Суммарно реакцию гликолиза, окислительного декарбоксилирования и цикла Кребса можно записать в следующем виде:



Третья стадия — электронтранспортная цепь.

Пары водородных атомов, отщепляемые от промежуточных продуктов в реакциях дегидрирования при гликолизе и в цикле Кребса, в конце концов окисляются молекулярным кислородом до H_2O с одновременным фосфорилированием АДФ в АТФ. Происходит это тогда, когда водород, отделившийся от $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ и $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$, передается по цепи переносчиков, встроенных во внутреннюю мембрану митохондрий. Пары атомов водорода 2H можно рассматривать как $2\text{H}^+ + 2\text{e}^-$. Именно в таком виде они и передаются по цепи переносчиков. Путь переноса водорода и электронов от одной молекулы переносчика к другой представляет собой окислительно-восстановительный процесс. При этом молекула, отдающая

электрон или атом водорода, окисляется, а молекула, воспринимающая электрон или атом водорода, восстанавливается. Движущей силой транспорта атомов водорода в дыхательной цепи является разность потенциалов.

С помощью переносчиков ионы водорода H^+ переносятся с внутренней стороны мембраны на ее внешнюю сторону, иначе говоря, из матрикса митохондрии в межмембранное пространство (рис. 15).

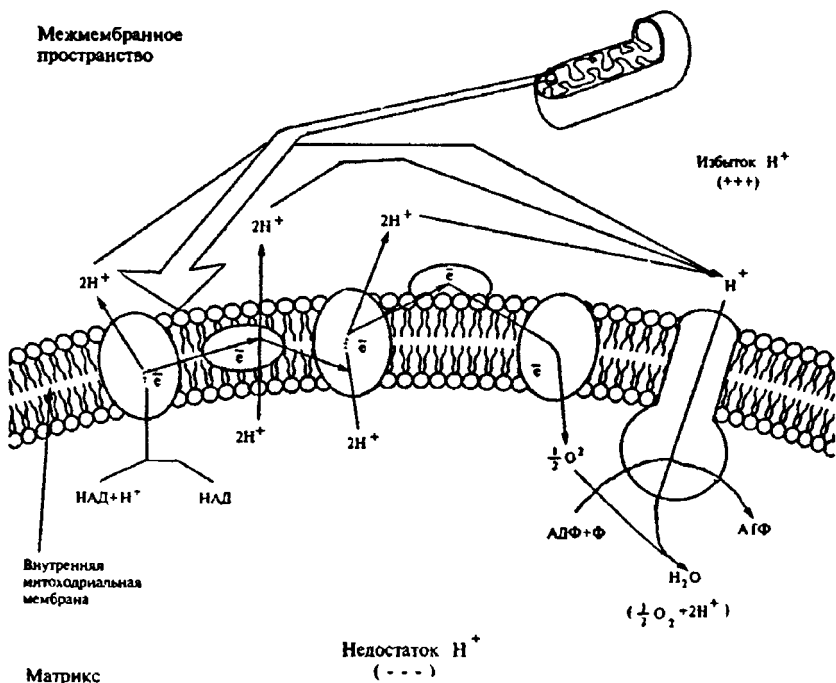
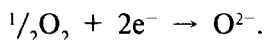


Рисунок 15. Схема окислительного фосфорилирования в митохондриях

При переносе пары электронов от НАД на кислород они пересекают мембрану три раза, и этот процесс сопровождается выделением на внешнюю сторону мембраны шести протонов. На заключительном этапе электроны переносятся на внутреннюю сторону мембраны и акцептируются кислородом:



В результате такого переноса ионов H^+ на внешнюю сторону мембраны митохондрий в перимитохондриальном

пространстве создается повышенная концентрация их, т.е. возникает электрохимический градиент протонов ($\Delta\mu\text{H}^+$).

Протонный градиент представляет собой как бы резервуар свободной энергии. Эта энергия используется при обратном потоке протонов через мембрану для синтеза АТФ. В ряде случаев может наблюдаться непосредственное использование энергии протонного градиента ($\Delta\mu\text{H}^+$). Она может обеспечивать осмотическую работу и транспорт веществ через мембрану против градиента их концентрации, использоваться на механическую работу и др. Таким образом, клетка располагает двумя формами энергии — АТФ и $\Delta\mu\text{H}^+$. Первая форма — химическая. АТФ растворяется в воде и легко используется в водной фазе. Вторая ($\Delta\mu\text{H}^+$) — электрохимическая — неразрывно связана с мембранами. Эти две формы энергии могут переходить друг в друга. При образовании АТФ используется энергия $\Delta\mu\text{H}^+$, при распаде АТФ энергия может аккумулироваться в виде $\Delta\mu\text{H}^+$.

Когда протонный градиент достигает определенной величины, ионы водорода из H^+ -резервуара движутся по специальным каналам в мембране, и их запас энергии используется для синтеза АТФ. В матриксе они соединяются с заряженными частичками O^{2-} , и образуется вода: $2\text{H}^+ + \text{O}^{2-} \rightarrow \text{H}_2\text{O}$.

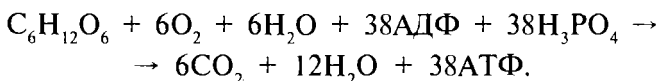
Процесс образования АТФ в результате переноса ионов H^+ через мембрану митохондрии получил название *окислительного фосфорилирования*. Он осуществляется при участии фермента АТФ-синтетазы. Молекулы АТФ-синтетазы располагаются в виде сферических гранул на внутренней стороне внутренней мембраны митохондрий.

В результате расщепления двух молекул пировиноградной кислоты и переноса ионов водорода через мембрану по специальным каналам синтезируется в целом 36 молекул АТФ (2 молекулы в цикле Кребса и 34 молекулы в результате переноса ионов H^+ через мембрану).

Следует обратить внимание на то, что ферментные системы ориентированы в митохондриях противоположно тому, как это имеет место в хлоропластах: в хлоропластах H^+ -резервуар находится с внутренней стороны внутренней мембраны, а в митохондриях — с ее наружной стороны; при фотосинтезе электроны движутся в основном от воды к переносчикам атомов водорода, при дыхании же переносчики водорода, передающие электроны в электронтранспортную цепь, находятся

с внутренней стороны мембраны, а электроны в конечном счете включаются в образующиеся молекулы воды.

Кислородный этап, таким образом, дает энергии в 18 раз больше, чем ее запасается в результате гликолиза. Суммарное уравнение аэробного дыхания можно выразить следующим образом:



Совершенно очевидно, что аэробное дыхание прекратится в отсутствие кислорода, поскольку именно кислород служит конечным акцептором водорода. Если клетки не получают достаточного количества кислорода, все переносчики водорода вскоре полностью насытятся и не смогут передавать его дальше. В результате основной источник энергии для образования АТФ окажется заблокированным.

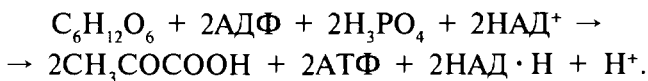


34 Что такое брожение? Какие типы брожения имеют практическое значение?

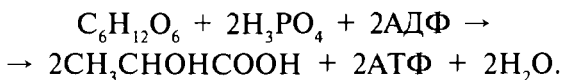
Брожение — анаэробный ферментативный окислительно-восстановительный процесс превращения органических веществ, посредством которого многие организмы получают энергию, необходимую для их жизнедеятельности. Брожение — эволюционно более ранняя и энергетически менее рациональная форма получения энергии из питательных веществ по сравнению с кислородным дыханием. К брожению способны бактерии, многие микроскопические грибы и простейшие. Брожение также может наблюдаться в клетках растений и животных в условиях дефицита кислорода.

Сбраживанию подвергаются различные вещества. Это углеводы, органические кислоты, спирты, аминокислоты и другие вещества. Продуктами брожения являются различные органические кислоты (молочная, масляная, уксусная, муравьиная), спирты (этиловый, бутиловый, амиловый), ацетон, а также углекислый газ и вода. Широкое распространение в природе имеет брожение молочнокислое, маслянокислое, уксуснокислое, спиртовое и др.

В основе молочнокислого брожения лежит ферментативное расщепление глюкозы:

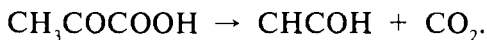


При этом образуются пировиноградная кислота, атомы водорода в форме $\text{НАД} \cdot \text{Н} + \text{Н}^+$ и две молекулы АТФ . Далее происходит восстановление пировиноградной кислоты атомами водорода, связанными с НАД , и образуется молочная кислота. Суммарно процесс молочнокислого брожения можно выразить следующим уравнением:

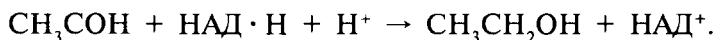


Процесс молочнокислого брожения осуществляют молочнокислые бактерии (кокки из родов *Streptococcus*, *Pediococcus*, длинные и короткие палочки из рода *Lactobacillus*). Образование молочной кислоты по типу молочнокислого брожения осуществляется также в животных клетках в условиях дефицита кислорода. (Молочная кислота, образованная в животных клетках, постепенно с током крови выводится из них и поступает в печень. В присутствии кислорода в клетках печени она превращается в пировиноградную кислоту. Последняя далее может поступать в цикл Кребса либо превращаться в глюкозу, которая хранится в клетках печени и мышц в форме гликогена; указанные превращения требуют дополнительных затрат энергии.)

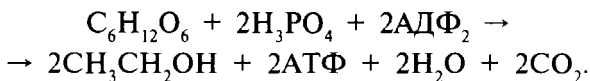
Процесс спиртового брожения, который осуществляют дрожжи, идет аналогично молочнокислому брожению, но последние реакции приводят к образованию этилового спирта. Сначала пировиноградная кислота декарбоксилируется до уксусного альдегида:



Образовавшийся уксусный альдегид восстанавливается до этилового спирта:



Процесс спиртового брожения суммарно можно выразить следующим уравнением:



Спиртовое брожение, кроме дрожжей, осуществляют некоторые анаэробные бактерии. Этот тип брожения наблюдается и в растительных клетках в отсутствие кислорода.

Процесс брожения находит большое практическое применение. Молочнокислородное брожение используется для получения различных кисломолочных продуктов, при солении и квашении овощей, силосовании кормов и т.д. Кефир — продукт совместной деятельности молочнокислых бактерий и дрожжей. Известно много национальных кисломолочных продуктов (кумыс, йогурт и др.), для приготовления которых используют кобылье, верблюжье, овечье, козье молоко, а в качестве закваски — естественно возникшие и сохраняемые комплексы молочнокислых бактерий и дрожжей. Молочнокислые бактерии играют также большую роль в процессе приготовления сыров. Первый этап производства сыров (створаживание белков молока) осуществляется молочнокислыми бактериями. После молочнокислого брожения, когда лактоза превращена в молочную кислоту, начинают размножаться пропионовые бактерии, которые сбраживают молочную кислоту с образованием уксусной и пропионовой кислот. Эти кислоты придают сырам специфический острый вкус.

Скисание сливок, необходимое для получения сливочного масла, также вызывают бактерии рода *Streptococcus*. Помимо молочной кислоты некоторые из них образуют ацетоны и диацетил, придающие сливочному маслу характерный запах и вкус. Субстратом при этом служит лимонная кислота, содержание которой в молоке достигает 1 г/л.

Некоторые молочнокислые бактерии, сбраживающие мальтозу, участвуют в квашении овощей. В мелко нарезанные овощи добавляют 2—3 % поваренной соли и создают условия, исключающие свободный доступ кислорода. Начинается спонтанное молочнокислородное брожение. Аналогичный процесс протекает при силосовании кормов.

Спиртовое брожение лежит в основе получения различных спиртов, в том числе этилового, а также вин и пива. Сырьем для производства этилового спирта с использованием дрожжей, осуществляющих спиртовое брожение, служат

углеводы растительного происхождения (картофеля, злаков), отходы пищевой и целлюлозно-бумажной промышленности, различные сельскохозяйственные отходы, а также продукты гидролиза древесины.

Сбраживание дрожжами виноградного сока лежит в основе виноделия; сбраживание пивного сусла, приготовленного из проросших семян ячменя, специальными пивными дрожжами — в основе пивоварения.



35 Каково строение и функции эндоплазматического ретикула и комплекса Гольджи?

В клетке осуществляется синтез огромного количества видов веществ. Часть этих веществ потребляется клеткой на собственные нужды — синтез АТФ, построение органелл, накопление запасов; часть выводится из клетки — вещества оболочки (клетки растений, грибов, некоторых протистов), гликокаликса (животные клетки), клеточные секреты (ферменты, гормоны, коллаген, кератин и т.д.). Синтез этих веществ, их перемещение из одной части клетки в другую и выведение за ее пределы происходят в системе замкнутых цитоплазматических мембран — эндоплазматической сети, или эндоплазматическом ретикулуме, и комплексе Гольджи.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) представляет собой систему разветвленных каналов, вакуолей (цистерн), пузырьков, создающих подобие рыхлой сети в цитоплазме (см. рис. 16). Стенки каналов и полостей образованы элементарными мембранами. В клетке существуют два типа ЭР: гранулярный (шероховатый) и агранулярный (гладкий).

Гранулярный ЭР густо усеян рибосомами, а гладкий, состоящий в основном из длинных узких трубчатых каналов, не связан с ними. Наличие рибосом на мембранах гранулярного ЭР свидетельствует о том, что этот тип ЭР связан с биосинтезом белка. На рибосомах, связанных с гранулярным ЭР, как правило, синтезируются белки, не используемые самой клеткой. Они выводятся за ее пределы (белки, используемые на внутренние потребности клетки, синтезируются на

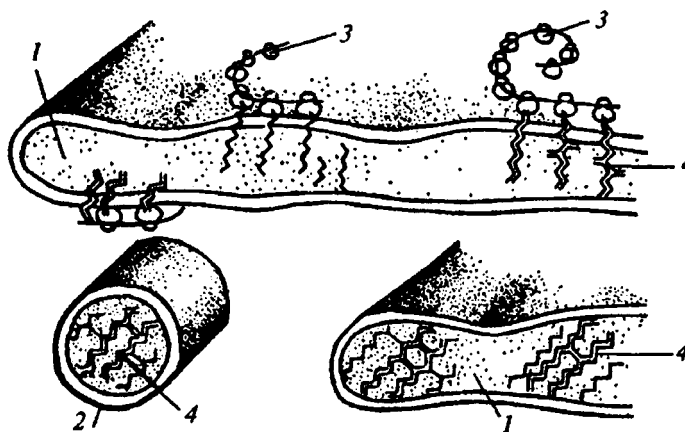


Рисунок 16. Схема строения гранулярного эндоплазматического ретикула: 1 — плоские цистерны; 2 — пузырьки с синтезированными продуктами; 3 — полисомы; 4 — синтезированные продукты

рибосомах цитоплазмы, не связанных с ЭР). Гранулярный ЭР особенно хорошо развит в клетках, которые вырабатывают большое количество белковых секретов (некоторые клетки соединительной ткани, вырабатывающей антитела, клетки слюнных желез, поджелудочной железы и т.д.). Синтезируемые белки проходят через мембрану в каналы и полости ЭР, изолируются от цитоплазмы, накапливаются здесь и перемещаются по каналам от места синтеза в другие части клетки либо выводятся за ее пределы. Таким образом, в мембранах гранулярного ЭР скапливаются и изолируются белки, которые могли бы быть вредными для клетки. Например, синтез гидролитических ферментов и свободный выход их в цитоплазму приводил бы к самоперевариванию клетки и ее гибели. Однако этого не происходит, потому что подобные белки надежно изолированы в полостях ЭР. Необходимо подчеркнуть, что на рибосомах гранулярного ЭР синтезируются также интегральные и периферические белки мембран клетки и некоторая часть белков цитоплазмы. Цистерны гранулярного ЭР связаны с ядерной оболочкой, некоторые из них являются прямым продолжением последней. Считается, что после деления клетки оболочки новых ядер образуются из мембран цистерн ЭР.

На мембранах *агранулярного* (гладкого) ЭР протекают процессы синтеза липидов и некоторых углеводов (например, гликогена).

Выведение из клетки веществ, синтезированных в ЭР, осуществляется с участием другой мембранной структуры — комплекса Гольджи (КГ). КГ представляет собой систему плоских дискообразных мешочков (цистерн), ограниченных мембраной. Цистерны располагаются стопками одна над другой и образуют диктиосому. По краям от цистерн отшнуровываются крупные и мелкие пузырьки. Число диктиосом в клетках варьируется от одной до десятков и сотен в зависимости от типа клеток и фазы их развития. К КГ доставляются вещества, синтезируемые в ЭР. От цистерн ЭР отшнуровываются пузырьки, которые соединяются с цистернами КГ. В КГ эти вещества дорабатываются и созревают. Одновременно с поступлением веществ из ЭР происходит перестройка мембран: тонкая мембрана пузырька ЭР, вошедшая в состав КГ, превращается в более плотную мембрану с иным составом липидов и белков, сходную с цитоплазматической мембраной. Липиды поступают из гладкого ЭР, а белки — частично из гранулярного ЭР, частично от свободных рибосом цитоплазмы. Зрелые цистерны диктиосомы отшнуровывают пузырьки, или вакуоли Гольджи, заполненные секретом. Содержимое таких пузырьков либо используется самой клеткой, либо выводится за ее пределы. В последнем случае пузырьки Гольджи подходят к плазматической мембране, сливаются с ней и изливают свое содержимое наружу (рис. 17), а их мембрана включается в плазматическую мембрану, и таким образом происходит ее обновление. Цистерны КГ активно извлекают из цитоплазмы моносахариды и синтезируют из них более сложные олигосахариды и полисахариды. У растений в результате этого образуются пектиновые вещества, гемицеллюлоза, используемые для построения клеточной стенки, а также слизь корневого чехлика. У животных подобным образом синтезируются гликопротеины и гликолипиды гликокаликса, вырабатываются секрет поджелудочной железы, амилаза слюны, пептидные гормоны гипофиза, коллаген.

Комплекс Гольджи участвует в образовании белков молока в молочных железах, желчи в печени, веществ хрусталика, зубной эмали и т.п. Пузырьки КГ участвуют также в формировании цитоплазматической мембраны и оболочек клеток растений после деления, в образовании вакуолей и первичных лизосом.

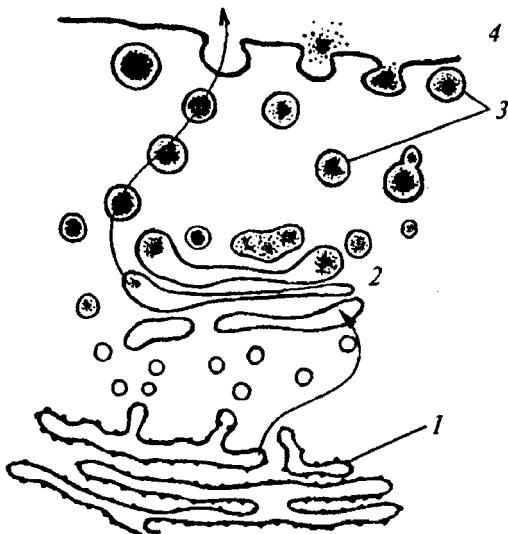


Рисунок 17. Схема связи эндоплазматического ретикулаума, комплекса Гольджи с образованием и выведением веществ из клетки: 1 — эндо-плазматический ретикулум; 2 — комплекс Гольджи; 3 — пузырьки комплекса Гольджи; 4 — выход (экзоцитоз) пузырьков за пределы клетки

Комплекс Гольджи и ЭР тесно связаны между собой; их совместная деятельность обеспечивает синтез и преобразование веществ в клетке, их изолирование, накопление и транспорт.



36

Что представляет собой вакуоль и какие функции она выполняет?

Вакуолями называются крупные мембранные пузырьки или полости в цитоплазме, заполненные преимущественно водным содержимым. Они образуются из пузырьвидных расширений эндоплазматического ретикулаума (ЭР) или из пузырьков комплекса Гольджи (КГ). В меристематических клетках растений возникает много небольших вакуолей из пузырьковидных расширений ЭР. Увеличиваясь, они сливаются в центральную вакуоль, которая занимает большую часть объема клетки (до 70—90 %) и может быть пронизана тяжами цитоплазмы (рис. 18). Окружающая ее мембрана — тонопласт —

имеет толщину около 6 нм в отличие от более толстой, более плотной и менее проницаемой плазмалеммы.

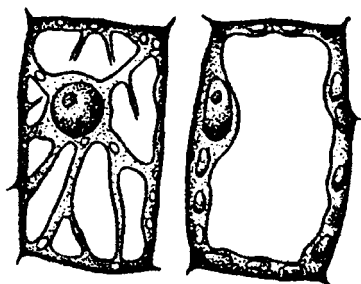


Рисунок 18. Вакуоли в растительных клетках

Содержимое вакуоли составляет клеточный сок. Он представляет собой водный раствор различных неорганических и органических веществ. Большинство из них относится к группе продуктов метаболизма протопласта, которые могут появляться и исчезать в различные периоды жизни клетки. Химический состав и концентрация клеточного сока очень изменчивы и зависят от вида растения, органа, ткани и состояния клетки. В клеточном соке содержатся *соли*, *сахара* (прежде всего сахароза, глюкоза, фруктоза), *органические кислоты* (яблочная, лимонная, шавелевая, уксусная и др.), *аминокислоты*, *белки*. Эти вещества являются промежуточными продуктами метаболизма, временно выведенными из обмена и изолированными тонопластом. Они являются запасными веществами клетки. Помимо запасных веществ, которые могут вторично использоваться в обмене веществ, клеточный сок содержит *фенолы*, *танины* (дубильные вещества), *алкалоиды*, которые выводятся из обмена в вакуоль и таким путем изолируются от цитоплазмы.

Танины особенно часто встречаются в клеточном соке (а также в цитоплазме и оболочках) клеток листьев, коры, древесины, незрелых плодов и семенных оболочек. *Алкалоиды* присутствуют, например, в семенах кофе (кофеин), плодах мака (морфин) и белены (атропин), стеблях и листьях люпина и др. Считается, что танины с их вяжущим вкусом, алкалоиды и токсичные полифенолы выполняют защитную функцию, так как отпугивают травоядных животных и предотвращают поедание этих растений.

В вакуолях также часто накапливаются конечные продукты жизнедеятельности клеток.

В клеточном соке многих растений содержатся пигменты, которые придают клеточному соку пурпурный, красный, желтый, синий или фиолетовый цвет. Эти пигменты главным образом и определяют окраску лепестков цветков (например, роз, георгинов, фиалок, примул и др.), плодов, почек и листьев, а также окрашивают корнеплоды некоторых растений (например, свеклы).

Клеточный сок некоторых растений содержит физиологически активные вещества — *фитогормоны* (регуляторы роста), *фитонциды*, *ферменты*. В последнем случае вакуоли действуют, как лизосомы. После гибели клетки ферменты, высвобождаясь из вакуолей, вызывают автолиз клетки.

Вакуоли играют главную роль в поглощении воды растительными клетками. Вода осмотическим путем через тонопласт поступает в вакуоль, клеточный сок которой является более концентрированным, чем цитоплазма, и оказывает давление на цитоплазму, а тем самым и на оболочку клетки. В результате в клетке развивается тургорное давление, которое поддерживает относительную жесткость растительных клеток, а также обуславливает растяжение клеток во время их роста. В запасующих тканях растений вместо одной центральной вакуоли часто бывает несколько вакуолей, в которых скапливаются запасные питательные вещества, как, например, жировые вакуоли (содержащие растительные масла) или белковые (алеироновые) вакуоли.



37

Каково строение и механизм сокращения ресничек, жгутиков и мышечных волокон?

Жгутики и реснички представляют собой подвижные цитоплазматические отростки, служащие либо для передвижения всего организма (у протистов, ресничных червей) или репродуктивных клеток, либо для транспорта частиц и жидкостей (например, реснички мерцательных клеток слизистой оболочки носовых полостей и трахей, яйцеводов и т.д.).

Жгутики эукариотических клеток по всей длине содержат 20 микротрубочек (9 периферических дублетов и 2 центральные одиночные). У основания жгутика в цитоплазме располагается базальное тельце. Длина жгутика до 100 мкм и больше. Более короткие (10—20 мкм) жгутики, которых бывает много на одной клетке, называются ресничками. Скольжение микротрубочек, входящих в состав жгутиков или ресничек, вызывает их биение, что обеспечивает перемещение клетки либо продвижение частиц.

Специализированные сократительные клетки мышечных волокон животных имеют в своей цитоплазме сократительные фибриллы — миофибриллы. Особенно много миофибрилл в скелетных мышечных волокнах, в клетках сердечной мышцы и гладкой мускулатуры. Пучки миофибрилл окрашены неравномерно: через равные промежутки чередуются темные и светлые участки (рис. 19). Темные участки названы анизотропными дисками (А-диски), светлые — изотропными дисками (I-диски). Светлый I-диск пересекается темным Z-диском (Z-полоска). Таким образом, миофибрилла представляет собой нить толщиной около 0,5 мкм с чередующимися участками:

$$A + \frac{1}{2}I + Z + \frac{1}{2}I + A + \frac{1}{2}I + Z \dots$$

Единицей строения и функционирования миофибрилл является саркомер — участок между двумя Z-дисками. Величина саркомера в расслабленном состоянии всегда одинакова (1,8—2,8 мкм в зависимости от вида животного). Электронной микроскопией выявлено, что миофибрилла состоит из ряда более тонких нитей — протофибрилл. Их диаметр в разных частях саркомера разный. В I-дисках встречаются тонкие нити, а в А-дисках кроме тонких присутствуют толстые нити (диаметром порядка 16 нм). Все протофибриллы расположены параллельно и одна в другую не переходят. Тонкие нити — актиновые, а толстые — миозиновые. В состав последних входит около 300 молекул белка миозина. Нити актина и миозина могут скользить одна относительно другой, в результате чего происходит сокращение или расслабление саркомеров. Суммарное сокращение саркомеров приводит к сокращению мышечного волокна.

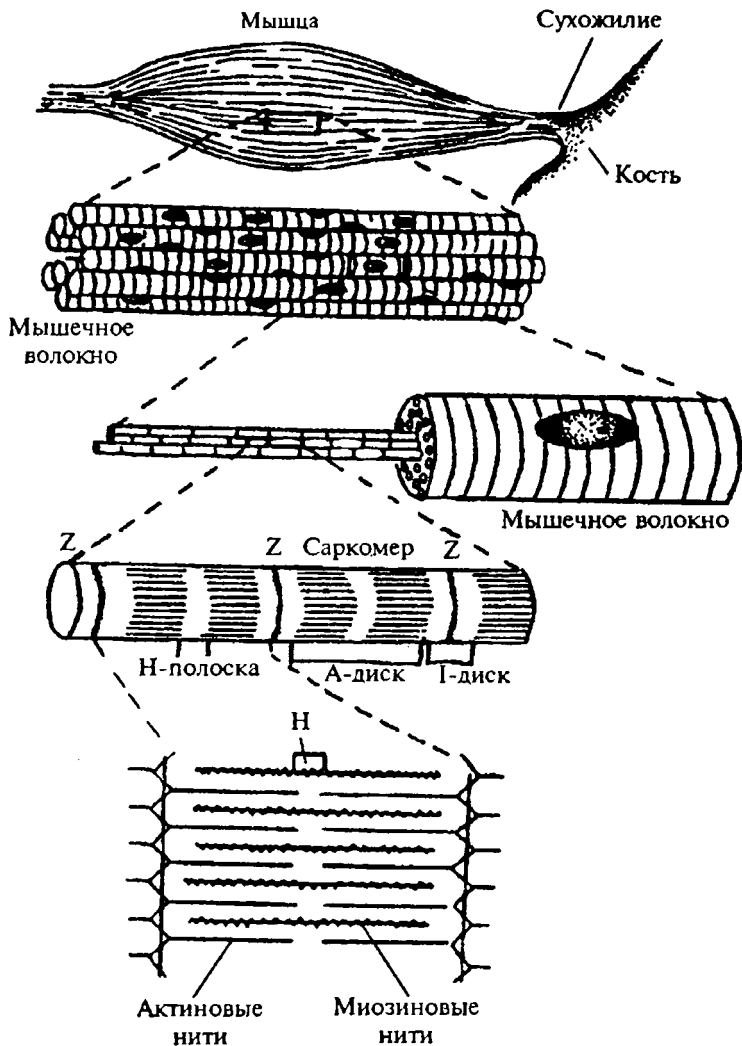


Рисунок 19. Иерархические уровни организации скелетной мышцы

Скольжение нитей актина и миозина осуществляется с затратой большого количества АТФ и в присутствии ионов Ca^{2+} . Периодическое скольжение нитей в одну и другую стороны обеспечивает сокращение и расслабление миофибрилл и мышц в целом и таким образом обеспечивает работу мышц.



Митоз (от гр. *mitos* — нить), или не прямое деление, — основной способ деления эукариотических клеток. Митоз — это деление ядра, которое приводит к образованию двух дочерних ядер, в каждом из которых имеется точно такой же набор хромосом, что и в родительском ядре. Вслед за делением ядра обычно следует деление самой клетки, поэтому часто термином «митоз» обозначают деление клетки целиком.

Митоз впервые наблюдали в спорах папоротников, хвощей и плаунов Г.-Э. Руссов, преподаватель Дерптского университета, в 1872 г. и русский ученый И. Д. Чистяков в 1874 г. Детальные исследования поведения хромосом в митозе были выполнены немецким ботаником Э. Страсбургером в 1876—1879 гг. на растениях и немецким гистологом В. Флеммингом в 1882 г. на животных.

Митоз представляет собой непрерывный процесс, но для удобства изучения биологи делят его на четыре стадии в зависимости от того, как выглядят в это время хромосомы в световом микроскопе. В митозе выделяют профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 20).

В *профазе* происходит укорочение и утолщение хромосом вследствие их спирализации. В это время хромосомы двойные — состоят из двух сестринских хроматид, связанных между собой. Удвоение хромосом произошло в S-периоде интерфазы. Одновременно со спирализацией хромосом исчезает ядрышко и фрагментируется (распадается на отдельные цистерны) ядерная оболочка. После распада ядерной оболочки хромосомы свободно и беспорядочно лежат в цитоплазме.

В профазе центриоли (в тех клетках, где они есть) расходятся к полюсам клетки. В конце профазы начинает образовываться *веретено деления*, которое формируется из микротрубочек путем полимеризации белковых субъединиц.

Микротрубочки начинают формироваться со стороны центриолей.

В *метафазе* завершается образование веретена деления, которое состоит из микротрубочек двух типов: хромосомных, которые связываются с центромерами хромосом, и

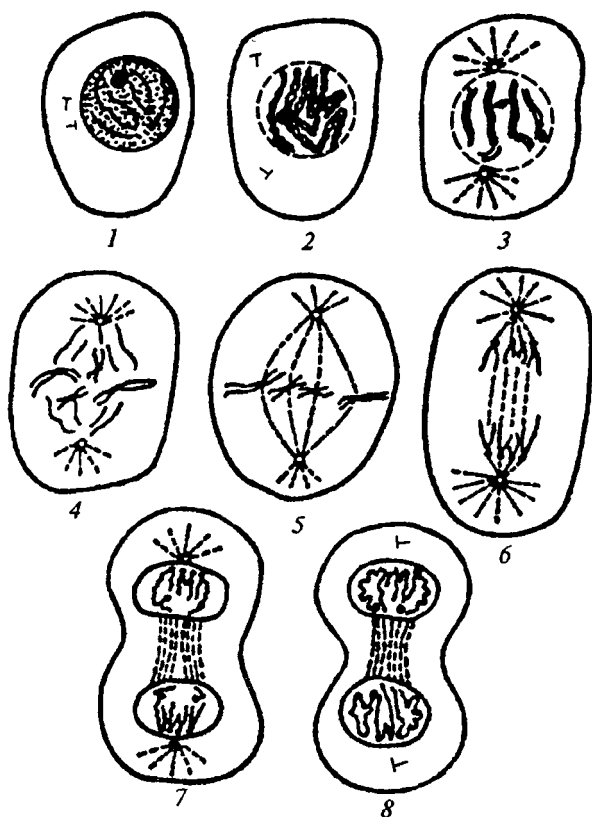


Рисунок 20. Схема митоза в животной клетке: 1 — постсинтетический период интерфазы; 2, 3 — профаза; 4, 5 — метафаза; 6 — анафаза; 7, 8 — телофаза

центросомных (полюсных), которые тянутся от полюса к полюсу клетки. Каждая двойная хромосома прикрепляется к микротрубочкам веретена деления. Хромосомы как бы выталкиваются микротрубочками в область экватора клетки, т.е. располагаются на равном расстоянии от полюсов. Они лежат в одной плоскости и образуют так называемую *экваториальную*, или *метафазную*, *пластинку*. В метафазе отчетливо видно двойное строение хромосом, соединенных только в области центromеры. В этот период легко подсчитывать число хромосом, изучать их морфологические особенности.

В *анафазе* дочерние хромосомы с помощью микротрубочек веретена деления растягиваются к полюсам клетки. Во время движения дочерние хромосомы несколько изгибаются

наподобие шпильки, концы которой повернуты в сторону экватора клетки. Таким образом, в анафазе хроматиды удвоенных в интерфазе хромосом расходятся к полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два диплоидных набора хромосом.

В *телофазе* происходят процессы, обратные тем, которые наблюдаются в профазе: начинается деспирализация (раскручивание) хромосом, они набухают и становятся плохо видимыми под микроскопом. Вокруг хромосом у каждого полюса из мембранных структур цитоплазмы формируется ядерная оболочка, в ядрах возникают ядрышки. Разрушается веретено деления.

На стадии телофазы происходит разделение цитоплазмы (цитотомия) с образованием двух клеток. В клетках животных плазматическая мембрана начинает впячиваться внутрь в области экватора. В результате впячивания образуется непрерывная борозда, опоясывающая клетку по экватору и постепенно разделяющая одну клетку на две.

В клетках растений в области экватора из остатков нитей веретена деления возникает бочковидное образование — *фрагмопласт*. В эту область со стороны полюсов клетки устремляются многочисленные пузырьки комплекса Гольджи, которые сливаются друг с другом. Содержимое пузырьков образует клеточную пластинку, которая делит клетку на две дочерние, а мембрана пузырьков Гольджи образует недостающие цитоплазматические мембраны этих клеток. Впоследствии на клеточную пластинку со стороны каждой из дочерних клеток откладываются элементы клеточной оболочки.

В результате митоза из одной клетки возникают две дочерние клетки с тем же набором хромосом, что и в материнской клетке.

Биологическое значение митоза состоит, таким образом, в строго одинаковом распределении между дочерними клетками материальных носителей наследственности — молекул ДНК, входящих в состав хромосом. Благодаря равномерному распределению реплицированных хромосом происходит восстановление органов и тканей после повреждения. Митотическое деление клеток является также цитологической основой бесполого размножения организмов.



Амитоз, или прямое деление, — это деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования веретена деления (хромосомы в световом микроскопе вообще неразличимы). Такое деление встречается у одноклеточных организмов (например, амитозом делятся полиплоидные большие ядра инфузорий), а также в некоторых высокоспециализированных клетках растений и животных с ослабленной физиологической активностью, дегенерирующих, обреченных на гибель, либо при различных патологических процессах, таких как злокачественный рост, воспаление и т.п. Амитоз можно наблюдать в тканях растущего клубня картофеля, эндосперме, стенках завязи пестика и паренхиме черешков листьев. Такой тип деления характерен для клеток печени, хрящевых клеток, роговицы глаза.

Очень часто при амитозе наблюдается только деление ядра: в этом случае могут возникнуть двух- и многоядерные клетки. Если же за делением ядра следует деление цитоплазмы, то распределение клеточных компонентов, как и ДНК, осуществляется произвольно.

Амитоз в отличие от митоза является самым экономичным способом деления, так как энергетические затраты при этом весьма незначительны.

К амитозу близко клеточное деление у прокариот. Бактериальная клетка содержит чаще всего только одну, кольцевую, молекулу ДНК, прикрепленную к клеточной мембране. Перед делением клетки ДНК реплицируется, и образуются две идентичные молекулы ДНК, каждая из которых также прикреплена к клеточной мембране. При делении клетки клеточная мембрана врастает между этими двумя молекулами ДНК, так что в конечном итоге в каждой дочерней клетке оказывается по одной идентичной молекуле ДНК. Такой процесс получил название *прямого бинарного деления*.



Мейоз — это особый способ деления клеток, в результате которого происходит редукция (уменьшение) числа хромосом вдвое. Впервые он был описан В. Флеммингом в 1882 г. у животных и Э. Страсбургером в 1888 г. у растений. С помощью мейоза образуются споры и половые клетки — гаметы. В результате редукции хромосомного набора в каждую гаплоидную спору и гамету попадает по одной хромосоме из каждой пары хромосом, имеющих в данной диплоидной клетке. В ходе дальнейшего процесса оплодотворения (слияния гамет) организм нового поколения получит опять диплоидный набор хромосом, т.е. кариотип организмов данного вида в ряду поколений остается постоянным. Таким образом, важнейшее значение мейоза заключается в обеспечении постоянства кариотипа в ряду поколений организмов данного вида при половом размножении.

Мейоз включает два быстро следующих одно за другим деления (рис. 21). Перед началом мейоза каждая хромосома реплицируется (удваивается в S-периоде интерфазы). В течение некоторого времени две ее образовавшиеся копии остаются связанными друг с другом центромерой. Следовательно, в каждом ядре, в котором начинается мейоз, содержится эквивалент четырех наборов гомологичных хромосом (4с).

Второе деление мейоза следует практически сразу за первым, и синтез ДНК в промежутке между ними не происходит (т.е., по сути дела, между первым и вторым делением отсутствует интерфаза).

Первое мейотическое (редукционное) деление приводит к образованию из диплоидных клеток ($2n$) гаплоидных клеток (n). Оно начинается с *профазы I*, в которой осуществляется так же, как и в митозе, упаковка наследственного материала (спирализация хромосом). Одновременно происходит сближение гомологичных (парных) хромосом своими одинаковыми участками — *конъюгация* (событие, которое в митозе не наблюдается). В результате конъюгации образуются хромосомные пары — *биваленты*. Каждая хромосома, вступая в мейоз, как отмечалось выше, имеет удвоенное содержание

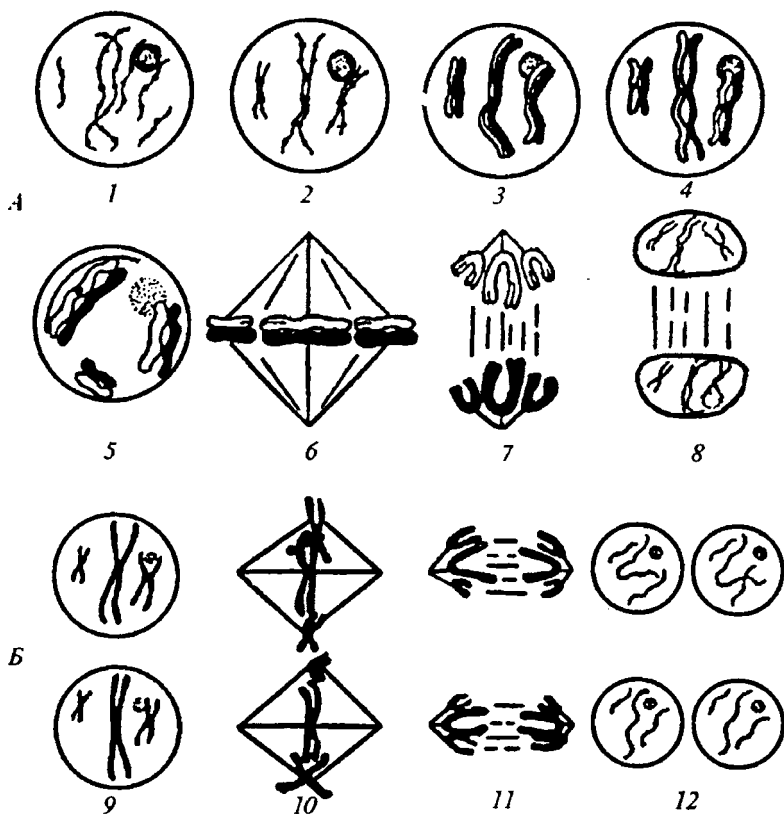


Рисунок 21. Схема мейоза: А, Б — первое (1—8) и второе (9—12) деления: 1—5 — профза I; 6 — метафаза I; 7 — анафаза I; 8 — телофаза I; 9 — профза II; 10 — метафаза II; 11 — анафаза II; 12 — телофаза II

наследственного материала и состоит из двух хроматид, поэтому бивалент состоит из 4 нитей. Когда хромосомы находятся в конъюгированном состоянии, продолжается их дальнейшая спирализация. При этом отдельные хроматиды гомологичных хромосом переплетаются, перекрещиваются между собой. В последующем гомологичные хромосомы несколько отталкиваются одна от другой. В результате этого в местах переплетения хроматид может происходить их разрыв, и как следствие в процессе воссоединения разрывов хроматид гомологичные хромосомы обмениваются соответствующими участками. В результате хромосома, пришедшая к данному организму от отца, включает участок материнской хромосомы, и наоборот. Перекрест гомологичных хромосом,

сопровождающийся обменом соответствующими участками между их хроматидами, называется *кроссинговером*. После кроссинговера в дальнейшем расходятся уже измененные хромосомы, т. е. с другим сочетанием генов. Являясь процессом закономерным, кроссинговер приводит каждый раз к обмену разными по величине участками и обеспечивает таким образом эффективную рекомбинацию материала хромосом в гаметах.

Биологическое значение кроссинговера чрезвычайно велико, поскольку генетическая рекомбинация позволяет создавать новые, ранее не существовавшие комбинации генов, что может повышать выживаемость организмов.

В *метафазе I* завершается формирование веретена деления. Его нити прикрепляются к кинетохору хромосом, объединенных в биваленты. В результате нити, связанные с кинетохором гомологичных хромосом, устанавливают биваленты в плоскости экватора веретена деления.

В *анафазе I* гомологичные хромосомы отделяются друг от друга и расходятся к полюсам клетки. При этом к каждому полюсу отходит гаплоидный набор хромосом (каждая хромосома состоит из двух хроматид).

В *телофазе I* у полюсов веретена собирается одиночный гаплоидный набор хромосом, в котором каждый вид хромосом представлен уже не парой, а одной хромосомой, состоящей из двух хроматид. В короткой по продолжительности телофазе I восстанавливается ядерная оболочка, после чего материнская клетка делится на две дочерние.

Таким образом, образование бивалентов при конъюгации гомологичных хромосом в профазе I мейоза создает условия для последующей редукции числа хромосом. Формирование гаплоидного набора в гаметах обеспечивается расхождением в анафазе I не хроматид, как в митозе, а гомологичных хромосом, которые ранее были объединены в биваленты.

Вслед за *телофазой I* деления следует короткая интерфаза, в которой ДНК не синтезируется, и клетки приступают к следующему делению, которое сходно с обычным митозом. *Профаза II* непродолжительная. Ядрышки и ядерная оболочка разрушаются, а хромосомы укорачиваются и утолщаются. Центриоли, если они присутствуют, перемещаются к противоположным полюсам клетки, появляются нити веретена

деления. В *метафазе II* хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости. В *анафазе II* в результате движения нитей веретена деления осуществляется разделение хромосом на хроматиды, так как происходит разрушение их связей в области центромер. Каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой. С помощью нитей веретена деления хромосомы растягиваются к полюсам клетки. *Телофаза II* характеризуется исчезновением нитей веретена деления, обособлением ядер и цитокинезом, завершающимся образованием из двух гаплоидных клеток четырех гаплоидных клеток. В целом после мейоза (I и II) из одной диплоидной клетки образуются 4 клетки с гаплоидным набором хромосом.

Редукционное деление является по сути механизмом, препятствующим непрерывному увеличению числа хромосом при слиянии гамет, без него при половом размножении число хромосом удваивалось бы в каждом новом поколении. Иными словами, благодаря мейозу поддерживается определенное и постоянное число хромосом во всех поколениях любого вида растений, животных и грибов. Другое важное значение мейоза заключается в обеспечении чрезвычайного разнообразия генетического состава гамет как в результате кроссинговера, так и в результате различного сочетания отцовских и материнских хромосом при их независимом расхождении в анафазе I мейоза, что обеспечивает появление разнообразного и разнокачественного потомства при половом размножении организмов.



41 Что значит «клетка — открытая биологическая система»?

Клетка является элементарной живой системой. На уровне клетки проявляются большинство основных свойств живой материи — обмен веществ и энергии, рост, развитие, раздражение, самовоспроизведение. Мы можем выделить из клетки отдельные ее компоненты или даже молекулы и убедиться, что многие из них обладают специфическими функциональными особенностями. Так, например, выделенные актин-миозиновые фибриллы могут сокращаться в ответ на добавление АТФ; вне клетки активно «работают» многие

ферменты, участвующие в синтезе или распаде сложных биологических молекул; выделенные рибосомы в присутствии необходимых факторов могут синтезировать белок; в настоящее время разработаны неклеточные системы ферментативного синтеза нуклеиновых кислот и т.д. Можно ли считать все эти отдельно взятые внутриклеточные компоненты живыми? Вероятно, нет, потому что они обладают только определенным свойством живого, а не всем комплексом таких характеристик. Только клетка является наименьшей единицей, обладающей всеми вместе взятыми свойствами, отвечающими определению «живое».

Клетка является открытой системой, поскольку ее существование возможно только в условиях постоянного обмена веществом и энергией с окружающей средой.

Клетка — не только единица строения, но и единица функционирования. Все ее системы взаимосвязаны и функционируют как единое целое (рис. 22).

Гетеротрофные клетки получают углеводы извне, а автотрофные сами создают их путем фотосинтеза (из CO_2 и H_2O , которые поступают из окружающей среды) или хемосинтеза. Большая часть углеводов расщепляется с целью высвобождения энергии. Получаемая энергия связывается в форме АТФ. Энергию АТФ клетка использует на различные жизненные процессы — синтез, выделение веществ, движение и т.д. Глюкоза и другие углеводы используются также для биосинтеза полисахаридов, которые в форме гликолипидов и гликопротеинов включаются в гликокаликс (у животных), в форме гемицеллюлозы и пектиновых веществ — в клеточную стенку растений, в форме хитина — в клеточную стенку грибов. Целлюлоза оболочек растительных клеток синтезируется на плазмалемме или в самой клеточной стенке. Автотрофные зеленые клетки передают большую часть синтезируемых ими углеводов незеленым гетеротрофным клеткам, в основном в виде сахарозы.

Бактериальные и растительные клетки сами синтезируют все 20 аминокислот, входящих в состав белков; в зеленых растительных клетках это происходит главным образом в хлоропластах. Синтез некоторых аминокислот может осуществляться в митохондриях и цитоплазме, в том числе и в животных клетках. Но животным клеткам приходится

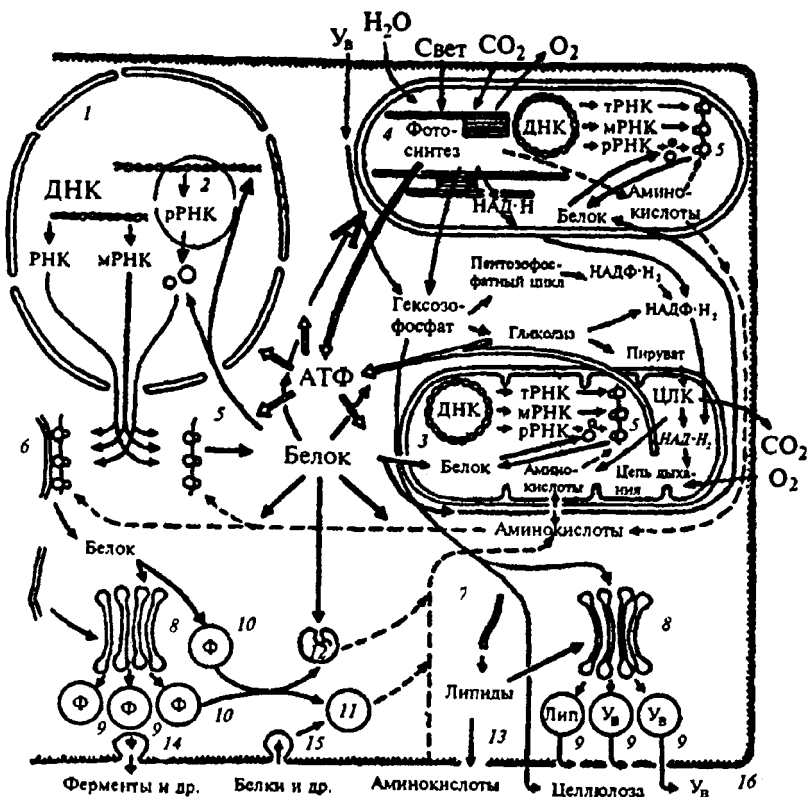


Рисунок 22. Обзор некоторых важнейших функций клетки (на схеме объединены реакции, идущие в растительных и животных клетках): 1 — ядро; 2 — ядрышко; 3 — митохондрия; 4 — хлоропласт; 5 — полисома; 6 — гранулярный эндоплазматический ретикулум; 7 — гладкий эндоплазматический ретикулум; 8 — система Гольджи; 9 — пузырьки Гольджи; 10 — первичные лизосомы; 11 — фагосома; 12 — аутофагосома; 13 — плазмалемма; 14 — экзоцитоз; 15 — эндоцитоз; 16 — клеточная стенка; Ф — фермент; Ув — углеводород; Лип — липид; ЦЛК — цикл лимонной кислоты (цикл Кребса)

получать из окружающей среды по крайней мере незаменимые аминокислоты.

Животные клетки могут поглощать и белки, в основном путем эндоцитоза, и расщепляют их затем в лизосомах до аминокислот. Зеленые растительные клетки, напротив, могут передавать аминокислоты другим клеткам.

Белки, в том числе и ферменты, синтезируются на рибосомах с участием иРНК и тРНК. Этот синтез идет главным

образом в цитоплазме, а также в хлоропластах и митохондриях. Из цитоплазмы белки переходят в клеточное ядро (гистоновые и негистоновые белки хромосом, белки субъединиц рибосом и др.), в митохондрии и хлоропласты.

На рибосомах, связанных с ЭР, синтезируются резервные и экспортные белки, которые при участии комплекса Гольджи путем экзоцитоза покидают клетку.

Все эти и другие процессы осуществляются путем реализации генетической информации, которая сосредоточена в молекулах ДНК ядра, пластид и митохондрий. В названных органеллах происходит репликация ДНК — необходимая предпосылка их идентичного деления и клетки в целом, а также транскрипция, обеспечивающая появление различных видов РНК. На рибосомах при участии всех типов РНК осуществляется трансляция — конечный этап реализации генетической информации — синтез белков. Посредством белков регулируются синтез и расщепление веществ в клетке, синтез АТФ, клеточный рост, подготовка и осуществление деления клетки и другие процессы.

Таким образом, клетка является открытой биологической системой, наименьшей единицей жизни — единицей строения, функционирования, размножения организмов и их взаимосвязи с окружающей средой.

Глава третья

Организм — биологическая система



42 Какова структурная организация многоклеточных организмов?

Для современных живых организмов характерны различные формы структурной организации:

высокодифференцированные одноклеточные организмы (как, например, простейшие);

более крупные, многоядерные организмы со сложной морфологической дифференцировкой, без клеточных перегородок (такая структура называется сифональной или сифоновой);

организмы, которые представляют собой объединения клеток (например, колониальные организмы). Колонии возникают путем клеточного деления. Клетки в них образуют морфологическое и функциональное единство. В высокоорганизованных колониях (например, у вольвокса) имеет место разделение функций между клетками. В колониях есть вегетативные клетки, обеспечивающие движение и питание, и генеративные, служащие для размножения. Такие колонии можно считать простейшими многоклеточными организмами.

Тело *многоклеточных организмов* состоит из огромного множества клеток, которые дифференцированы по строению и выполняемым функциям. Многоклеточные организмы в свою очередь подразделяются на многоклеточные организмы без истинных тканей и многоклеточные организмы с истинными тканями. Тело многоклеточных организмов без истинных тканей не дифференцировано на органы и не содержит тканей. Такую структурную организацию имеют грибы, большинство водорослей и некоторые моховидные (например, печеночные мхи). У грибов гифы могут объединяться в ложные ткани: переплетаясь, они образуют плетеную ткань, а срастаясь — псевдопаренхиму. Из такой ложной ткани у шляпочных грибов образуются плодовые тела. У нитчатых водорослей

клетки, размножаясь поперечным делением, образуют один ряд — нитчатый таллом (спирогира, улотрикс). Иногда возникают плоские талломы, когда клетки делятся в продольном и поперечном направлениях (ульва). У некоторых форм появляется полярная дифференцировка: у них есть растущий конец таллома и прикрепляющийся к субстрату базальный ризоид (улотрикс). У более высокоорганизованных форм наблюдается ветвление таллома.

Тело многоклеточных организмов с истинными тканями дифференцировано на органы, которые состоят из различных тканей. Такую структурную организацию имеют растения и большинство животных.

У растений, за исключением моховидных, выделяют *корень* и *побег* (стебель с листьями и почками). У моховидных функцию корня выполняют *ризоиды* — нитевидные вытянутые клетки нижней части стебля. Почти все растения автотрофы, и поэтому им необходима большая поверхность, поглощающая свет. Это достигается благодаря ветвлению стеблей и огромному количеству листьев, расположенных на стеблях. Листья обычно размещены в пространстве таким образом, что они не затевают друг друга. Развитие большой поверхности у наземных растений приводит к огромным потерям воды в результате транспирации (испарения) через листья. Эти потери постоянно восполняются из почвы. Чтобы обеспечить всасывание воды и минеральных веществ из почвы, корневая система растений сильно ветвится. Растения ведут прикрепленный образ жизни, и поэтому для них характерна радиальная симметрия.

Животные ведут подвижный, реже прикрепленный (только водные формы) или паразитический образ жизни. Для свободы перемещения им, в отличие от растений, необходима минимальная поверхность и компактная форма тела. Большинству животных свойственна билатеральная симметрия тела и его вытянутость в направлении движения. У прикрепленных форм обычно радиальная симметрия. Прочность тела животных обеспечивается *скелетными образованиями*, которые находятся либо на поверхности тела (у моллюсков, членистоногих и др.), либо внутри его (хордовые и др.). Передвижению животных в поисках пищи, партнера для спаривания, спасения от хищников способствует хорошо развитая *мышечная система*, которая

вместе со скелетными образованиями формирует *опорно-двигательную систему*. Все животные — гетеротрофы. Питаясь, они получают источники энергии и вещества, а также витамины, минеральные соли и воду. В зависимости от способа питания у них в процессе эволюции возникли разнообразные формы ротовых аппаратов и сложный пищеварительный тракт. Клетки и ткани у многоклеточных организмов образуют многочисленные органы, которые объединяются в *системы органов* — кровеносную, дыхательную, пищеварительную, выделительную, половую, нервную и эндокринную, согласованная работа которых обеспечивает целостное функционирование организма животного.



43

Что такое ткани и каковы особенности их строения в связи с выполняемыми функциями?

Тканью называется группа клеток, сходных по происхождению, строению и приспособленных к выполнению определенных функций. Ткани возникли у растений в связи с выходом их на сушу и наибольшей специализации достигли у покрытосеменных. Важнейшими тканями растений являются *образовательные, покровные, проводящие, механические и основные*. Они могут быть простыми и сложными. Простые ткани состоят из одного типа клеток (например, колленхима), а сложные — из разных (например, эпидерма, ксилема, флоэма и др.).

Образовательные ткани, или меристемы, участвуют в образовании всех постоянных тканей растения. Главной особенностью клеток меристемы является способность к постоянному делению и дифференциации, т.е. превращению в клетки постоянных тканей. Однородные, плотно сомкнутые живые тонкостенные меристематические клетки заполнены густой цитоплазмой, имеют крупное ядро и мелкие вакуоли.

По происхождению меристемы бывают *первичные* и *вторичные*. Первичная меристема составляет зародыш семени, а у взрослого растения сохраняется на кончике корней и верхушках побегов (в почках), что делает возможным их нарастание в длину. Дальнейшее разрастание корня и стебля

по диаметру обеспечивается вторичными меристемами — камбием и феллогеном.

По расположению в теле растения различают *верхушечные* (апикальные), *боковые* (латеральные), *вставочные* (интеркалярные) и *раневые* (травматические) меристемы.

Покровные ткани располагаются на поверхности всех органов растения. Они выполняют главным образом защитную функцию — защищают растения от механических повреждений, проникновения микроорганизмов, резких колебаний температуры, излишнего испарения и т.п. В зависимости от происхождения различают три группы покровных тканей — эпидермис, перидерму и корку (рис. 23).

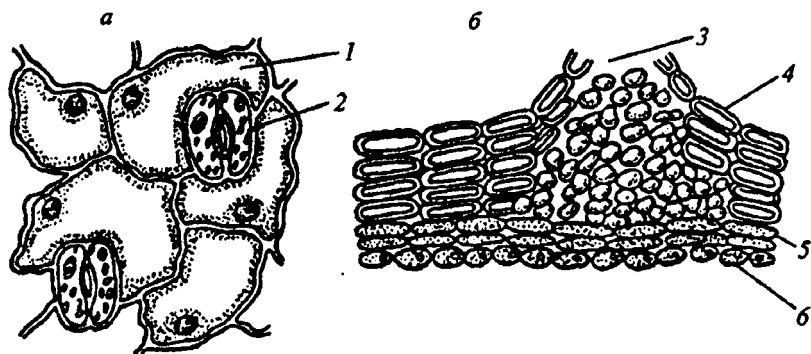


Рисунок 23. Строение кожицы (а) и перидермы (б): 1 — клетки кожицы; 2 — устьице; 3 — чечевичка; 4 — пробка; 5 — пробковый камбий; 6 — пробковая кожица

Эпидермис (*эпидерма*, *кожица*) — первичная покровная ткань, расположенная на поверхности листьев и молодых зеленых побегов. Она состоит из одного слоя живых, плотно сомкнутых клеток, не имеющих хлоропластов. Оболочки клеток обычно извилистые, что обуславливает их прочное смыкание. Наружная поверхность клеток этой ткани часто одета кутикулой или восковым налетом, что является дополнительным защитным приспособлением. В эпидерме листьев и зеленых стеблей имеются устьица, которые регулируют водный и воздушный режим растения.

Перидерма, или пробка, — вторичная покровная ткань, сменяющая эпидермис у многолетних растений. Ее образование связано с деятельностью вторичной меристемы —

феллогена (пробкового камбия), клетки которого делятся тангенциально и дифференцируются в центробежном направлении в пробку (феллему), а в центростремительном — в слой живых паренхимных клеток (феллодерму).

Клетки пробки пропитаны жироподобным веществом — суберином и не пропускают воду и воздух, поэтому содержимое клеток отмирает, и они заполняются воздухом. Многослойная пробка образует вокруг стебля своеобразный чехол, надежно предохраняющий растение от неблагоприятных воздействий окружающей среды. Для газообмена и транспирации живых тканей, лежащих под пробкой, в ней имеются особые образования — чечевички. Это разрывы в пробке, заполненные рыхло расположенными клетками.

Корка образуется у деревьев и кустарников на смену пробке. В более глубоко лежащих тканях коры закладываются новые участки феллогена, формирующие новые слои пробки. Вследствие этого наружные ткани изолируются от центральной части стебля, деформируются и отмирают. На поверхности стебля постепенно образуется комплекс мертвых тканей, состоящий из нескольких слоев пробки и отмерших участков коры. Толстая корка служит более надежной защитой растению, чем одна только пробка.

Проводящие ткани служат для передвижения веществ в растении и являются главной составной частью ксилемы и флоэмы.

Ксилема — это главная водопроводящая ткань сосудистых растений. Она также участвует в транспорте минеральных веществ и запасании питательных веществ, выполняет опорную функцию. В состав ксилемы входят трахеиды и трахеи (сосуды), древесинная паренхима и механическая ткань. Трахеиды представляют собой узкие, сильно вытянутые в длину мертвые клетки с заостренными концами и одревесневшими оболочками. Проникновение растворов из одной трахеиды в другую происходит путем фильтрации через поры — углубления, затянутые поровой мембраной. Ток жидкости по трахеидам медленный, так как поровая мембрана препятствует движению воды. Трахеиды встречаются у всех высших растений, а у большинства хвощей, плаунов, папоротников и голосеменных служат единственным

проводящим элементом ксилемы. У покрытосеменных растений наряду с трахеидами имеются сосуды. Сосуды — это полые трубки, состоящие из отдельных члеников, расположенных друг над другом. В члениках на поперечных стенках образуются сквозные отверстия, благодаря чему скорость тока растворов по сосудам многократно увеличивается. Оболочки сосудов пропитываются лигнином и придают стеблю дополнительную прочность (рис. 24).

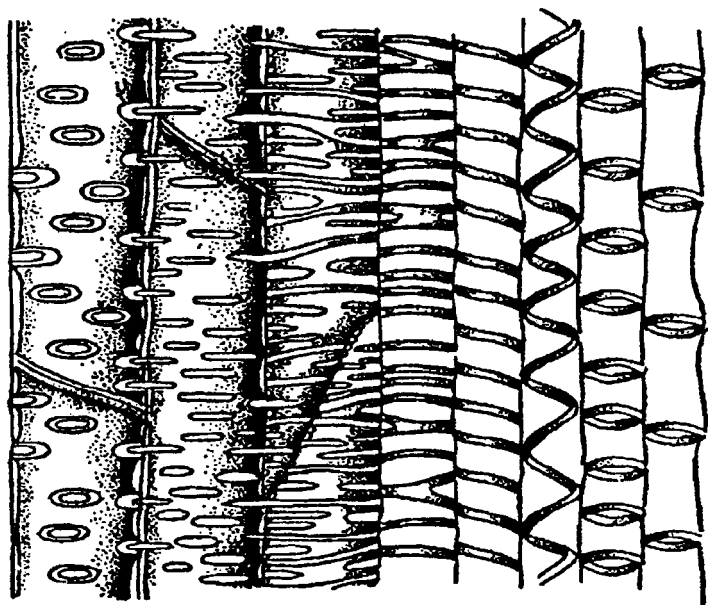


Рисунок 24. Вторичная оболочка сосудов ксилемы

Флоэма проводит органические вещества, синтезированные в листьях, ко всем органам растения (нисходящий ток). Как и ксилема, она является сложной тканью и состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами, лубяной паренхимы и лубяных волокон. Ситовидные трубки образованы живыми клетками, расположенными одна над другой. Их поперечные стенки пронизаны мелкими отверстиями, образующими как бы сито (рис. 25). Клетки ситовидных трубок лишены ядер, но содержат в центральной части цитоплазму, тяжи которой через сквозные отверстия в поперечных перегородках проходят в соседние клетки. Ситовидные трубки, как и сосуды, проходят по всей длине растения.

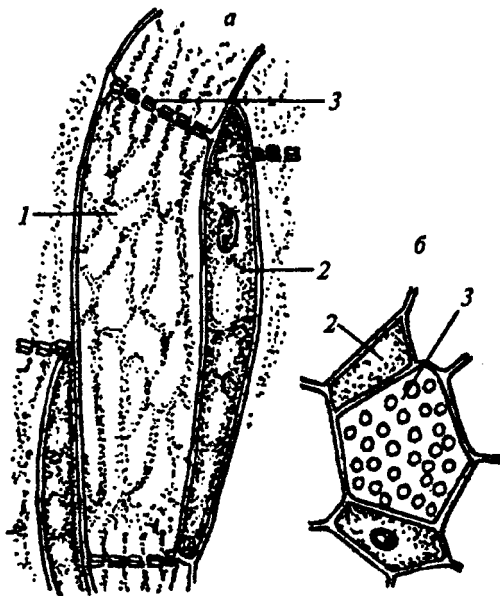


Рисунок 25. Ситовидная трубка и клетки-спутницы: а — продольный срез; б — поперечный срез на уровне ситовидной пластинки: 1 — членик ситовидной трубки; 2 — клетка-спутница; 3 — ситовидная пластинка на поперечной стенке членика

Клетки-спутницы соединены с члениками ситовидных трубок многочисленными плазмодесмами и, по-видимому, выполняют часть функций, утраченных ситовидными трубками (синтез ферментов, образование АТФ).

Ксилема и флоэма находятся в тесном взаимодействии друг с другом и образуют в органах растения особые комплексные группы — проводящие пучки.

Механические ткани обеспечивают прочность органов растений. Они составляют каркас, поддерживающий все органы растений, противодействуя их излому, сжатию, разрыву. Основными чертами строения клеток механических тканей, обеспечивающими их прочность и упругость, являются мощное утолщение и одревеснение их оболочек, тесное смыкание между клетками, отсутствие перфораций в клеточных стенках (рис. 26).

Механические ткани наиболее развиты в стебле, где они представлены лубяными и древесинными волокнами. В корнях механическая ткань сосредоточена в центре органа.



Рисунок 26. Механические ткани: а — уголковая колленхима из черешка бегонии; б — склеренхима из стебля ржи; в — каменистые клетки из плода груши

В зависимости от формы клеток, их строения, физиологического состояния и способа утолщения клеточных оболочек различают три вида механической ткани: колленхиму, склеренхиму, склереиды.

Колленхима представлена живыми паренхимными клетками с неравномерно утолщенными оболочками, делающими их особенно хорошо приспособленными для укрепления молодых растущих органов. Будучи первичными, клетки колленхимы легко растягиваются и практически не мешают удлинению той части растения, в которой находятся. Обычно колленхима располагается отдельными тяжами или непрерывным цилиндром под эпидермой молодого стебля и черешков листьев, а также окаймляет жилки в листьях двудольных.

Склеренхима состоит из вытянутых клеток с равномерно утолщенными, часто одревесневшими оболочками, содержимое которых отмирает на ранних стадиях. Оболочки склеренхимных клеток обладают высокой прочностью, близкой к прочности стали. Эта ткань широко представлена в вегетативных органах наземных растений и составляет их осевую опору.

Различают два типа склеренхимных клеток: волокна и склереиды. *Волокна* — это длинные тонкие клетки, обычно собранные в тяжи или пучки (например, лубяные или древесинные волокна).

Склереиды — это округлые мертвые клетки с очень толстыми одревесневшими оболочками. Ими образованы семенная кожура, скорлупа орехов, косточки вишни, сливы, абрикоса; они придают мякоти груш характерный крупитчатый характер.

Основная ткань, или *паренхима*, состоит из живых, обычно тонкостенных клеток, которые составляют основу органа (откуда и название ткани). В ней размещены механические, проводящие и другие постоянные ткани. Основная ткань выполняет ряд функций, в связи с чем различают *ассимиляционную (хлоренхиму)*, *запасную*, *воздухоносную (аэренхиму)* и *водоносную паренхиму*.

Клетки ассимиляционной ткани содержат хлоропласты и выполняют функцию фотосинтеза. Основная масса этой ткани сосредоточена в листьях (см. вопрос 136), меньшая часть — в молодых зеленых стеблях.

В клетках запасной паренхимы откладываются белки, жиры, углеводы и другие вещества. Она хорошо развита в стеблях древесных растений, в корнеплодах, клубнях, луковицах, плодах и семенах. У растений пустынных местобитаний (кактусы, агавы, алоэ) и солончаков в стеблях и листьях имеется водоносная паренхима, служащая для запасания воды (например, у крупных экземпляров кактусов из рода карнегия в тканях содержится до 2-3 тыс. л воды). У водных и болотных растений развивается особый тип основной ткани — *воздухоносная паренхима*, или *аэренхима*. Клетки аэренхимы образуют крупные воздухоносные межклетники, по которым воздух доставляется к тем частям растения, связь которых с атмосферой затруднена.

У животных различают четыре типа тканей: эпителиальную, соединительную, мышечную и нервную.

Эпителиальная ткань, или *эпителий*, обычно имеет вид пласта клеток, покрывающего тело животного или выстилающего его внутренние полости. Через слой покровного эпителия многих животных происходит газообмен между организмом и окружающей средой. В то же время он защищает животное от проникновения извне вредных веществ и микроорганизмов и предохраняет его от потери веществ, необходимых для его жизнедеятельности (например, воды). В некоторых органах клетки эпителия вырабатывают тот или иной секрет; эпителий, содержащий секреторные клетки, именуется железистым.

Клетки эпителия прилегают друг к другу плотно или между ними имеются щели, по которым циркулирует тканевая жидкость. Межклеточное вещество, как правило, неразвито. Клетки эпителия почти всегда имеют одно ядро.

Пласты эпителия слагаются из клеток различной формы. В зависимости от числа слоев клеток в пласте эпителий бывает *однослойным* и *многослойным*. По форме клеток однослойный эпителий подразделяют на плоский, кубический и цилиндрический (рис. 27). В многослойном эпителии клетки основного слоя имеют обычно кубическую или цилиндрическую форму, вышележащие клетки несколько уплощены, а поверхностные становятся плоскими. Нередко наружные клетки ороговевают и отмирают. У большинства беспозвоночных животных эпителий покровов выделяет на поверхность плотную оболочку — кутикулу.

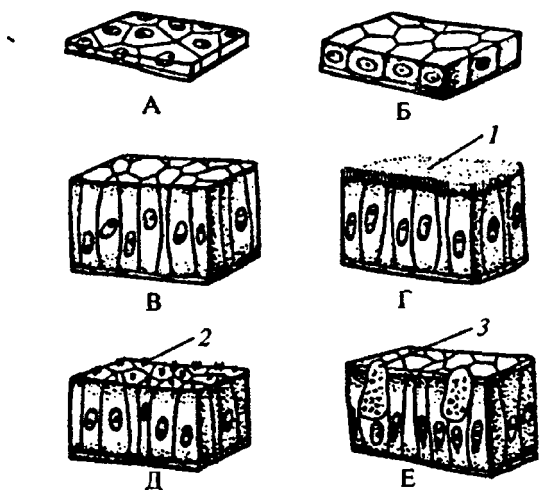


Рисунок 27. Типы эпителиальной ткани: А — плоский; Б — кубический; В — столбчатый; Г — ресничный (мерцательный) столбчатый эпителий; Д — сенсорный; Е — железистый эпителий; 1 — ресничка; 2 — чувствительные волоски; 3 — бокаловидные клетки

Соединительная ткань участвует в образовании связок и прослоек между органами, а также скелета многих животных. Некоторые виды этой ткани (кровь, лимфа) осуществляют перенос веществ по всему телу. Строение различных видов соединительной ткани разнообразно. Но все они сходны в том, что клетки их выделяют межклеточное (основное) вещество. В одних типах ткани оно мягкое и может содержать коллагеновые (дающие при вываривании клей) или эластиновые волокна, расположенные беспорядочно, параллельно

друг другу (в сухожилиях) или крест-накрест (в фасциях). В других типах соединительной ткани межклеточное вещество прочное и плотное. Различают следующие основные виды соединительной ткани (рис. 28):

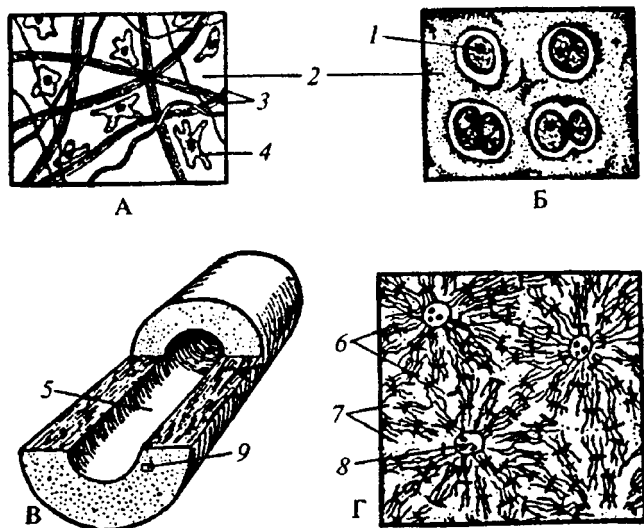


Рисунок 28. Типы соединительной ткани: А — рыхлая (волокнистая) соединительная ткань; Б — хрящ; В — кость; Г — микроскопическая структура кости: 1 — хрящевые клетки; 2 — основное вещество; 3 — волокно; 4 — соединительные клетки; 5 — костномозговая полость; 6 — костные клетки; 7 — костные пластинки; 8 — гаверсов канал; 9 — участок, представленный в увеличенном виде на Г

— *рыхлая волокнистая ткань* складывается из редко расположенных звездчатых клеток, переплетающихся волокон и тканевой жидкости, заполняющей промежутки между клетками и волокнами; обнаруживается обычно в прослойках между органами;

— *плотная волокнистая ткань* состоит в основном из пучков коллагеновых волокон. Аморфного межклеточного вещества мало, немногочисленные клетки расположены между пучками волокон. Такая ткань образует связки, сухожилия глубокие слои кожи позвоночных животных;

— *хрящевая ткань* состоит из округлых или овальных клеток, лежащих в капсулах среди мощно развитого плотного твердого межклеточного вещества, которое обычно складывается из переплетения тонких волокон и основной бесструктурной

субстанции. Межклеточное вещество в этой ткани эластичное при надавливании, гибкое и его легко разрезать; в нем нет кровеносных сосудов. Хрящи входят в состав скелета многих животных;

— *костная ткань* отличается тем, что ее межклеточное вещество из-за отложения солей кальция приобретает твердость и содержит гаверсовы каналы с кровеносными сосудами и нервами. Костные клетки (остеоциты) располагаются в основном концентрическими рядами вокруг гаверсовых каналов и связаны между собой плазматическими отростками. Костная ткань свойственна позвоночным животным. Эта ткань образует кости;

Мышечная ткань — основной элемент мышц животных. Ее клетки способны к обратимому сокращению под действием разных раздражителей, что обуславливает движение животных. Мышечная ткань слагается из отдельных мышечных волокон, в которых расположены тончайшие сократительные волокна — миофибриллы.

Различают три типа мышечной ткани: скелетную (или поперечно-полосатую), сердечную и гладкую (рис. 29).

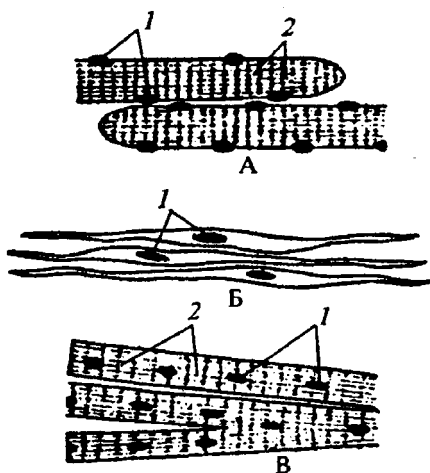


Рисунок 29. Типы мышечной ткани: А — волокна скелетной мышцы; Б — гладкие мышечные волокна; В — волокна сердечной мышцы; 1 — ядро; 2 — поперечная полосатость

Сокращение *скелетных мышц* осуществляется произвольно под управлением соматических нервов, в отличие от

сердечной и гладких мышц, управляемых вегетативной нервной системой. Как следует из названия, скелетные мышцы прикрепляются к костям скелета; сердечная мышца образует основную массу ткани сердца, а гладкие мышцы — мышечные слои внутренних органов (пищеварительного тракта, кровеносных сосудов, матки, мочевого пузыря и др.); у низших животных гладкая ткань образует всю массу их мышц.

Скелетные мышцы состоят из пучков, образуемых множеством многоядерных волокон диаметром от 0,01 до 0,1 мм и длиной от 1 до 40 мм. Эти волокна в свою очередь состоят из более тонких мышечных фибрилл. При наблюдении в световой микроскоп они имеют поперечную исчерченность, заключающуюся в правильном чередовании светлых и темных дисков. Каждая мышечная фибрилла состоит в среднем из 2500 протофибрилл, представляющих собой удлинённые полимеризованные молекулы белков миозина и актина. При сокращении мышечных волокон актиновые нити вдвигаются в промежутки между толстыми миозиновыми нитями. Причиной «скольжения» является химическое взаимодействие между актином и миозином в присутствии ионов Ca^{2+} и АТФ.

Сердечная мышца также состоит из волокон, но обладает иными свойствами, что связано с ее структурой. Ее волокна расположены не параллельным пучком, а ветвями. Кроме того, соседние волокна соединены между собой конец в конец. Благодаря этому все волокна сердечной мышцы образуют единую сеть, хотя каждое волокно заключено в отдельную мембрану. Между волокнами, соединенными своими концами, образуется множество контактов, которые позволяют нервному импульсу поступать от одного волокна к другому. Вся сердечная мышца сокращается одновременно и также одновременно расслабляется.

Клетки гладких мышц лишены поперечной исчерченности, так как у них отсутствует упорядоченное расположение нитей актина и миозина. Клетки гладких мышц веретенообразные, длиной около 0,1 мм, с одним ядром в центре.

Источником энергии для мышечного сокращения служат АТФ, креатинфосфат, а также — при интенсивной мышечной работе — запасы углеводов в форме гликогена и жирные кислоты.

Скелетные мышцы произвольного действия способны к быстрым сокращениям, развивают большую мощность, потребляют при работе много энергии, быстро утомляются. В отличие от скелетных гладкие мышцы непроизвольного действия обладают медленной реакцией, способны к поддержанию длительного сокращения с очень малой затратой энергии.

Следует дополнить, что скелетные мышцы позвоночных состоят из волокон по меньшей мере двух типов — «быстрых» и «медленных». «Быстрые» волокна содержат меньше миоглобина и называются белыми, а «медленные», с большим количеством миоглобина, — красными. Мышца может состоять только из «быстрых», только из «медленных» волокон или из тех и других.

Нервная ткань выполняет функции восприятия, переработки, хранения и передачи информации, поступающей как из окружающей среды, так и изнутри организма. Деятельность нервной системы обеспечивает реакцию организма на различные раздражения и координацию работы разных органов животных. Строение нервных клеток — *нейронов* — см. в вопросе 177.



44

Какие способы питания характерны для живых организмов?

Все живые организмы питаются. Питание — это процесс получения организмом питательных веществ и энергии из окружающей среды. И то и другое организмы получают из пищи и используют ее как источник энергии и веществ, необходимых для поддержания их высокоупорядоченной структуры, роста и других процессов жизнедеятельности. В пище содержатся органические вещества (прежде всего углеводы, а также липиды и белки), которые и являются источником энергии.

Живые организмы различаются по тому, какую пищу они используют. Многие организмы способны сами синтезировать питательные вещества. Такие организмы называются *автотрофами* (от гр. *autos* — сам, *trophe* — пища, питание). Другие организмы используют в качестве пищи готовые органические вещества (в том числе углерод органического происхождения).

Такие организмы называются *гетеротрофами* (от гр. *heteros* — иной, разный). В отличие от гетеротрофов автотрофы сами синтезируют органические вещества из простых неорганических соединений (источником углерода для них является атмосферный диоксид углерода).

Для осуществления процессов синтеза органических веществ необходима энергия. Автотрофные организмы могут синтезировать органические вещества за счет энергии солнечного света. Такие организмы называются *фототрофами* (от гр. *photos* — свет). Фототрофами являются практически все растения, зеленые протисты и некоторые бактерии (цианобактерии, зеленые и пурпурные бактерии).

Организмы, которые для осуществления синтеза органических веществ используют энергию окисления некоторых химических веществ, называются *хемотрофами*. К хемотрофам относятся некоторые бактерии (железобактерии, бесцветные серобактерии, нитрифицирующие бактерии).

Гетеротрофы используют в пищу готовые органические вещества, из которых они извлекают энергию, необходимую для жизнедеятельности, специфические атомы и молекулы, идущие на поддержание и возобновление клеточных структур и новообразование протопласта в процессе их роста. Вместе с пищей гетеротрофы получают также коферменты и витамины, которые не синтезируются в их организме. К гетеротрофам относятся все животные, грибы, большинство протистов, бактерий, небольшая группа растений. Некоторые бактерии, например, несерные пурпурные, содержат бактериохлорофилл и способны к фотосинтезу, при этом для построения собственных органических веществ они используют атомы углерода не из CO_2 , а из сложных органических соединений. Такие бактерии называются *фотогетеротрофами*.

Способы добывания и поглощения пищи у гетеротрофных организмов весьма разнообразны, но путь превращения питательных веществ у большинства из них очень сходен. По существу это превращение состоит из двух процессов: расщепление макромолекул на более простые (мономеры) — переваривание, всасывание простых молекул и их транспорт ко всем клеткам и тканям организма.

Известно несколько типов гетеротрофного питания. Основными из них являются: голозойный, сапротрофный, симбиотический и паразитический.

Голозойный тип питания характерен для большинства многоклеточных животных. При этом типе питания организм захватывает и направляет пищу внутрь тела, где она переваривается, всасывается и усваивается. Этот тип питания свойственен и некоторым протистам (например, амебе), осуществляющим фагоцитоз и пищеварение в фаголизосомах.

Голозойный способ питания состоит из следующих процессов: поглощение пищи, ее переваривание (ферментативное расщепление), всасывание и транспорт простых органических веществ к клеткам и тканям, ассимиляция (использование молекул клеткой для получения энергии и синтеза собственных органических веществ), экскреция (выделение из организма в окружающую среду непереваренных остатков пищи).

Сапротрофный тип питания характерен для организмов, использующих мертвый или разлагающийся органический материал. Многие сапротрофы выделяют ферменты непосредственно на продукты питания, которые под воздействием этих ферментов подвергаются расщеплению. Растворимые конечные продукты такого внеорганизменного переваривания всасываются и ассимилируются сапротрофом. К сапротрофам относятся грибы и многие бактерии.

Симбиотрофный тип питания характерен для симбиотических организмов. Например, растительноядные жвачные животные дают приют многочисленным протистам, способным переваривать целлюлозу. Последние могут существовать только в анаэробных условиях, подобных тем, которые имеются в пищеварительном тракте животных. Протисты расщепляют содержащуюся в пище хозяина целлюлозу, превращая ее в более простые соединения.

При *паразитическом* способе питания организмы получают органические вещества от организма-хозяина. Паразитический способ питания характерен для некоторых бактерий (дифтерийная и столбнячная палочки, стафилококк, холерный вибрион и др.), протистов (малярийный плазмодий, дизентерийная амеба, лейшмании, трихомонады, лямблии), животных (сосальщики, ленточные черви, аскариды и др.), растений (повилика европейская, заразиха, Петров крест и др.).

Существует группа организмов, которые нельзя всецело отнести по типу питания ни к автотрофам, ни к гетеротрофам. В зависимости от условий обитания они могут себя вести по-разному. На свету такие организмы ведут себя как типичные автотрофы, но если имеется источник органического углерода, они ведут себя как гетеротрофы. Эту группу составляют автогетеротрофные протисты (в первую очередь эвгленовые).

Таким образом, по типу питания подавляющее большинство растений (за исключением растений-паразитов) являются автотрофами, все животные и грибы являются гетеротрофами, бактерии — гетеротрофы и автотрофы.



45 Как размножаются представители различных царств живых организмов?

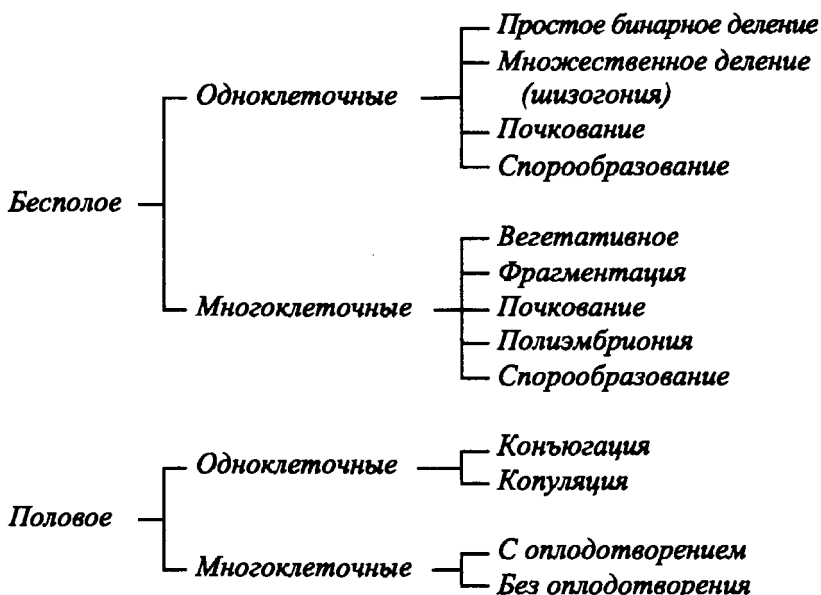
Размножение, или репродукция, — одно из важнейших свойств живых организмов. Под размножением понимается способность организмов производить себе подобных. Иными словами, размножение — это воспроизведение генетически сходных особей данного вида. Обычно размножение характеризуется увеличением числа особей в дочернем поколении по сравнению с поколением родителей.

При размножении обеспечивается преемственность и непрерывность жизни. Благодаря смене поколений определенные виды и их популяции могут существовать неограниченно долго, так как снижение их численности вследствие естественной гибели особей компенсируется за счет постоянного воспроизведения организмов и замещения умерших родившимися. Виды организмов, будучи представлены смертными особями, благодаря смене поколений не только сохраняют и передают потомкам основные черты своего строения и функционирования, но и изменяются. Наследственные изменения организмов в ряду поколений приводят к изменению вида или к возникновению новых видов.

Обычно различают два основных типа размножения: бесполое и половое. Половое размножение связано с образованием половых клеток — гамет, их слиянием (оплодотворением),

образованием зиготы и дальнейшим ее развитием. Бесполое размножение не связано с образованием гамет.

Формы размножения разных организмов можно представить в виде следующей схемы:



Бесполое размножение. При бесполом размножении потомки развиваются из одной материнской клетки или группы соматических клеток (части материнского организма).

Бесполое размножение одноклеточных организмов. Бактерии и протисты (амебы, эвглены, инфузории и др.) размножаются делением клетки надвое. Бактерии делятся простым бинарным делением; протисты — митозом. При этом дочерние клетки получают равное количество генетической информации. Органоиды обычно распределяются равномерно. После деления дочерние клетки растут и, достигнув величины материнского организма, снова делятся.

Множественное деление (шизогония) характерно для некоторых водорослей и простейших (фораминифер, споровиков). При таком способе размножения сначала наблюдается многократное деление ядра без деления цитоплазмы, а затем вокруг каждого из ядер обособляется небольшой участок цитоплазмы, и деление клетки завершается образованием множества дочерних клеток.

Почкование заключается в том, что на материнской клетке образуется небольшой бугорок, содержащий дочернее ядро. Почка растет, достигает размеров материнской особи и затем отделяется от нее. Подобный тип размножения встречается у дрожжей, сосущих инфузорий и некоторых бактерий.

Спорообразование встречается у водорослей, простейших (споровики) и некоторых групп бактерий. Этот тип размножения связан с образованием спор. *Споры* — особые клетки, которые могут вырасти в новые организмы. Они образуются обычно в большом количестве в результате многих последовательных делений. У бактерий споры, как правило, не служат для размножения, а лишь способствуют переживанию неблагоприятных условий.

Бесполое размножение многоклеточных организмов. У растений широко распространено *вегетативное размножение*, при котором начало новому организму дают вегетативные органы — корень, стебель, лист, либо специализированные видоизмененные побеги — клубни, луковицы, корневища, выводковые почки и т.п.

В случае *фрагментации* новые особи возникают из фрагментов (частей) материнского организма. Фрагментацией могут размножаться, например, нитчатые водоросли, грибы, некоторые плоские (ресничные) и кольчатые черви.

Почкование характерно для губок, некоторых кишечно-полостных (гидры) и оболочников (асцидии), у которых за счет размножения группы клеток на теле образуются выпячивания (почки). Почка увеличивается в размерах, затем у нее появляются зачатки всех структур и органов, характерных для материнского организма. Потом происходит отделение (отпочковывание) дочерней особи, которая растет и достигает размеров материнского организма. Если дочерние особи не отделяются от материнской, то формируются колонии (коралловые полипы).

У некоторых групп животных наблюдается *полиэмбриония*, при которой первые деления при дроблении зиготы сопровождаются разобщением бластомеров, из которых впоследствии развиваются самостоятельные организмы (от 2 до 8). Полиэмбриония распространена у плоских червей (эхинококк) и в некоторых группах насекомых (наездники). Таким способом образуются однойцевые близнецы у

человека и других млекопитающих (например, у южноамериканских броненосцев).

Спорообразование присуще всем споровым растениям и грибам. При этом способе размножения из определенных клеток материнского организма в результате их деления (митозом или мейозом) формируются *споры*, которые при прорастании могут стать родоначальницами дочерних организмов.

Половое размножение. При половом размножении потомки вырастают из оплодотворенных клеток, содержащих генетический материал женской и мужской половых клеток — гамет, слившихся в зиготу. При этом ядра гамет образуют одно ядро зиготы. В результате оплодотворения, т.е. слияния женской и мужской гамет, образуется диплоидная зигота с новой комбинацией наследственных признаков, которая и становится родоначальницей нового организма.

Половое размножение одноклеточных организмов. Формами полового процесса являются конъюгация и копуляция.

Конъюгация — своеобразная форма полового процесса, при которой оплодотворение происходит путем взаимного обмена мигрирующими ядрами, перемещающимися из одной клетки в другую по цитоплазматическому мостику, образуемому двумя особями. При конъюгации обычно не происходит увеличения количества особей, но происходит обмен генетическим материалом между клетками, что обеспечивает перекомбинацию наследственных свойств. Конъюгация типична для ресничных простейших (например, инфузорий).

При конъюгации у бактерий происходит обмен участками ДНК. При этом могут возникать новые свойства (например, устойчивость по отношению к определенным антибиотикам).

Таким образом, конъюгация у одноклеточных организмов, хотя и не приводит к увеличению числа особей, вызывает появление организмов с новыми комбинациями признаков и свойств.

Копуляция — форма полового размножения, при которой две особи приобретают половые различия, т.е. превращаются в гаметы и сливаются, образуя зиготу.

В процессе эволюции полового размножения нарастает степень различия гамет. На ранних этапах эволюции полового размножения гаметы внешне не отличаются друг от друга. Дальнейшее усложнение связано с дифференциацией гамет

на мелкие и крупные. И наконец, у некоторых групп организмов большая гамета становится неподвижной. Она во много раз крупнее мелких подвижных гамет. В соответствии с этим различают следующие основные формы копуляции: изогамия, анизогамия и оогамия.

При *изогамии* образуются подвижные, морфологически одинаковые гаметы, однако физиологически они различаются на «мужскую» и «женскую» (изогамия встречается у раковинной корненожки полистомеллы). При *анизогамии* (*гетерогамии*) формируются подвижные, различающиеся морфологически и физиологически гаметы (такой тип размножения характерен для некоторых колониальных жгутиконосцев). В случае *оогамии* гаметы сильно отличаются друг от друга. Женская гамета — крупная неподвижная *яйцеклетка*, содержит большой запас питательных веществ. Мужские гаметы — *сперматозоиды* — мелкие, чаще всего подвижные клетки, которые перемещаются с помощью одного или нескольких жгутиков (вольвокс).

Половое размножение многоклеточных организмов. При половом размножении у животных имеет место только оогамия. У водорослей и грибов встречаются все формы полового процесса. Для растений характерна оогамия. У семенных растений мужские гаметы — *спермин* — не имеют жгутиков и доставляются к яйцеклетке с помощью пыльцевой трубки.

У некоторых водорослей (например, у спирогиры) при половом размножении сливается содержимое двух вегетативных недифференцированных клеток, физиологически выполняющих функцию гамет. Такой половой процесс называется *конъюгацией*. Образовавшаяся в результате слияния протопластов конъюгирующих клеток зигота переходит в состояние покоя. В дальнейшем при прорастании зиготы происходит редукционное деление. Из гаплоидных клеток формируются новые особи. Поскольку одновременно конъюгирует множество клеток попарно расположенных организмов спирогиры, такой процесс приводит к образованию большого числа потомков. У многоклеточных организмов наиболее распространено половое размножение, при котором происходит оплодотворение. Как исключение встречается особая форма развития организмов из неоплодотворенных яйцеклеток (апомиксис — у растений и партеногенез — у животных).



Образование половых клеток — гаметогенез у водорослей, некоторых грибов и споровых растений происходит путем митоза или мейоза в специальных органах полового размножения: яйцеклеток — в *оогониях* или *архегониях*, сперматозоидов — в *антеридиях*.

У большинства животных развитие яйцеклеток (оогенез) и сперматозоидов (сперматогенез) осуществляется в *половых железах* — *яичниках* и *семенниках*. В процессе формирования половых клеток выделяют три периода — размножение, рост и созревание (рис. 30).

Первичные половые клетки (оогонии и сперматогонии) делятся путем митоза (период размножения), в результате чего их количество постоянно возрастает. В период роста деление клеток прекращается, и они начинают усиленно расти. При этом будущие яйцеклетки (ооциты) увеличиваются в размерах иногда в сотни и даже тысячи раз за счет накопления в их цитоплазме запасных питательных веществ в виде желтка. Размеры незрелых мужских гамет (сперматоцитов) увеличиваются незначительно. На стадии роста в клетках происходит также репликация наследственного материала. Затем, в период созревания, происходит мейотическое деление, что приводит к образованию гаплоидных клеток.

Между делением созревания в сперматогенезе и оогенезе есть отличие. В сперматогенезе мейоз завершается образованием четырех гаплоидных клеток. Все четыре клетки в дальнейшем в периоде формирования превращаются в сперматозоиды (рис. 30).

Типичный сперматозоид состоит из головки, шейки и хвостика. Головка содержит ядро и незначительное количество цитоплазмы. На переднем конце головки располагается акросома, которая образуется в процессе сперматогенеза из элементов комплекса Гольджи. В ней образуются ферменты, растворяющие мембрану яйцеклетки при оплодотворении. В цитоплазме шейки сосредоточены митохондрии и центриоли.

В *оогенезе* мейотическое деление ядра сопровождается неравным делением цитоплазмы, в результате чего из ооцита развивается одна очень крупная *яйцеклетка* и три маленькие,

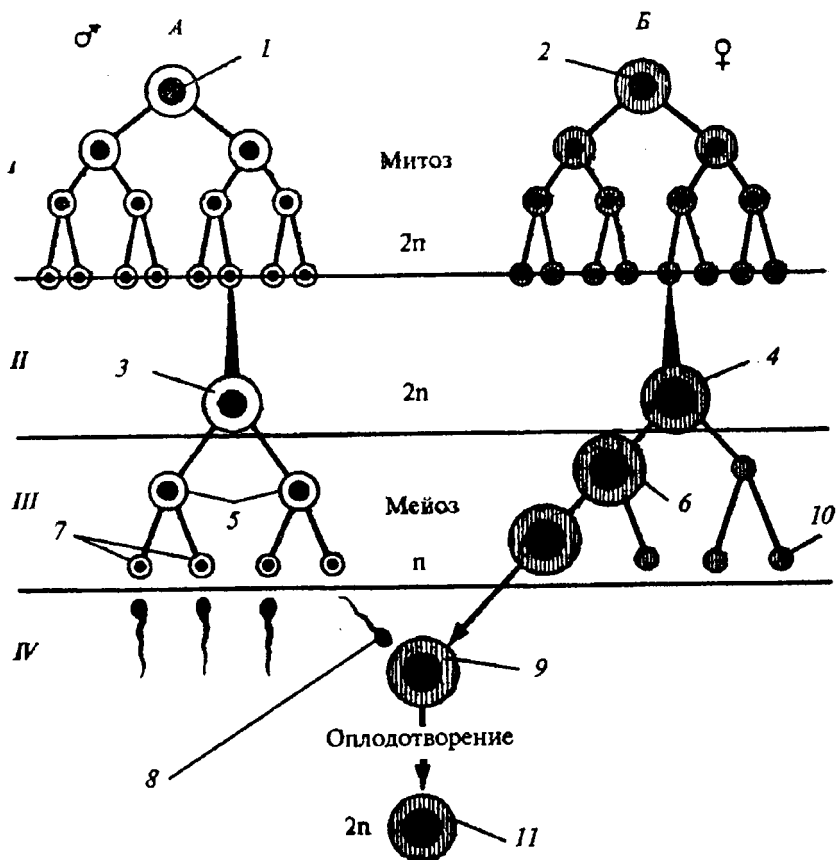


Рисунок 30. Схема сперматогенеза (А) и оогенеза (Б): I, II, III — периоды размножения, роста и созревания соответственно; IV — период формирования сперматозоидов; 1, 2 — первичные половые клетки — сперматогонии и оогонии; 3, 4 — сперматоциты и ооциты первого порядка; 5, 6 — сперматоциты и ооциты второго порядка; 7 — сперматиды; 8 — сперматозоид; 9 — яйцеклетка; 10 — направительное тельце; 11 — зигота

называемые *направительными тельцами*, которые вскоре погибают. Биологический смысл формирования направительных телец заключается в необходимости сохранения в яйцеклетке максимального количества питательных веществ (желтка), необходимых для развития будущего зародыша.

Яйцеклетки животных в зависимости от количества желтка имеют разную величину (у морского ежа — 0,085 мм, у человека — 0,2 мм, у страуса — 80 мм). Типичное ядро яйцеклетки содержит гаплоидный набор хромосом. Цитоплазма содержит

митохондрии, рибосомы, аппарат Гольджи, эндоплазматическую сеть и значительное количество нуклеотидов, аминокислот, белков и других компонентов, необходимых для ранних стадий развития зародыша. Яйцеклетка всегда окружена одной или несколькими оболочками, имеющими сложное строение. Виды, у которых одна и та же особь способна производить и мужские, и женские гаметы, называют *двуполыми*, или *гермафродитами*. К их числу относятся кишечнополостные, плоские и кольчатые черви, ракообразные, моллюски (улитки), некоторые рыбы (морской окунь) и пресмыкающиеся (ящерица), а также большинство растений.

Гермафродитизм считается самой примитивной формой полового размножения и представляет собой приспособление к сидячему, малоподвижному или паразитическому образу жизни. Одно из преимуществ гермафродитизма состоит в том, что он делает возможным *самооплодотворение*, важное для эндопаразитов, ведущих одиночное существование.

Необходимо отметить, что у большинства гермафродитных видов в оплодотворении участвуют гаметы, происходящие от разных особей, и у них имеются многочисленные генетические, морфологические и физиологические адаптации, препятствующие самооплодотворению и способствующие перекрестному оплодотворению. Например, у морских ракообразных — неодновременным развитием мужских и женских половых желез, у ресничных и дождевых червей, моллюсков — строением полового аппарата, не допускающего поступления семени в женские половые органы той же особи. Подобные приспособления имеются у многих цветковых растений (например, неодновременное созревание тычинок и пестиков и т.д.).

Аномальный гермафродитизм наблюдается у крупных животных и у человека, он имеет генетическую природу. Различают два его вида: истинный, когда у одной особи имеются одновременно мужские и женские половые железы; и ложный, когда у особи имеются половые железы одного типа, а наружные половые органы и вторичные половые признаки соответствуют признакам противоположного пола. Примером подобного явления служит мужеподобие (мускулинизация) самок и женоподобие (феминизация) самцов.

Процесс оплодотворения состоит в слиянии женской и мужской гамет с образованием зиготы. У большинства водных

животных яйцеклетки и сперматозоиды выделяются в воду, где гаметы соединяются в значительной мере случайно. Этот примитивный и довольно ненадежный способ соединения гамет называется *наружным оплодотворением*. Самцы наземных животных имеют копулятивные органы для переноса спермальной жидкости из тела самца в тело самки, где происходит внутреннее оплодотворение.

У покрытосеменных растений наблюдается *двойное оплодотворение* (см. вопрос 144).



47 Что такое партеногенез?

Партеногенез (от греческих слов *parthenos* — девственница и *genesis* — происхождение) — одна из модификаций полового размножения, при которой развитие новой особи происходит из неоплодотворенной яйцеклетки. Партеногенетическое размножение встречается как у животных, так и у растений; преимущество его состоит в том, что в некоторых случаях оно повышает скорость размножения.

В зависимости от числа хромосом в яйцеклетке различают два вида партеногенеза — гаплоидный и диплоидный. При *гаплоидном партеногенезе* у многих насекомых (муравьи, пчелы, осы) из неоплодотворенных яйцеклеток развиваются гаплоидные самцы, а из оплодотворенных — диплоидные самки, что приводит к возникновению в данном сообществе различных каст организмов. Например, у медоносной пчелы матка-царица откладывает оплодотворенные яйца ($2n = 32$), из которых развиваются самки (матки и рабочие пчелы), и неоплодотворенные яйца ($n = 16$), которые дают самцов (трутней), производящих спермин путем митоза, а не мейоза. Такой механизм размножения у общественных насекомых позволяет регулировать численность потомков каждого типа.

У тлей, дафний, коловраток, некоторых ящериц и птиц (индейка) происходит *диплоидный партеногенез*, при котором ооциты самки претерпевают особую форму мейоза без расхождения хромосом. При этом все хромосомы переходят в яйцеклетку, а направительные тельца их не получают.

Яйцеклетки развиваются в материнском организме, так что молодые самки рождаются вполне сформировавшимися, а не вылупляются из яиц. Такой процесс называется живорождением. Он может продолжаться в течение нескольких поколений, особенно летом (например, тли летом обычно представлены только бескрылыми самками, рождающими живых детенышей), до тех пор, пока в одной из клеток не произойдет полное нерасхождение хромосом. В результате получается клетка, содержащая все пары аутосом и одну X-хромосому. Из этой клетки осенью партеногенетически у тлей развивается самец. Осенние самцы и партеногенетические самки формируют гаплоидные гаметы, участвующие в половом размножении. Оплодотворенные самки откладывают диплоидные яйца, из которых (после перезимовки) весной вылупляются самки, размножающиеся партеногенетически и рождающие живых потомков. Главное преимущество, которое дает диплоидный партеногенез, — это быстрый рост численности популяции, так как при этом все ее половозрелые особи способны к откладке яиц.

У растений партеногенез представлен различными формами. В одних случаях диплоидная клетка семязачатка развивается в функциональный зародыш без участия спермиев; из остального семязачатка образуется семя, а из завязи развивается плод. В других — требуется присутствие пыльцевого зерна, которое стимулирует партеногенез, хотя и не прорастает; пыльцевое зерно индуцирует гормональные изменения, необходимые для развития зародыша.



48 Что такое онтогенез?

Из оплодотворенной яйцеклетки начинается индивидуальное развитие организмов — онтогенез, которое заключается в постепенной реализации наследственной информации, полученной от родителей. *Онтогенез* — индивидуальное развитие особи, вся совокупность ее преобразований от зиготы до конца жизни (до естественной смерти или прекращения существования в прежнем качестве, например, до деления одноклеточного организма).

Рассмотрим более подробно общие закономерности онтогенеза на примере животных. В онтогенезе животных различают два периода — эмбриональный и постэмбриональный.

Эмбриональное, или *зародышевое*, развитие охватывает промежуток времени от первого деления зиготы до выхода из яйца или рождения молодой особи.

Эмбриональное развитие большинства животных проходит по единому плану и включает три основных этапа: дробление, гастрюляцию и органогенез.

Дробление — это семь-восемь последовательных митотических делений оплодотворенной яйцеклетки. Дочерние клетки (бластомеры) не расходятся и не увеличиваются в размерах. С каждым последующим делением они становятся все меньше, отсюда название *дробление*.

У бедных желтком яиц происходит полное дробление, т.е. делится вся масса яйца (например, у ланцетника). В случае большого количества желтка наблюдается частичное дробление — дробится только диск цитоплазмы с ядром, а сам желток остается без изменений (головоногие моллюски, насекомые, костистые рыбы, пресмыкающиеся и птицы). Завершается дробление образованием *однослойного многоклеточного зародыша — бластулы*. Бластула — это шарик, стенка которого представлена одним слоем клеток (бластодерма) и полостью внутри (бластоцель) (рис. 31).

После дробления идет процесс *гастрюляции*, который характеризуется перемещением части клеточного материала с поверхности бластулы внутрь, на места будущих органов. В результате этих перемещений образуется *гаструла*, состоящая из двух слоев, или *зародышевых листков*: наружного — *эктодермы* и внутреннего — *энтодермы*. У ланцетника гаструла возникает путем впячивания бластодермы в полость бластоцеля. Внутренняя полость, называемая первичной кишкой, связана с внешней средой через отверстие (бластопор), которое становится первичным ртом. Существуют и другие типы гастрюляции.

Губки и кишечнополостные заканчивают свое развитие на стадии двух зародышевых листков. У всех остальных животных параллельно с гастрюляцией или после ее завершения (у ланцетника) образуется еще и третий зародышевый листок — *мезодерма*. У хордовых она формируется в виде эпителиального слоя из энтодермы и всегда расположена между экто- и энтодермой в первичной полости тела.

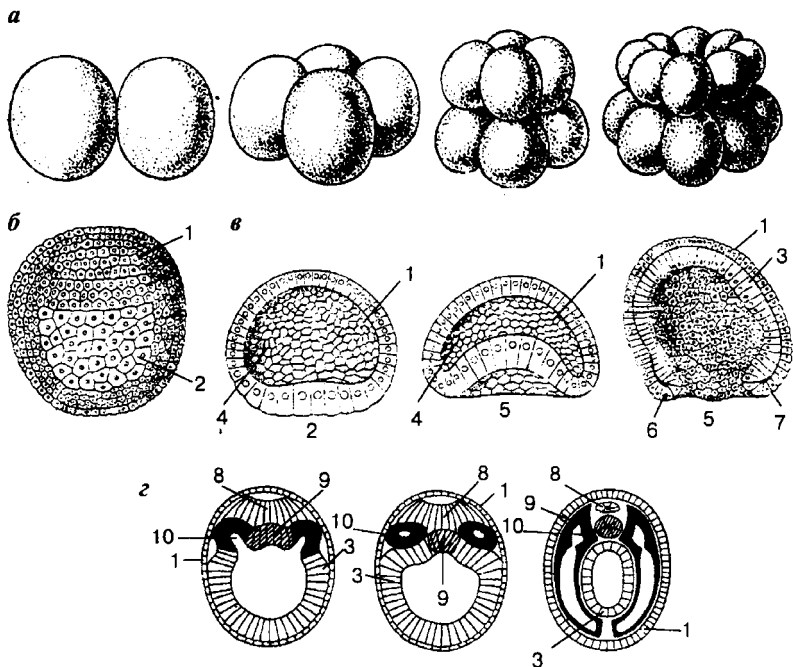


Рисунок 31. Начальные стадии развития ланцетника: а — дробление (стадия двух, четырех, восьми, шестнадцати бластомеров); б — бластула; в — гастрюляция; г — схематический поперечный разрез зародыша ланцетника; 1 — эктодерма; 2 — вегетативный полюс бластулы; 3 — энтодерма; 4 — бластоцель; 5 — первичный рот (бластопор); 6, 7 — спинная и брюшная губы бластопора; 8 — образование нервной трубки; 9 — образование хорды; 10 — образование мезодермы

Во время гастрюляции клетки дифференцируются, т.е. становятся различными как по биохимическому составу, так и по структуре. Биохимическая специализация клеток обеспечивается дифференциальной активностью их генов. Генетическая информация реализуется в конечном итоге через специфические белки, присутствие которых в клетке определяет ее функциональную принадлежность. Дальнейшая дифференцировка клеток каждого зародышевого листка приводит к образованию одних и тех же тканей и органов у подавляющего большинства животного мира, т.е. к *органогенезу*.

Из эктодермы у позвоночных животных образуется нервная система, органы чувств, покровный эпителий с его железами и производными структурами (волосы, перья, копыта, когти и т.п.). Из энтодермы формируется эпителий

средней кишки с его придаточными железами (печень и поджелудочная железа), жабры, легкие, плавательный пузырь, а также щитовидная железа; из мезодермы — мышечная, все виды соединительной ткани (например, дерма кожи, тела позвонков), кровеносная система, почки, половые железы.

Одновременно с мезодермой из энтодермы образуется *хорда* — внутренний скелет в виде гибкого тяжа, расположенный у эмбрионов всех хордовых на спинной стороне. Впоследствии хорда у позвоночных замещается позвончиком, и только у некоторых низших позвоночных (например, у хрящевых рыб) ее остатки сохраняются в течение всей жизни. Из эктодермы, расположенной над самой хордой, образуется *нервная пластинка*. В дальнейшем боковые края пластинки приподнимаются, а центральная ее часть опускается, образуя нервный желобок. Постепенно верхние края этих складок смыкаются, а желобок превращается в лежащую под эктодермой *нервную трубку* — зачаток центральной нервной системы. Нервная трубка, хорда и кишечник создают осевой комплекс органов зародыша, который определяет двустороннюю симметрию тела.

Зародыш животных развивается как единый организм, в котором все клетки, ткани и органы находятся в тесном взаимодействии. При этом один зачаток оказывает влияние на другой, в значительной мере определяя путь его развития. Кроме того, на темпы роста и развития зародыша воздействуют внутренние и внешние условия.

Особенности эмбриогенеза позвоночных животных. Эмбриональное развитие организмов с разным типом онтогенеза протекает в разных условиях. При этом необходимая связь зародыша со средой обеспечивается специальными, временно функционирующими внезародышевыми органами, называемыми *провизорными*.

Для всех позвоночных, яйца которых богаты желтком (рыбы, рептилии, птицы), характерен такой провизорный орган, как *желточный мешок*. У рыб он образуется из клеточного материала всех трех зародышевых листков, нарастающих на желток. У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих желточный мешок имеет эндо- и мезодермальное происхождение. В стенки желточного мешка врастают кровеносные сосуды, образующие густую капиллярную сеть. Клетки стенки желточного мешка выделяют ферменты, которые расщепляют

питательные вещества желтка (белки, углеводы, жиры) до более простых соединений. Последние поступают в кровеносные капилляры и далее в организм зародыша. Желточный мешок — это также первый кроветворный орган зародыша.

У млекопитающих желточный мешок редуцирован, так как зародыш получает питательные вещества от матери через плаценту.

Важной особенностью эмбриогенеза настоящих наземных позвоночных является развитие дополнительных зародышевых оболочек.

Амнион — внутренняя водная зародышевая оболочка — представляет собой наполненный жидкостью мешок, окружающий зародыш и защищающий его от механических повреждений и высыхания. Амниотическая жидкость — водный раствор белков, сахаров, минеральных солей, содержащий также гормоны и мочевины. В акушерской практике амниотическую жидкость, отходящую при родах, называют *околоплодными водами*.

Функцию наружной зародышевой оболочки выполняет *хорион*, или *ворсинчатая оболочка*. Ворсинки хориона врастают в слизистую оболочку матки.

Аллантоис представляет собой мешок, связанный с задней кишкой зародыша. У пресмыкающихся и птиц в нем накапливаются продукты жизнедеятельности зародыша до вылупления из яйца. У млекопитающих и человека аллантоис разрастается и соединяется с хорионом, образуя богатую кровеносными сосудами структуру — *хорионаллантоис*. Последний участвует в формировании *детского места*, или *плаценты*, — органа, более эффективно осуществляющего обмен между зародышем и материнским организмом.

Постэмбриональное развитие. В процессе *постэмбрионального*, или *послезародышевого*, развития осуществляются формообразовательные процессы, определяемые прежде всего генотипом организма, а также факторами внешней среды.

Постэмбриональный период развития начинается с момента выхода организма из яйцевых оболочек или с момента рождения. Различают два способа постэмбрионального развития: *прямое*, при котором рождающийся организм имеет все основные органы, свойственные взрослому животному (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие), и *непрямое*, когда эмбриональное развитие приводит к образованию личинки,

которая значительно отличается по внешним и внутренним признакам от взрослого организма. Например, из яиц бабочек развиваются гусеницы, из яиц лягушки — головастики, которые резко отличаются по строению, образу жизни и среде обитания от взрослых животных. Так, у головастика имеются наружные жабры, орган боковой линии, хвост, двухкамерное сердце, один, как у рыб, круг кровообращения. По достижении личинкой определенного уровня развития происходит ее метаморфоз, в процессе которого развиваются признаки взрослого организма. Головастик превращается в лягушку. Наличие личиночной стадии в развитии земноводных обеспечивает им возможность жить в разной среде и использовать разные источники пищи: головастик живет в воде и питается растительной пищей, а лягушка ведет наземный образ жизни и питается животной пищей. Такое явление наблюдается у многих насекомых. Смена среды обитания и, как следствие, смена образа жизни животного при переходе его от личиночной стадии к взрослому организму снижает интенсивность борьбы за существование внутри вида. Кроме того, у некоторых сидячих, малоподвижных или паразитических животных свободноживущие личинки способствуют расселению вида, расширению его ареала.

Индивидуальное развитие живых организмов завершается старением и смертью. Изучением закономерностей старения, начиная от молекулярного и клеточного уровня до целостного организма, занимается геронтология.



49 Каковы особенности онтогенеза растений?

Процессы развития животных и растений радикально отличаются. Развитие животных идет по определенному плану, в точной последовательности. При этом на каждой стадии осуществляется строгий генетический контроль. У животных условия внешней среды, как правило, не оказывают сильного влияния на ход развития, которое у них заканчивается по достижению взрослого состояния.

У растений, напротив, процесс развития непрерывен: растения развиваются на протяжении всей своей жизни. На их

развитие непосредственно влияют как внешние факторы (свет, тепло, влага и пр.), так и внутренние. Специфическая для разных видов растений тканевая дифференцировка управляется гормонами, синтез которых чувствителен к изменениям условий окружающей среды. Способность растений реагировать на изменения внешних факторов способствует адаптации их к конкретным местообитаниям.

У растений почти всякая дифференцировка обратима при условии сохранения жизнеспособности клетки. С этим связано отсутствие у растений жесткого плана развития. У животных такая обратимость встречается редко.

Обратимость развития растений обусловлена тем, что некоторые их клетки содержат всю генетическую информацию для развития целого растения. Подтверждением этого является возможность выращивания в пробирке целого растения из отдельных клеток или кусочков ткани.



50

Что является предметом изучения генетики как науки? Каковы основные задачи и методы генетики?

Генетика как наука возникла на рубеже XIX—XX вв. Она изучает два основных свойства организмов — наследственность и изменчивость.

Наследственность — это свойство живых организмов сохранять и передавать при размножении в ряду поколений характерные для вида или популяции особенности строения, функционирования и развития. Наследственность обеспечивает постоянство и многообразие форм жизни и лежит в основе передачи наследственных факторов, ответственных за формирование признаков и свойств организма. Именно благодаря наследственности некоторые виды организмов остались почти неизменными в течение сотен миллионов лет, воспроизводя за это время огромное количество поколений. Например, современная кистеперая рыба латимерия мало чем отличается от своих девонских предков, живших около 400 млн лет назад.

Изменчивость — это способность потомков приобретать новые признаки и свойства, отсутствующие у родительских

форм, и терять старые. Изменчивость выражается в том, что в любом поколении отдельные особи чем-то отличаются друг от друга и от своих родителей. Происходит это потому, что признаки и свойства каждого организма есть результат взаимодействия двух факторов: наследственной информации, полученной от родителей, и конкретных условий внешней среды, в которых шло индивидуальное развитие каждого организма. Эти условия никогда не бывают одинаковыми даже для особей одной популяции. Поэтому чем значительнее различия в условиях обитания, тем более четко будет наблюдаться изменчивость организмов как источник формирования у них новых признаков и свойств.

Основными задачами генетики являются: 1) изучение материальных структур клетки — носителей генетической информации; 2) изучение механизма передачи генетической информации от поколения к поколению всех живых организмов; 3) изучение механизмов становления признаков в процессе индивидуального развития под контролем генов и влиянием условий внешней среды; 4) изучение причин и механизмов изменчивости; 5) изучение взаимосвязи процессов наследственности, изменчивости и отбора.

Задачи современной генетики состоят не только в решении указанных теоретических проблем, раскрывающих перспективу познания кардинальных явлений природы. Эта наука призвана решать многие практические задачи, такие как: 1) выбор наиболее эффективных типов скрещивания и способов отбора, 2) изучение и разработка путей и методов управления развитием наследственных, наиболее ценных признаков и подавления нежелательных, 3) искусственное получение новых форм живых организмов, 4) разработка мероприятий по защите живой природы от вредных мутагенных воздействий внешней среды, 5) разработка методов генетической инженерии для получения высокоэффективных продуцентов различных биологически активных соединений и др.

Среди множества современных методов генетического анализа центральное место принадлежит *гибридологическому методу*. Суть его заключается в скрещивании (гибридизации) организмов, отличающихся друг от друга по одному или нескольким признакам, и в последующем анализе потомства. Этот метод используется на молекулярном (гибридизация

молекул ДНК или РНК), клеточном (гибридизация соматических клеток) и организменном уровнях в селекции микроорганизмов, растений и животных.



51 Что такое ген и каковы современные представления о гене?

Ген, или наследственный фактор, — это участок молекулы ДНК (у многих вирусов РНК), кодирующий первичную структуру полипептида, молекулы транспортной или рибосомной РНК.

Общее число генов в клетке высших организмов по разным оценкам составляет 50—200 тыс. Каждому структурному гену соответствует определенный белок. Гены, кодирующие синтез белка у эукариот, состоят из нескольких элементов (рис. 32).



Рисунок 32. Схема строения гена и его регуляторных элементов у эукариот (а) и оперона у прокариот (б)

Прежде всего это регуляторная зона (область), которая оказывает влияние на активность гена в разные периоды жизни организма. Регуляторная зона включает *промотор* — нуклеотидная последовательность ДНК длиной до 80—100 пар нуклеотидов, которую узнает молекула фермента РНК-полимеразы и соединяется с ней, чтобы начать транскрипцию

данного гена. При этом промотор определяет, какая из цепей двойной спирали ДНК присоединит к себе РНК-полимеразу и тем самым будет служить матрицей для синтеза иРНК.

У прокариот за промотором расположен *оператор* — участок ДНК, «узнаваемый» специфическими белками-репрессорами и регулирующий транскрипцию отдельных генов. Оператор и управляемые им структурные гены в совокупности образуют функциональную единицу, называемую *опероном*.

Кроме того, в хромосомах были найдены участки — *усилители транскрипции*, расположенные на большом расстоянии от кодирующей нуклеотидной последовательности гена и его промотора. Для нормальной работы гена очень важны также участки, расположенные в конце кодирующей последовательности и служащие сигналом остановки транскрипции. Их называют *терминаторами*.

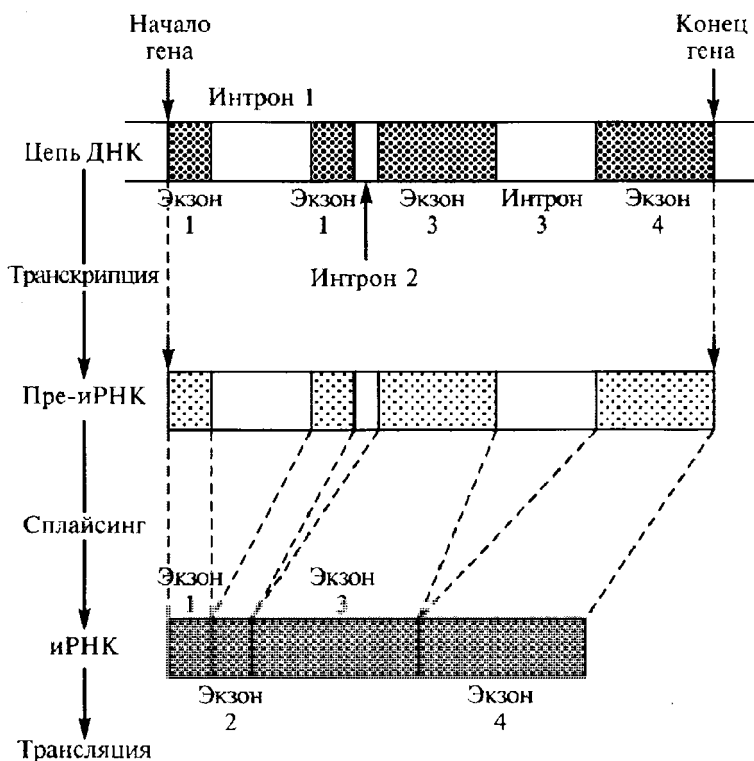


Рисунок 33. Схема процессинга иРНК в ядре

Важная особенность генов эукариотических организмов — их прерывистость. В отличие от иРНК прокариот, включающей всю нуклеотидную последовательность структурного гена, иРНК эукариот содержит кодирующие участки — *экзоны*, чередующиеся с некодирующими — *интронами* (рис. 32). По размерам интроны варьируют от нескольких единиц до нескольких тысяч нуклеотидных пар; при этом их длина может быть больше длины экзонов, а число интронов в составе гена может достигать двух-трех десятков.

По завершении транскрипции из молекулы иРНК, содержащей как экзоны, так и интроны, последние вырезаются ферментами в ходе *процессинга*. Далее кодирующие участки экзоны сливаются в единую молекулу. Этот процесс получил название *сплайсинг РНК*. Экзоны соединяются в молекулу транслируемой иРНК в том же порядке, в котором они располагаются в ДНК. Преобразованная таким образом иРНК называется зрелой иРНК (рис. 33).

Структура гена вирусов отражает генетическую организацию клетки хозяина. Так, гены бактериофагов собраны в опероны и не имеют интронов, а вирусы эукариот их имеют.



52 Каковы свойства генов и особенности их проявления в признаках?

Характер проявления действия гена может изменяться в различных ситуациях и под влиянием различных факторов. В этом можно легко убедиться, если рассмотреть свойства генов и особенности их проявления в признаках:

1) ген дискретен в своем действии, т.е. обособлен в своей активности от других генов;

2) ген специфичен в своем проявлении, т.е. отвечает за строго определенный признак организма;

3) ген может действовать дозированно, т.е. усиливать степень проявления признака при увеличении числа доминантных аллелей;

4) один ген может влиять на развитие разных признаков — это множественное, или *плейотропное*, действие гена;

5) разные гены могут оказывать одинаковое действие на развитие одного и того же признака — это множественные гены, или полигены;

6) ген может взаимодействовать с другими генами, что приводит к появлению новых признаков. Такое взаимодействие осуществляется опосредованно — через синтезированные под их контролем продукты своих реакций;

7) действие гена может быть модифицировано изменением его местонахождения (эффект положения) или воздействием различных факторов среды.



53

Что означают понятия «признак», «фенотип» и «генотип»?
Какая связь между генотипом и фенотипом?

Под признаком принято понимать любую особенность организма, т.е. любое отдельное его качество или свойство, по которым можно различить две особи. У растений это форма венчика (например, симметричный — асимметричный) или окраска цветка (пурпурный — белый), скорость созревания растений (скороспелость — позднеспелость). Кроме того, это способность или неспособность организма к синтезу какого-либо вещества, например, крахмала, гликогена, масла и др.; устойчивость или восприимчивость к заболеванию и т.п.

Совокупность всех признаков организма, начиная с внешних и кончая особенностями строения и функционирования клеток и органов, называется фенотипом. Этот термин может употребляться и по отношению к одному из альтернативных (взаимоисключающих) признаков.

Развитие всех наследственных признаков и свойств организма определяет генотип, т.е. совокупность всех наследственных задатков данной клетки или организма.

При формировании генетических представлений о связи между геном и признаком предполагалось, что каждому признаку соответствует особый наследственный фактор. Однако прямые и однозначные связи гена с признаком на самом деле скорее исключение, чем правило. Было установлено, что существует огромное количество свойств и признаков живых организмов, которые определяются двумя, тремя или

даже многими парами генов, и наоборот, один ген часто влияет на многие признаки. Кроме того, действие гена может быть изменено соседством других генов или условиями внешней среды. Таким образом, *в онтогенезе действуют скорее не отдельные гены, а весь генотип как целостная исторически сложившаяся система со сложными связями и взаимоотношениями между генами и средой обитания*. Более того, эта система постоянно меняется и совершенствуется во времени.



54 Какие основные законы установил Г. Мендель?

Чешский ученый Грегор Мендель (1822—1884), основываясь на результатах своих экспериментов по скрещиванию различных сортов гороха, сформулировал закономерности, известные в настоящее время как законы Менделя.

Первый закон Менделя (закон единообразия гибридов первого поколения, или правило доминирования): при скрещивании гомозиготных родительских форм (чистых линий) с альтернативными признаками в первом поколении потомства (F_1) все особи однотипны (единообразны) по генотипу и фенотипу. Признак, который проявлялся в F_1 , был назван доминантным, а признак второй родительской формы, который подавлялся, — рецессивным.

Второй закон Менделя (закон расщепления): при скрещивании (самоопылении) потомков F_1 (или гибридов) в поколении F_2 наблюдалось расщепление потомства по анализируемому признаку (фенотипу) в отношении 3:1 при полном доминировании и 1:2:1 при неполном.

Третий закон Менделя (закон независимого наследования признаков или независимого комбинирования генов) читается следующим образом: при скрещивании особей, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях.

Опыты Менделя послужили основой для развития современной генетики. Ему удалось выявить закономерности наследования благодаря принципиально новым методическим подходам, которым и по сей день следуют все генетики:

1. Скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному виду.

2. Скрещиваемые организмы должны четко различаться по одной, двум и более парам альтернативных, контрастных признаков.

3. Изучаемые признаки должны быть константны, т.е. воспроизводиться из поколения в поколение при скрещивании в пределах родственной формы.

4. Должен применяться индивидуальный анализ потомства от каждого гибридного организма.

5. Необходимо использовать количественный учет гибридных организмов, различающихся по отдельным парам альтернативных признаков, в ряду последовательных поколений.

Перечисленные приемы исследования составили принципиально новый гибридологический метод, открывший целую эпоху в изучении наследственности и изменчивости.



55 В чем сущность правила «чистоты гамет»?

Правило «чистоты гамет», установленное У Бэтсоном, указывает на дискретность гена, несмешиваемость аллелей друг с другом и другими генами.

При моногибридном скрещивании в случае доминирования у гетерозиготных гибридов (Aa) первого поколения проявляется только доминантный аллель (A); рецессивный же (a) не теряется и не смешивается с доминантным. Во втором поколении как рецессивный, так и доминантный аллели могут проявляться в своем «чистом» виде, т.е. в гомозиготном состоянии. При этом наследственные факторы не только не смешиваются, но и не претерпевают изменений после совместного пребывания в гибридном организме. В результате гаметы, образуемые такой гетерозиготой, являются «чистыми» в том смысле, что гамета A «чиста» и не содержит ничего от аллеля a ; гамета a «чиста» от аллеля A .

Цитологические основы чистоты гамет (дискретности аллелей) состоят в их локализации в разных хромосомах каждой гомологичной пары, а дискретности генов — в их локализации в разных локусах хромосом.



56

В чем сущность промежуточного характера наследования?

Промежуточный характер наследования, или *неполное доминирование*, наблюдается в том случае, когда фенотип гетерозиготного гибрида отличается от фенотипа обеих родительских гомозиготных форм, т.е. выражение признака оказывается промежуточным, с большим или меньшим отклонением в сторону одного или другого родителя. Механизм этого явления состоит в том, что рецессивный аллель неактивен, а степень активности доминантного аллеля недостаточна для того, чтобы обеспечить нужный уровень проявления признака доминантной родительской гомозиготы.

Примером неполного доминирования является наследование окраски лепестков венчика у растений ночной красавицы. Гомозиготные растения имеют либо красные (AA), либо белые (aa) цветки, а гетерозиготные (Aa) — розовые. При скрещивании растения с красными цветками и растения с белыми цветками в F_1 у всех растений цветки розовые, т.е. наблюдается промежуточный характер наследования. При скрещивании гибридов с розовой окраской цветков в F_2 имеет место совпадение расщепления по фенотипу и генотипу, так как доминантная гомозигота (AA) отличается от гетерозиготы (Aa). Так, в разбираемом нами случае с растениями ночной красавицы расщепление в F_2 по окраске цветков обычно следующее — 1 красная (AA) : 2 розовые (Aa) : 1 белая (aa).

Неполное доминирование оказалось широко распространенным явлением. Оно наблюдается в наследовании курчавости волос у человека, масти крупного рогатого скота, окраски оперения у кур, многих других морфологических и физиологических признаков у растений, животных и человека.



57

Что такое аллельные гены и каковы основные типы их взаимодействия?

Пару генов, определяющих альтернативные (противоположные) признаки, называют *аллеломорфной парой*, а само явление парности — *аллелизмом*.

Каждый ген имеет два состояния — *A* и *a*, поэтому они составляют одну пару, а каждого из членов пары называют *аллелем*. Таким образом, гены, расположенные в одних и тех же локусах (участках) гомологичных хромосом и определяющие альтернативное развитие одного и того же признака, называются *аллельными*.

В самом простом случае ген представлен двумя аллелями. Например, пурпурная и белая окраска цветка гороха является доминантным и рецессивным признаками соответственно двум аллелям одного гена. Пример трехаллельного гена — ген, определяющий у человека систему групп крови *ABO*. Аллелей бывает и больше: для гена, контролирующего синтез гемоглобина человека, их известно несколько десятков. Однако сколькими аллелями ни был бы представлен ген, в половой клетке имеется только один аллель (правило чистоты гамет), а в диплоидной клетке организма не больше двух — от каждого из родителей.

Взаимодействия аллельных генов. *Явление, когда за один признак отвечают несколько генов (аллелей), называется взаимодействием генов*. Причем если это аллели одного и того же гена, то такие взаимодействия называются *аллельными*, а в случае разных генов — *неаллельными*.

Выделяют следующие основные типы аллельных взаимодействий: доминирование, неполное доминирование и кодоминирование.

Доминирование — это такой тип взаимодействия двух аллелей одного гена, при котором один из генов полностью исключает проявление другого. В результате гетерозиготные организмы по фенотипу точно соответствуют родителю, гомозиготному по доминантным аллелям. Примерами полного доминирования могут служить доминирование у гороха пурпурной окраски цветков над белой, гладкой формы семян над морщинистой; у человека — темных волос над светлыми, карих глаз над голубыми и т.д.

Неполное доминирование рассматривается нами выше (см. вопрос 56).

Кодоминирование — участие обоих аллелей в определении признака у гетерозиготной особи. Ярким и хорошо изученным примером кодоминирования может служить наследование антигенных групп крови человека по системе *ABO*. Известны

три типа аллелей групповой принадлежности: I^A , I^B , I^0 . При гомозиготности $I^A I^A$ эритроциты имеют только антиген А (группа крови А, или II). При гомозиготности $I^B I^B$ эритроциты несут только антиген В (группа крови В, или III). В случае гомозиготности $I^0 I^0$ эритроциты лишены антигенов А и В (группа крови 0, или I). При гетерозиготности $I^A I^0$ или $I^B I^0$ группа крови определяется соответственно А (II) или В (III).

У гетерозиготных людей с генотипом $I^A I^B$ эритроциты несут оба антигена (группа крови АВ, или IV). Аллели I^A и I^B работают в гетерозиготе как бы независимо друг от друга, что названо кодоминированием.



58

Каковы основные типы взаимодействия неаллельных генов?

Взаимодействие неаллельных генов описано у многих растений и животных. Оно приводит к появлению в потомстве дигетерозиготы необычного расщепления по фенотипу: 9:3:4; 9:7; 9:6:1; 13:3; 12:3:1; 15:1, т.е. модификации общей менделевской формулы 9:3:3:1. Известны случаи взаимодействия двух, трех и большего числа неаллельных генов. Среди них можно выделить следующие основные типы: комплементарность, эпистаз и полимерию.

Комплементарным, или **дополнительным**, называется такое взаимодействие неаллельных доминантных генов, в результате которого появляется признак, отсутствующий у обоих родителей. Например, при скрещивании двух сортов душистого горошка с белыми цветками появляется потомство с пурпурными цветками. Если обозначить генотип одной белой расы $AAbb$, а другой — $aaBB$, то

$$\begin{array}{rcl}
 P: & AAbb & \times & aaBB \\
 & \text{бел} & & \text{бел} \\
 \text{Гаметы:} & Ab & & aB \\
 F_1: & & & AaBb \\
 & & & \text{пур}
 \end{array}$$

Гибрид первого поколения с двумя доминантными генами (А и В) получил биохимическую основу для выработки

пурпурного пигмента антоциана, в то время как поодиночке ни ген *A*, ни ген *B* не обеспечивали синтеза этого пигмента. Синтез антоциана представляет собой сложную цепь последовательных биохимических реакций, контролируемых несколькими неаллельными генами, и только при наличии как минимум двух генов (*A-B*-) развивается пурпурная окраска. В остальных случаях (*aaB*- и *A-bb*) цветки у растения белые (знак «-» в формуле генотипа означает, что это место может занять как доминантный, так и рецессивный аллель).

При самоопылении растений душистого горошка из F_1 в F_2 наблюдалось расщепление на пурпурно- и белоцветковые формы в соотношении, близком к 9:7. Пурпурные цветки были обнаружены у 9/16 растений, белые — у 7/16.

Эпистаз — это такой тип взаимодействия генов, при котором аллели одного гена подавляют проявление аллелей других генов. Гены, подавляющие действие других генов, называются *эпистатическими*, *ингибиторами* или *супрессорами*. Подавляемый ген носит название *гипостатического*.

Различают *доминантный эпистаз*, когда действие одного доминантного гена подавляется другим доминантным геном ($A > B$), и *рецессивный эпистаз*, когда рецессивные гены в гомозиготном состоянии оказывают подавляющее действие на доминантный ген или рецессивные гены из другой пары аллелей ($aa > B$, $aa > bb$).

Примером доминантного эпистаза служит наследование окраски оперения у кур, где ген *C* контролирует наличие пигмента, *c* — отсутствие его; ген *I* (ингибитор) из другой пары хромосом подавляет действие гена *C*, ген *i* не оказывает такого действия:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad CCI \times cci \\
 \quad \quad \text{бел} \quad \quad \text{бел} \\
 F_1: \quad CcIi \\
 \quad \quad \text{бел} \\
 F_2: \quad \underbrace{9C-I-}_{13 \text{ белых}}, \underbrace{3cci}_{3 \text{ окрашенных}} : 1ccii : 3C-ii
 \end{array}$$

Полимерия, или *однозначное действие генов*, — взаимодействие нескольких неаллельных генов с одинаковым действием. Такие гены называются *полимерными*. Чем больше

доз доминантных аллелей в генотипе организма, тем сильнее проявление данного признака, так как с увеличением дозы гена (A_1 , A_2 , A_3 и т.д.) его действие суммируется или кумулируется.

По типу полимерии наследуются такие количественные признаки, как молочность, яйценоскость, масса и другие признаки сельскохозяйственных животных; длина колоса у злаков, содержание сахара в корнеплодах сахарной свеклы или липидов в семенах подсолнечника и т.д. У человека — пигментация кожи, вес и рост.



59 В чем сущность хромосомной теории наследственности?

В 1902—1903 гг. американский цитолог У. Сеттон и немецкий цитолог Т. Бовери независимо друг от друга отметили параллелизм в поведении генов и хромосом в ходе формирования гамет и оплодотворения. Эти наблюдения послужили основой для предположения о расположении генов в хромосомах. Однако экспериментальное доказательство локализации генов в хромосомах было получено только в 1910 г. американским генетиком Т. Морганом, который в последующие годы (1911—1926) обосновал хромосомную теорию наследственности. Согласно этой теории передача наследственной информации связана с хромосомами, в которых линейно, в определенной последовательности локализованы гены. Таким образом, именно хромосомы представляют собой материальную основу наследственности.



60 Что представляет собой сцепленное наследование и каковы его особенности?

Независимое комбинирование признаков (третий закон Менделя) осуществляется при условии, что гены, определяющие эти признаки, находятся в разных парах гомологичных хромосом. Следовательно, у каждого организма число генов,

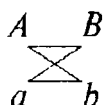
способных независимо комбинироваться в мейозе, ограничено числом пар хромосом. Однако в организме число генов, как правило, значительно превышает количество хромосом.

Например, у кукурузы изучено более 500, у мухи дрозофилы — более 1000, а у человека — несколько тысяч генов, тогда как число хромосом у них 10, 4 и 23 пары соответственно. Это дает основание предположить, что в каждой хромосоме локализовано множество генов. *Гены, локализованные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе.*

Совместное наследование генов Т. Морган предложил называть *сцепленным наследованием*. Число групп сцепления соответствует гаплоидному набору хромосом.

Способ наследования сцепленных генов отличается от наследования генов, локализованных в разных парах гомологичных хромосом. Так, если при независимом комбинировании дигибрид $AaBb$ образует четыре типа гамет (AB , Ab , aB и ab) в равных количествах, то такой же дигибрид $AaBb$ при сцеплении генов образует только два типа гамет: AB и ab тоже в равных количествах, которые повторяют комбинацию генов в хромосоме родителя.

Было установлено, что кроме обычных гамет при сцепленном наследовании возникают и другие — Ab и aB — с новыми комбинациями генов, отличающихся от родительской гаметы. Причиной возникновения новых гамет является *обмен участками гомологичных хромосом, или кроссинговер*. Он обозначается:



Кроссинговер происходит в профазе I мейоза во время конъюгации гомологичных хромосом. В это время части двух хромосом могут перекрещиваться и обмениваться своими участками. В результате возникают качественно новые хромосомы, содержащие участки (гены) как материнских, так и отцовских хромосом. Особи, которые получают из таких гамет с новым сочетанием аллелей, получили название *кроссинговерных (кроссоверных), или рекомбинантных*.

Частота (процент) перекреста между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними. Кроссинговер между двумя генами

происходит тем реже, чем ближе друг к другу они расположены. По мере увеличения расстояния между генами возрастает вероятность того, что кроссинговер разведет их по двум разным гомологичным хромосомам.

Расстояние между генами характеризует *силу сцепления* и выражается в морганидах (в честь Т. Моргана) или в процентах рекомбинации (кроссинговера). Генетическое расстояние, на котором кроссинговер происходит с вероятностью 1 %, представляет собой *сантиморган* (сМ). Имеются гены с высоким процентом сцепления и такие, где сцепление почти не обнаруживается. Однако при сцепленном наследовании максимальная величина кроссинговера не превышает 50 %. Если же она выше, то наблюдается свободное комбинирование между парами аллелей, неотличимое от независимого наследования. Кроме того, кроссоверных гамет в процентном соотношении всегда меньше, чем некроссоверных.

Биологическое значение кроссинговера чрезвычайно велико, поскольку генетическая рекомбинация позволяет создавать новые, ранее не существовавшие комбинации генов и тем самым обеспечить повышение выживаемости организмов в процессе эволюции.



61 Что такое генетическая карта?

Сцепление генов, локализованных в одной хромосоме, не бывает абсолютным. Кроссинговер, происходящий в процессе мейоза между гомологичными хромосомами, приводит к рекомбинации (перераспределению) генов. Т. Морган и его сотрудники К. Бриджес, А. Стертевант и Г. Меллер экспериментально показали, что знание явлений сцепления и кроссинговера позволяет не только установить группу сцепления генов, но и построить генетические карты хромосом, на которых указаны порядок расположения генов в хромосоме и относительные расстояния между ними.

Генетической картой хромосом называют схему взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Генетические карты составляются для каждой пары гомологичных хромосом.

Возможность такого картирования основана на постоянстве процента кроссинговера между определенными генами.

Если известно взаимное расположение генов в хромосоме (их порядок и расстояние между ними), то его можно изобразить в виде схемы.

Наличие генетической карты свидетельствует о высокой степени изученности того или иного вида организма и представляет большой научный интерес. Такой организм является прекрасным объектом для проведения дальнейших экспериментальных работ, имеющих и практическое значение. В частности, знание генетических карт позволяет планировать работы по получению организмов с определенными сочетаниями признаков, что теперь широко используется в селекционной практике.

Генетические карты человека также могут оказаться полезными в развитии здравоохранения и медицины. Знания о локализации гена в определенной хромосоме уже теперь используются при диагностике ряда тяжелых наследственных заболеваний человека. Медицинская генетика получила возможность для генной терапии, т.е. для коррекции структуры или функции генов.



62

Каковы основные положения хромосомной теории наследственности?

Анализ явлений сцепленного наследования, кроссинговера, сравнение генетической и цитологической карт позволяют сформулировать основные положения хромосомной теории наследственности:

1) гены локализованы в хромосомах. При этом различные хромосомы содержат неодинаковое число генов. Набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален;

2) гены расположены в хромосоме в линейной последовательности;

3) аллельные гены занимают одинаковые локусы в гомологичных хромосомах;

4) гены одной хромосомы образуют группу сцепления, благодаря чему имеет место сцепленное наследование некоторых признаков;

5) сцепление между генами, локализованными в одной хромосоме, неполное, между ними может происходить кроссинговер;

6) для каждого биологического вида характерно свое количество групп сцепления, равное числу хромосом в гаплоидном наборе. Так, у человека 23 группы сцепления в женском организме и 24 в мужском.



63

В чем сущность хромосомного определения пола у животных?

У многих видов животных самым заметным фенотипическим различием между особями является *пол*. Более того, пол влияет на развитие и функционирование многих органов, непосредственно с половым размножением не связанных, а половые гормоны накладывают отпечаток на экспрессию (проявление) многих генов.

Пол, как и любой другой признак организма, наследственно детерминирован. Важнейшая роль в генетической детерминации пола и в поддержании закономерного соотношения полов принадлежит хромосомному аппарату.

Давно было замечено, что у раздельнополых организмов соотношение полов обычно составляет 1:1, т.е. самцы и самки встречаются с одинаковой частотой. При изучении хромосом у самцов и самок ряда животных между ними были обнаружены некоторые различия. Как у мужских, так и у женских особей во всех клетках имеются пары одинаковых (гомологичных) хромосом, но по одной паре хромосом они различаются. Так, у самки дрозофилы имеются две палочковидные хромосомы (XX), а у самца — одна такая же палочковидная, а вторая, парная первой, изогнутая (XY). Хромосомы, по которым отличаются самки от самцов, называются *половыми хромосомами*, а все остальные хромосомы — *аутосомами*.

Женский пол большинства организмов образует одинаковые гаметы, содержащие только X-хромосому, и называется *гомогаметным*. Мужской пол по этому признаку образует гаметы двух типов (X и Y) и называется *гетерогаметным*. У некоторых организмов (птиц, бабочек, пресмыкающихся) наблюдается

обратная картина: гетерогаметным является женский, а гомогаметным — мужской пол. Определение пола в данном случае принято называть *ZW*-типом. У прямокрылых насекомых *Y*-хромосомы нет совсем, так что самец имеет генотип *XO*.

От чего же зависит рождение мужских и женских особей? Рассмотрим это на примере определения пола у дрозофилы (рис. 34).

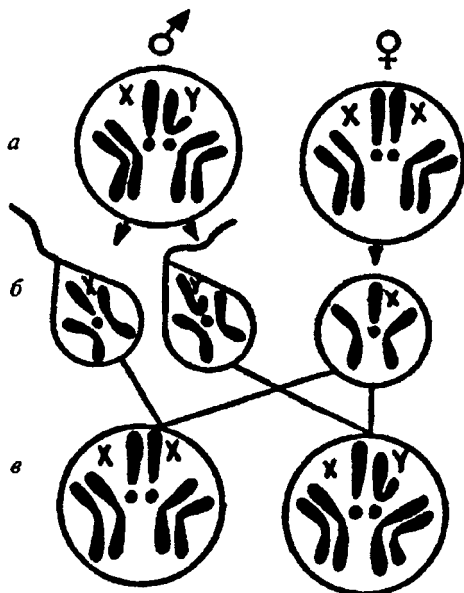


Рисунок 34. Определение пола у дрозофилы ($2n = 8$): а — хромосомный набор родителей; б — гаметы; в — хромосомный набор потомков

В ходе мейоза у самок образуется один тип гамет, содержащий гаплоидный набор аутосом и одну *X*-хромосому. Самцы образуют два типа гамет, половина из которых содержит три аутосомы и одну *X*-хромосому ($3A + X$), а половина — три аутосомы и одну *Y*-хромосому ($3A + Y$). При оплодотворении яйцеклеток ($3A + X$) сперматозоидами с *X*-хромосомами будут формироваться особи женского пола ($6A + XX$), а от слияния яйцеклеток со сперматозоидами, несущими *Y*-хромосому, будут развиваться самцы ($6A + XY$). Поскольку число мужских гамет с *X*- и *Y*-хромосомами одинаково, то и количество самцов и самок тоже одинаково. Сходный способ определения полов присущ всем млекопитающим, в том числе и человеку.



Признаки, гены которых локализованы в половых хромосомах, называются признаками, сцепленными с полом. X- и Y-хромосомы имеют общие гомологичные участки. В этих участках локализованы гены, определяющие признаки, которые наследуются одинаково как у мужчин, так и у женщин.

Помимо гомологичных участков X- и Y-хромосомы имеют негомологичные участки. Негомологичный участок Y-хромосомы, кроме генов, определяющих мужской пол, содержит и другие гены, не имеющие отношения к полу. Признаки, сцепленные с негомологичным участком Y-хромосомы, передаются всем сыновьям, поскольку они получают от отца Y-хромосому. Негомологичный участок X-хромосомы содержит в своем составе целый ряд рецессивных (для женщин) и доминантных (для мужчин — в силу его гемизиготности) генов. Примером наследования признаков, сцепленных с полом, у человека является гемофилия, атрофия зрительного нерва, дальтонизм и др.

Гемофилия — наследственная болезнь, при которой кровь теряет способность свертываться. Ранение, даже царапина или ушиб может вызвать обильное наружное или внутреннее кровотечение, которое нередко заканчивается смертью. Это заболевание встречается, за редчайшим исключением, только у мужчин. Было установлено, что гемофилия обусловлена рецессивным геном, локализованным в X-хромосоме, поэтому гетерозиготные по данному гену женщины обладают нормальной свертываемостью крови.

Рассмотрим, какое потомство может появиться у женщины, вступающей в брак с нормальным по этому признаку мужчиной. Ген, определяющий нормальную свертываемость крови, обозначим H , а ген, который определяет ее несвертываемость, — h . Учитывая, что в генотипе женщины имеются две X-хромосомы, а у мужчин — одна X-хромосома и одна Y-хромосома, запишем схему наследования гемофилии:

$$\begin{array}{rcccl} P. & X^H X^h & \times & X^H Y \\ & \text{носительница} & & \text{здоровый} \\ & \text{гена гемофилии} & & \text{мужчина} \end{array}$$

Гаметы:	X^H, X^h	×	X^H, Y
F_1 :	$X^H X^H$;	$X^H X^h$;	$X^H Y$;
	здоровая	девочка —	здоровый
	девочка	носительница	мальчик-
		гена гемофилии	гемофилик

Как видно из схемы, потомки данного брака проявляют расщепление признака: половина дочерей ($X^H X^h$) являются носительницами гена гемофилии, а половина сыновей — гемофиликами; вторая половина — дочери ($X^H X^H$) и сыновья ($X^H Y$) окажутся здоровыми.

Фенотипическое проявление гемофилии у девочек наблюдается в том случае, если мать девочки является носительницей гена гемофилии, а отец — гемофилик:

P :	$X^H X^h$	×	$X^h Y$
	носительница		мужчина-
	гена гемофилии		гемофилик
Гаметы:	X^H, X^h		X^h, Y
F_1 :	$X^H X^h$;	$X^h X^h$;	$X^H Y$;
	девочка —	девочка-	здоровый
	носительница	гемофилик	мальчик
	гена гемофилии		мальчик-
			гемофилик

Подобная закономерность наследования характерна и для других рецессивных, сцепленных с полом признаков.



65 Что такое цитоплазматическая наследственность?

Некоторые признаки (окраска плодов, цветков и листьев, высокая активность клеточного дыхания и др.) могут наследоваться без участия ядерного аппарата. Такое явление возможно благодаря тому, что некоторые клеточные структуры имеют свою автономную кольцевую молекулу ДНК и способны делиться сравнительно автономно от клетки. В эукариотических клетках нехромосомная ДНК содержится в хлоропластах и митохондриях. Молекулы ДНК этих органелл несут информацию о собственных белках, а также об иРНК и тРНК, участвующих в их синтезе.

Передача генетической информации через цитоплазму получила название *цитоплазматической* (внеядерной, нехромосомной) *наследственности*. Поскольку наследственная информация передается по материнской линии через цитоплазму яйцеклетки, ее называют также *материнской наследственностью*. Непосредственное влияние материнского организма на развитие зародыша часто приводит к большему сходству потомства с матерью, поскольку условия эмбрионального развития организма полностью зависят от матери.

Пластидное (хлоропластное) наследование обнаружено у ряда растений: ночной красавицы, львиного зева, кипрея и др. У них наряду с формами, имеющими зеленые листья, существуют пестролистные формы с чередованием пластид, способных и неспособных к синтезу хлорофилла.

Наследование пестролистности связано с передачей при клеточных делениях двух типов пластид — зеленых (хлоропластов) и бесцветных (лейкопластов). Пластиды воспроизводятся в клетке автономно и случайно распределяются между дочерними клетками. Клетки, содержащие смесь зеленых и бесцветных пластид, при делении дают клетки всех трех типов, что приводит к образованию зеленых, пестрых и белых участков растения. Поскольку единственный способ проникновения пластид в зиготу — через яйцеклетку, то наследование осуществляется по материнской линии — материнское наследование.

Цитоплазматическая наследственность характерна не только для растений, но и для животных и микроорганизмов. Благодаря наличию ДНК не только в ядрах, но и в органеллах цитоплазмы живые организмы получают определенные преимущества в процессе эволюции. Ядро и хромосомы отличаются генетически обусловленной достаточно высокой устойчивостью к постоянно меняющимся условиям среды. В то же время хлоропласты и митохондрии развиваются до некоторой степени независимо от клеточного деления, непосредственно реагируя на воздействие различных факторов окружающей среды. Таким образом, они имеют потенциальную возможность обеспечить быстрые реакции организма на изменения внешних условий.



Все многообразие живого и его постоянное совершенство было бы невозможно без изменчивости. Это связано с тем, что генотип последовательно реализуется в фенотип в ходе индивидуального развития и в определенных условиях внешней среды. Различные факторы среды (свет, тепло, влага, состав почвы и др.) оказывают прямое или косвенное влияние на организмы, вызывая у них изменение признаков и свойств. Именно этим определяется тот факт, что организмы, имеющие одинаковые генотипы, могут резко отличаться друг от друга по фенотипу. Таким образом, организм обладает не только наследственностью, которая поставляет материал для эволюции и селекции, но и изменчивостью. По механизмам возникновения и характеру изменений признаков различают два типа изменчивости: наследственную и ненаследственную.

Модификационная (ненаследственная, или фенотипическая) изменчивость представляет собой изменение фенотипа под действием факторов внешней среды, которое происходит без изменения генотипа. Модификации не наследуются и сохраняются лишь на протяжении жизни данного организма.

Все признаки и свойства организма наследственно детерминированы, однако *организмы наследуют не сами признаки и свойства, а лишь возможность их развития.*

Формирование признака — цепь процессов, идущая от генов через иРНК, полипептид и фермент, — протекает нормально только в том случае, если в клетке имеются все необходимые исходные вещества, источник энергии и подходящие условия для реакций. Таким образом, среда должна обеспечить условия, необходимые для формирования признака.

Если семена растений, например, злаков, или клубни картофеля проращивать на свету, то образующиеся проростки имеют зеленый цвет из-за присутствия в их клетках хлоропластов. Такие же проростки, но выращенные в темноте, становятся бесцветными или слегка желтоватыми. Если же их вновь вернуть на свет, они приобретут зеленый цвет. Таким образом, возможность образования хлорофилла и, как следствие, хлоропластов была в обоих случаях, но для реализации ее необходим свет.

Но даже в том случае, когда происходит возникновение и развитие того или иного признака, степень его выраженности может быть разной в зависимости от условий внешней среды: при одних она может быть усилена, при других — ослаблена. Пределы этих изменений определяются возможностями, заложенными в генотипе.

Пределы варьирования признака, ограниченные действием генотипа, называются нормой реакции.

Для разных признаков и свойств организма границы, определяемые нормой реакции, неодинаковы. Наибольшей пластичностью характеризуются количественные признаки: семенная продуктивность растений, удои у крупного рогатого скота, масса животных и т.д. В то же время качественные признаки (масть животных, окраска семян, цветков и плодов и др.) мало варьируют при изменении условий среды.

Масть животных в разных условиях практически не изменяется.

Все признаки и свойства каждого сорта растений и породы животных могут изменяться только в пределах нормы реакции. Поэтому попытки добиться высоких урожаев, резко повысить продуктивность сельскохозяйственных животных только за счет повышения уровня агротехники, улучшения условий кормления и содержания животных несостоятельны. В первую очередь необходимо получить новые сорта растений и породы животных улучшенного генотипа, отзывчивых на хорошие условия возделывания и выращивания.

Значение модификаций определяется тем, что большинство из них имеют приспособительное значение и способствуют адаптации организмов к изменению окружающей среды.



67 Что представляет собой комбинативная изменчивость?

Наследственную изменчивость принято делить на комбинативную и мутационную.

В основе *комбинативной изменчивости* лежит половое размножение организмов, вследствие которого возникает огромное разнообразие генотипов. Практически неограниченными источниками комбинативной изменчивости служат три процесса:

1) реципрокный обмен генами между хроматидами гомологичных хромосом, или кроссинговер. Он создает новые группы сцепления, т.е. служит важным источником генетической рекомбинации аллелей. Рекомбинантные хромосомы, оказавшиеся в зиготе, способствуют появлению признаков, не типичных для родителей;

2) независимое расхождение гомологичных хромосом в первом мейотическом делении. Именно независимое комбинирование хромосом при мейозе является основой третьего закона Менделя. Появление зеленых гладких и желтых морщинистых семян во втором поколении от скрещивания растений с желтыми гладкими и зелеными морщинистыми семенами — пример комбинативной изменчивости;

3) случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Эти три источника комбинативной изменчивости действуют независимо и одновременно, обеспечивая при этом постоянную «перетасовку» генов, что приводит к появлению организмов с другими генотипом и фенотипом (сами гены при этом не изменяются). Однако новые комбинации генов довольно легко распадаются при передаче из поколения в поколение. Поэтому для закрепления важных признаков селекционеры используют близкородственные скрещивания, при которых возрастает вероятность встречи одинаковых гамет.

Комбинативная изменчивость является важнейшим источником всего колоссального наследственного разнообразия, характерного для живых организмов. Однако перечисленные выше источники изменчивости не порождают крупных изменений в генотипе, которые необходимы, согласно эволюционной теории, для возникновения новых видов. Такие изменения возникают в результате мутаций.



68 Что такое мутационная изменчивость?

Мутационной называется изменчивость, вызванная возникновением мутации. *Мутации* — это наследуемые изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма.

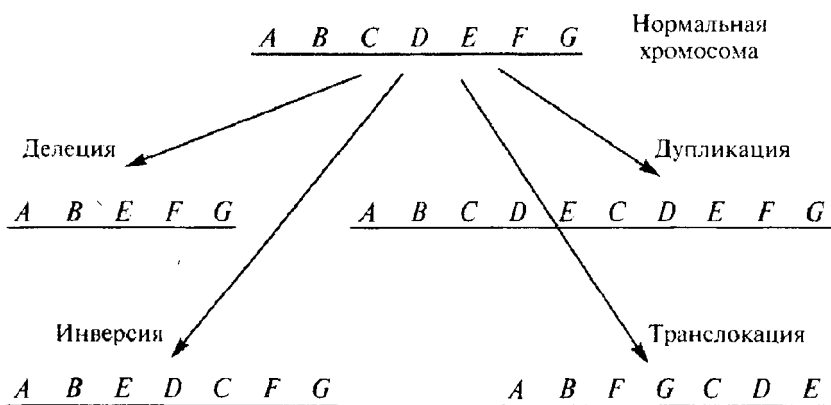
Основные положения мутационной теории разработаны Г. де Фризом в 1901—1903 гг. и сводятся к следующему:

- мутации возникают внезапно как дискретные изменения признаков;
- новые формы устойчивы;
- в отличие от ненаследственных изменений мутации не образуют непрерывных рядов. Они представляют собой качественные изменения;
- мутации проявляются по-разному и могут быть как полезными, так и вредными;
- вероятность обнаружения мутаций зависит от числа исследованных особей;
- сходные мутации могут возникать повторно;
- мутации ненаправленны (спонтанны), т.е. мутировать может любой участок хромосомы, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков.

По характеру изменения генома различают несколько типов мутаций — геномные, хромосомные и генные.

Геномные мутации (анеуплоидия и полиплоидия) — это изменение числа хромосом в геноме клетки (см. вопрос 69).

Хромосомные мутации, или хромосомные перестройки, выражаются в изменении структуры хромосом, которые можно выявить и изучить под световым микроскопом. Известны перестройки разных типов:



— *нехватки, или дефиценсы,* — это потеря концевых участков хромосомы;

— *делеции* — выпадение участка хромосомы в средней ее части;

— *дупликации* — двух- или многократное повторение набора генов, локализованных в определенном участке хромосомы;

— *инверсии* — поворот участка хромосомы на 180° ;

— *транслокации* — перенос участка к другому концу той же хромосомы либо к другой, негомологичной хромосоме.

При дефиценсии, делециях и дупликациях изменяется количество генетического материала хромосом. Степень фенотипического изменения зависит от того, насколько велики соответствующие участки хромосом и содержат ли они важные гены. Примеры хромосомных перестроек известны у многих организмов, включая человека. Тяжелое наследственное заболевание синдром «кошачьего крика» (назван так по характеру звуков, издаваемых больными младенцами) обусловлено гетерозиготностью по дефиценсии в 5-й хромосоме. Этот синдром сопровождается умственной отсталостью. Обычно дети с таким синдромом рано умирают.

Дупликации играют существенную роль в эволюции генома, поскольку могут служить материалом для возникновения новых генов, так как в каждом из двух ранее одинаковых участков могут происходить различные мутационные процессы.

При инверсиях и транслокациях общее количество генетического материала остается прежним, изменяется только его расположение. Такие мутации тоже играют значительную роль в эволюции, так как скрещивание мутантов с исходными формами затруднено, а их гибриды F_1 чаще всего стерильны. Поэтому здесь возможно только скрещивание исходных форм между собой. Если у таких мутантов окажется благоприятный фенотип, они могут стать исходными формами для возникновения новых видов. У человека все указанные мутации приводят к патологическим состояниям.

Генные, или точковые, мутации — результат изменения нуклеотидной последовательности в молекуле ДНК. Возникшее изменение последовательности нуклеотидов в данном гене воспроизводится при транскрипции в структуре иРНК и приводит к изменению последовательности аминокислот в полипептидной цепи, образующейся в результате трансляции на рибосомах. Существуют разные

типы генных мутаций, связанных с добавлением, выпадением или перестановкой нуклеотидов в гене. Это дупликации, вставки лишней пары нуклеотидов, делеции (выпадение пары нуклеотидов), инверсии или замены пар нуклеотидов (АТ ↔ ГЦ; АТ ↔ ЦГ или АТ ↔ ТА).

Эффекты генных мутаций чрезвычайно разнообразны. Большая часть из них фенотипически не проявляется (поскольку они рецессивны), однако известен ряд случаев, когда изменение лишь одного основания в определенном гене оказывает глубокое влияние на фенотип. Одним из примеров служит серповидноклеточная анемия — заболевание, вызываемое у человека заменой нуклеотидов в одном из генов, ответственных за синтез гемоглобина. Это приводит к тому, что в крови эритроциты с таким гемоглобином деформируются (из округлых становятся серповидными) и быстро разрушаются. При этом развивается острая анемия и снижается количество кислорода, переносимого кровью. Анемия вызывает физическую слабость, может привести к нарушениям деятельности сердца и почек и к ранней смерти людей, гомозиготных по мутантному аллелю.

Генные мутации возникают под воздействием ультрафиолетовых лучей, ионизирующего излучения, химических мутагенов и других факторов. Особенно отрицательно сказывается фон ионизирующей радиации нашей планеты. Даже небольшое повышение естественного фона радиации (на 1/3), например, в результате испытаний ядерного оружия, может привести к появлению в каждом поколении дополнительно 20 млн человек с тяжелыми наследственными нарушениями. Нетрудно представить себе, какую опасность не только для населения Украины, Беларуси и России, но и для всего человечества представляют такие события, как авария на Чернобыльской АЭС.



69

Что такое полиплоидия и анеуплоидия и каково их биологическое значение?

Для каждого вида живых организмов характерно определенное число хромосом. Например, у шимпанзе соматические клетки содержат 48 хромосом, а половые — в два раза меньше (24).

Полиплоидия и анеуплоидия представляют собой результат изменений числа хромосом и относятся к *геномным мутациям*, т.е. изменениям генома — гаплоидного набора хромосом с локализованными в них генами.

Полиплоидия — это кратное увеличение гаплоидного набора хромосом. Клетки с разным числом гаплоидных наборов хромосом называют триплоидными ($3n$), тетраплоидными ($4n$), гексаплоидными ($6n$), октаплоидными ($8n$) и т.д.

Чаще всего полиплоиды образуются при нарушении расхождения хромосом к полюсам клетки при мейозе или митозе. Это может быть вызвано действием физических (высокая и низкая температура, радиоактивное излучение) и химических (колхицин, винбластин, аценафтен, хлороформ, эфир, хлоргидрид) факторов. В результате возникает клетка с удвоенным числом хромосом, которая может стать началом будущего полиплоидного организма.

Для многих растений известны так называемые полиплоидные ряды. Они включают формы от 2 до $10n$ и более. Например, полиплоидный ряд из наборов в 12, 24, 36, 48, 60, 72, 96, 108 и 144 хромосомы составляют представители рода паслен (*Solanum*); род пшеница (*Triticum*) представляет ряд, члены которого имеют 14, 28 и 42 хромосомы.

Известно, что при отдаленной гибридизации наблюдается бесплодие, поскольку их генеративные клетки не имеют гомологичных хромосом для конъюгации и образуют нежизнеспособные гаметы, которые гибнут при первом же делении. Для преодоления бесплодия гибридов в этом случае используют полиплоидию. При кратном увеличении числа хромосом каждая хромосома имеет гомолога. Гаметы такого полиплоидного гибрида образуют тетраплоидные зиготы ($2n$ хромосом от одного и $2n$ хромосом от другого вида). Такие формы называются аллотетраплоидами.

Полиплоидия приводит к изменению признаков организма, поэтому является важным источником изменчивости в эволюции и селекции, особенно у растений. Это связано с тем, что у них весьма широко распространены гермафродитизм (самоопыление), партеногенез и вегетативное размножение. Поэтому около трети видов растений, произрастающих на нашей планете, — полиплоиды, а в резко континентальных условиях высокогорного Памира произрастает до

85 % полиплоидов. Почти все культурные растения тоже полиплоиды, у которых, в отличие от их диких сородичей, более крупные цветки, плоды и семена, в запасающих органах (стебель, клубни) накапливается больше питательных веществ. Полиплоиды лучше приспособляются к неблагоприятным условиям жизни, легче переносят низкие температуры и засуху. Именно поэтому они очень распространены в северных и высокогорных районах.

В основе резкого увеличения продуктивности полиплоидных форм культурных растений лежит явление *полимерии* (см. вопрос 58).

У раздельнополых животных как в естественных, так и в искусственных условиях полиплоидия встречается крайне редко.

Анеуплоидия, или *гетероплоидия*. У анеуплоидов нормальное число хромосом увеличивается или уменьшается менее чем на целый набор. Анеуплоиды возникают тогда, когда не расходятся хроматиды отдельных хромосом в митозе или отдельные гомологичные хромосомы в мейозе. В результате нерасхождения хромосом при гаметогенезе могут возникать половые клетки с лишними хромосомами, и тогда при последующем слиянии с нормальными гаплоидными гаметами они образуют зиготу $2n + 1$ (трисомик) по определенной хромосоме. Если в гамете оказалось меньше на одну хромосому, то последующее оплодотворение приводит к образованию зиготы $2n - 1$ (моносомик) по какой-либо из хромосом. Кроме того, встречаются формы $2n - 2$, или нуллисомики, так как отсутствует пара гомологичных хромосом, и $2n + n$, или полисомики.

Анеуплоиды встречаются как у растений и животных, так и у человека. Анеуплоидные растения обладают низкой жизнеспособностью и плодовитостью, а у человека это явление нередко приводит к бесплодию и в этих случаях не наследуется. У детей от матерей старше 38 лет частота анеуплоидии повышена (до 2,5 %). Кроме того, случаи анеуплоидии у человека вызывают хромосомные болезни (см. вопрос 72).

Анеуплоидные формы часто используются в селекции растений. Скрещивая растения с нуллисомиками и моносомиками, в геноме можно вводить определенную хромосому с желательными генами. Таким путем получены новые формы пшеницы, устойчивые к ряду заболеваний.



Закон гомологических рядов был сформулирован выдающимся русским ученым Н. И. Вавиловым в 1920 г. *Сущность закона состоит в том, что виды и роды, генетически близкие, связанные друг с другом единством происхождения, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости.* Зная, какие формы изменчивости встречаются у одного вида, можно предвидеть нахождение аналогичных форм у родственного ему вида.

В основе закона гомологических рядов фенотипической изменчивости у родственных видов и родов лежит представление *о единстве их происхождения путем дивергенции* от одного предка в процессе естественного отбора. Поскольку общие предки имели специфический набор генов, то и их потомки должны обладать примерно таким же набором. Более того, у родственных видов, имеющих общее происхождение, возникают и сходные мутации. Это означает, что у представителей разных семейств и классов растений и животных со сходным набором генов можно встретить параллелизм — гомологические ряды мутаций по морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам и свойствам. Так, например, у разных классов позвоночных встречаются сходные мутации: альбинизм и отсутствие перьев у птиц, альбинизм и бесшерстность у млекопитающих, гемофилия у многих млекопитающих и человека.

Закон гомологических рядов, отражая общую закономерность мутационного процесса и формирования организмов, представляет широкие возможности для его практического применения в сельскохозяйственном производстве, селекции, медицине. Знание характера изменчивости нескольких родственных видов дает возможность поиска признака, который отсутствует у одного из них, но характерен для других. Таким путем были собраны и изучены голозерные формы злаков, односеменные сорта сахарной свеклы, не нуждающейся в прорывке, что особенно важно при механизированной обработке почв. Медицинская наука в качестве моделей для изучения болезней человека получила возможность использовать

животных с гомологичными заболеваниями: сахарный диабет крыс; врожденная глухота мышей, собак, морских свинок; катаракта глаз мышей, крыс, собак и ряд других дефектов.

Закон гомологических рядов позволяет также предвидеть возможность появления мутаций, еще неизвестных науке, которые могут использоваться в селекции для создания новых ценных для хозяйства форм.



71 Каковы особенности генетики человека?

Генетика человека изучает явления наследственности и изменчивости в различных популяциях людей, особенности наследования нормальных и патологических признаков, зависимость заболеваний от генетической предетерминации и условий окружающей среды, в том числе от социальных условий жизни. Задачей медицинской генетики является выявление и профилактика наследственных заболеваний.

Изучение наследственности и изменчивости человека связано с трудностями, основными причинами которых являются:

- 1) невозможность направленных скрещиваний для последующего генетического анализа;
- 2) невозможность экспериментального получения мутаций;
- 3) позднее половое созревание;
- 4) малое количество потомков в каждой семье;
- 5) медленная смена поколений;
- 6) невозможность обеспечения одинаковых и строго контролируемых условий для развития потомков от разных браков;
- 7) недостаточная точность регистрации наследственных признаков и небольшая родословная;
- 8) сложный кариотип ($2n = 46$) с большим числом групп сцепления.

Несмотря на все эти затруднения успехи в познании генетики человека в последние годы очень велики.

Невозможность направленных скрещиваний компенсируется тем, что у исследователя есть возможность из огромной человеческой популяции выбрать из многих тысяч брачных пар именно те, которые необходимы для генетического анализа. Метод гибридизации соматических клеток позволяет

экспериментально изучать локализацию генов в хромосомах, проводить анализ групп сцепления и т.д.

При изучении наследственности и изменчивости у человека используются следующие методы: генеалогический, близнецовый, популяционно-статистический, дерматоглифический, биохимический, цитогенетический, методы гибридизации соматических клеток и моделирования.



72

Чем определяются наследственные болезни человека? Каковы методы их лечения и профилактики?

К настоящему времени зарегистрировано около 3500 наследственных болезней человека, причем большинство из них связано с психическими расстройствами. По данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), благодаря применению новых методов диагностики ежегодно регистрируются в среднем три новых наследственных заболевания, которые встречаются в практике врача любой специальности: терапевта, хирурга, невропатолога, акушера-гинеколога, эндокринолога и т.д. Болезней, не имеющих абсолютно никакого отношения к наследственности, практически не существует. Течение разных заболеваний (вирусных, бактериальных, микозов и даже травм) и выздоровление после них в той или иной мере зависят от наследственных иммунологических, физиологических, поведенческих и психических особенностей индивидуума.

Исследования, проведенные А. Стивенсоном в Северной Ирландии, позволили установить, что около 4 % новорожденных несут серьезные генетические дефекты. Эта цифра не включает выкидыши и мертворождения, частота которых составляет около 14 % от зарегистрированных беременностей. Изучение и возможное предотвращение последствий генетических дефектов человека — предмет *медицинской генетики*.

Природа наследственной патологии очень сложна. Выделяют несколько вариантов ее классификации с генетической и клинической точки зрения.

В основу генетической классификации наследственных болезней положен, во-первых, тип мутаций, во-вторых,

характер взаимодействия со средой. В связи с этим наследственную патологию в настоящее время делят на пять групп:

- 1) генные болезни;
- 2) хромосомные болезни;
- 3) болезни с наследственной предрасположенностью (мультифакториальные);
- 4) генетические болезни соматических клеток;
- 5) болезни генетической несовместимости матери и плода.

В зависимости от уровня повреждения наследственного материала различают генные, хромосомные и геномные мутации, в зависимости от типа поврежденных клеток — генеративные и соматические.

1. Генные болезни обусловлены мутациями на генном уровне (см. вопрос 68). Число зарегистрированных на сегодняшний день генных болезней превышает три тысячи. Это такие заболевания, как гемофилия, альбинизм, фенилкетонурия, ахондроплазия, серповидноклеточная анемия, муковисцидоз. Поскольку генные мутации могут затрагивать разные локусы одного и того же гена, одно и то же заболевание может встречаться в нескольких клинических вариантах. Так, более 30 патологических мутаций известно для гена фенилкетонурии; более 120 вариантов мутаций, ведущих к анемиям, выявлено у гена гемоглобина.

Клинический принцип классификации генных болезней основан на том, какой орган или система органов вовлечены в патологический процесс. Различают нервные, нервно-мышечные, эндокринные, болезни сердечно-сосудистой, опорно-двигательной, дыхательной, выделительной и других систем органов. Особую группу составляют болезни обмена веществ. Они могут быть связаны с нарушением белкового, углеводного, липидного обменов или нарушением синтеза ферментов.

Генные мутации половых клеток (так же, как и хромосомные или геномные мутации) передаются по наследству, т.е. проявляются у следующего поколения.

Мутации соматических клеток по наследству не передаются, они приводят к появлению измененного признака у части клеток, в отдельном органе или системе. Чем раньше в онтогенезе возникла соматическая мутация, тем больший процент клеток ее унаследует.

Примерами соматических мутаций являются опухоли, различная пигментация радужек глаз, пигментные пятна на коже (родинки).

2. Хромосомные болезни обусловлены изменением структуры или числа хромосом. Характерным отличием хромосомных и геномных болезней является их возникновение как в ходе гаметогенеза родителей, так и непосредственно в зиготе или на ранних стадиях дробления. Хромосомные мутации описаны ранее (см. вопрос 68).

Геномные мутации, встречающиеся у человека, бывают 2-х типов: моносомия (анеуплоидия), когда хромосомный комплекс уменьшается ($2n - 1$), и полисомия, когда число отдельных хромосом увеличено, например, трисомия ($2n + 1$). Особенно тяжелы моносомии. Считают, что около 20 % случаев моносомии заканчиваются летально еще в первые дни эмбрионального развития или приводят к гибели зародыша на более поздних стадиях (спонтанные аборт).

Моносомия всего организма описана для X-хромосомы. Это *синдром Шерешевского—Тернера* ($44 + XO$), проявляющийся у женщин, для которых характерны патологические изменения телосложения (малый рост, короткая шея), нарушения половой системы (отсутствие большинства женских вторичных половых признаков), умственная ограниченность. Женщины-трисомики ($44 + XXX$) отличаются нарушениями полового, физического и умственного развития (*трипло-икс синдром*). Мужчины с *синдромом Клайнфельтера* ($44 + XXU$) характеризуются недоразвитием гонад, дегенерацией семенных канальцев, нередко умственной отсталостью, высоким ростом за счет непропорционально длинных ног и т.д.

Из числа аутомсомных болезней наиболее изучена трисомия по 21-й хромосоме, или *синдром Дауна*. Типичные признаки больных с трисомией 21 — маленький нос с широкой плоской переносицей, раскосые глаза с эпикантусом — нависающей складкой над верхним веком, деформированные небольшие ушные раковины, полуоткрытый рот, низкий рост, умственная отсталость. Около половины больных имеют порок сердца и крупных сосудов. Существует прямая связь между риском рождения с синдромом Дауна и возрастом матери. 22—40 % детей с этой болезнью рождают матери старше 40 лет, составляющие лишь 2—3 % женщин детородного возраста.

Основным путем предотвращения наследственных заболеваний у человека является их профилактика. Для этого во многих странах мира существует сеть учреждений, обеспечивающих медико-генетическое консультирование населения. В первую очередь его услугами должны пользоваться лица, вступающие в брак, у которых имеются генетически неблагополучные родственники. Генетическая консультация обязательна при вступлении в брак родственников, лиц старше 30—40 лет, а также работающих на производстве с вредными условиями труда. Врачи и генетики смогут определить степень риска рождения генетически неполноценного потомства и обеспечить контроль за ребенком в период его внутриутробного развития. В случае рождения больного ребенка иногда возможно его медикаментозное, диетическое и гормональное лечение. Наглядным примером, подтверждающим возможности медицины в борьбе с наследственными болезнями, может служить полиомиелит. Эта болезнь характеризуется наследственной предрасположенностью, однако непосредственной причиной заболевания является инфекция. Проведение массовой иммунизации детей против этого возбудителя болезни — вируса — позволило избавить всех наследственно предрасположенных к ней от тяжелых последствий этого заболевания.



73

Каковы особенности жизнедеятельности организма как целостной системы?

Известно, что любой организм, будь-то одноклеточный или многоклеточный, является биологической системой. Такая система представляет собой совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих структурно-функциональных компонентов: у одноклеточных организмов — это плазматическая мембрана, цитоплазма с органеллами и ядро, а у многоклеточных — клетки, ткани, органы, системы органов.

Для организма как биологической системы характерны такие признаки и свойства, как целостность, высокоупорядоченное строение, саморегуляция, относительная устойчивость, а также способность к адаптации к внешней среде, развитию,

самовоспроизведению. Эти свойства организма наиболее четко проявляются в различных условиях среды обитания.

Все живые организмы существуют в определенных биотопах, условия которых постоянно изменяются. Во многих случаях эти изменения бывают столь резкими и значительными, что от живых существ требуется высокая экологическая пластичность, которая позволяет им не только выжить, но и нормально существовать в условиях заметного колебания освещенности, температуры, влажности, обеспеченности кормом, количества хищников и паразитов и т.д.

Процессы адаптации организмов к меняющимся условиям внешней среды осуществляются повсеместно и постоянно на протяжении всей их жизни.

Можно выделить несколько уровней, на которых осуществляется сложный динамический, комплексный процесс адаптации живых существ к различным условиям среды — молекулярный, клеточный, тканевый и организменный. Одним из важнейших является *клеточный уровень*.

В качестве примера приспособления одноклеточного организма к условиям среды рассмотрим эвглену зеленую, обитающую в небольших пресных водоемах со стоячей водой — лужах, озерах, болотах, а также на влажной почве. Наиболее важной особенностью эвглены является ее способность менять характер питания в зависимости от условий освещения. На свету благодаря наличию в клетке хлоропластов, фотосинтезирующих пигментов и соответствующих ферментов эвглене (как и зеленым растениям) присущ автотрофный тип питания. Поэтому эвглена всегда находится в освещенной части водоема, где более благоприятные условия для фотосинтеза. Находить освещенные места ей помогает светочувствительный глазок, или стигма, расположенный на переднем конце тела.

Если же эвглена на длительное время попадает в темноту, она теряет хлорофилл и становится бесцветной. Вследствие этого прекращается фотосинтез, и эвглена, подобно животным и грибам, усваивает готовые органические вещества, т.е. питается гетеротрофно. Следовательно, она переходит от автотрофного способа питания на свету к гетеротрофному (сапротрофному) питанию в темноте.

Часто, развиваясь в загрязненных водоемах, где имеется значительное количество растворенных органических веществ,

эвгена сочетает оба типа питания — автотрофный и гетеротрофный. Ее способность к *смешанному, или миксотрофному, питанию* обеспечивает возможность выживания в различных условиях существования.

Аналогичные адаптации к меняющимся условиям среды характерны и для ряда других автогетеротрофных протистов (например, для хламидомонады).

Очень часто адаптации организмов проявляются на *тканевом уровне*: отдельные ткани и органы способны отвечать на изменение условий существования, обеспечивая тем самым приспособление организма в целом к условиям внутренней и внешней среды. Подобные изменения можно наблюдать у человека, многие качества организма которого могут быть развиты в значительной мере тренировкой. Так, у тяжелоатлетов — мощная мускулатура, у культуристов не только мощная мышечная система, но и четко очерченная рельефно каждая группа мышц, у пловцов сильно развиты легкие и т.д. Регулярные занятия физическим трудом, физкультурой и спортом, активный образ жизни способствуют укреплению сердца, обеспечивают его нормальную работу. Чем сильнее развита сердечная мышца, тем больше крови она может выбросить в кровеносную систему, что лучше обеспечивает снабжение тканей питательными веществами, кислородом и удаление из них продуктов метаболизма. Уменьшение физических нагрузок, наоборот, сопровождается ограничением подвижности, т.е. развитием гиподинамии. Это вызывает снижение обмена веществ, ослабляет мышечную систему и сердечную мышцу.

Одной из наиболее важных особенностей организма как целостной системы является его способность к саморегуляции, т.е. автоматическому установлению и поддержанию на определенном, относительно постоянном уровне тех или иных физиологических и других биологических показателей независимо от меняющихся условий окружающей среды. Способность к саморегуляции в наибольшей степени характерна для млекопитающих, у которых она достигается за счет мощного развития нервной, кровеносной, иммунной, эндокринной и пищеварительной систем.

Изменение условий, т.е. отклонение какого-либо жизненного фактора от привычного для организма уровня, служит

толчком к мобилизации механизмов, восстанавливающих его. При этом конкретные механизмы саморегуляции весьма разнообразны, однако во многих случаях основаны на сходных принципах, например, регуляции по принципу обратной связи.

Примером саморегуляции на молекулярном уровне могут служить ферментативные реакции, в которых конечный продукт, определенная концентрация которого поддерживается автоматически, влияет на активность фермента. Другой пример: пепсин активен в кислой среде, а при подщелачивании его активность падает и полностью восстанавливается только при подкислении. Аналогичная закономерность наблюдается и в случае снижения и повышения температуры. Эта способность к легкому изменению структурно-функциональной организации ферментов объясняет причину их низкой активности в одних условиях и высокой в других, что, естественно, сказывается на жизнедеятельности организмов.

Саморегуляция на клеточном уровне — это самосборка органелл (митохондрий, хлоропластов, рибосом, лизосом и др.) или восстановление локально разрушенной плазматической мембраны из структурных белков, липидов и других макромолекул. Образование органелл и восстановление структуры мембраны прекращает интенсивный синтез этих веществ.

Изменение условий неизбежно приводит к синхронной перестройке работы практически всех органов. Так, при недостатке кислорода (например, высоко в горах) деятельность организма сопровождается интенсификацией работы дыхательной и кровеносной систем, учащением пульса, возрастанием количества эритроцитов и, как следствие, концентрации гемоглобина в крови. В результате организм не просто переносит изменившиеся условия среды, но и приспосабливается к ним.

Для организма характерно относительное постоянство внутренней среды, или гомеостаз, как основа его свободы и определенной независимости от непрерывно меняющейся внешней среды. Такое постоянство создается совместной деятельностью всех систем организма, в которых особая роль принадлежит нервной и эндокринной системам. У млекопитающих это проявляется в поддержании постоянной температуры тела, кровеносного и осмотического давления, частоты дыхания и сердечных сокращений, уровня сахара, белков и липидов в крови, в постоянстве объема крови и других

неклеточных жидкостей, а также в синтезе необходимых для жизнедеятельности веществ и разрушении вредных.

Обязательным условием поддержания стабильности организации живого является обмен веществ и энергии. Без обмена веществ существование организма невозможно.

Одним из важнейших свойств живой природы является цикличность большинства происходящих в ней процессов. Вся жизнь на Земле подчинена определенным ритмам — периодически повторяющимся явлениям природы. Ритмы, регистрируемые в живом мире, называются биологическими.

Биологические ритмы — это периодически повторяющиеся изменения природных явлений, физиологических процессов и поведения организмов. Биоритмы возникли в процессе эволюции растений, животных и человека как приспособления к таким закономерным периодическим чередованиям природных явлений, как смена времени суток, сезонов года, лунных фаз, приливов и отливов и т.п.

Природные ритмы для любого организма можно разделить на внутренние (связанные с его собственной жизнедеятельностью) и внешние (циклические изменения в окружающей среде).

К *внутренним* (или физиологическим) относятся такие ритмы, периодичность которых не зависит от действия факторов внешней среды (биение сердца, дыхательные движения, работа желез внутренней секреции, деление клеток, активность ферментов). Определенному ритму подчиняется работа всех клеток, тканей и органов растений и животных. При этом каждая система органов имеет свой собственный период, изменить который действием факторов внешней среды можно лишь в узких пределах, а для некоторых процессов практически невозможно.

Внешние биоритмы имеют геофизическую природу, так как связаны с вращением Земли вокруг Солнца и своей оси, а также вращением Луны относительно Земли. Под влиянием этого вращения закономерно, с определенной периодичностью, изменяются такие экологические факторы, как световой режим, температура, влажность и давление воздуха, океанические приливы и отливы и т.д. Амплитуда изменчивости этих факторов связана с широтной принадлежностью того или иного региона, его удаленности от океана, в результате чего и сформировались климатические зоны на нашей планете.

Чтобы выжить, организмы в процессе длительной эволюции развили системы восприятия периодических изменений в окружающей среде и выработали способность соответствующим образом изменять свое физиологическое состояние. Повторяемость состояний организма может осуществляться через разный промежуток времени, называемый *периодом*. Например, через каждые 24 часа — *суточная периодичность*, один раз в сезон — *сезонная*, ежегодно повторяющаяся — *ежегодная периодичность* и др. Благодаря биоритмам самые важные функции организма (питание, рост и развитие, размножение) совпадают с наиболее благоприятным периодом для этого времени суток или года. Биоритмы, таким образом, помогают организму согласовать свою деятельность с меняющейся средой и эффективно приспособиться к ней.

Суточные ритмы наблюдаются почти у всех живых организмов. Они обусловлены 24-часовыми солнечными сутками. Однако в условиях относительного постоянства геофизических факторов установлены ритмы жизнедеятельности с периодом не строго в 24 часа, а несколько большими или меньшими. Такие ритмы называются *циркадными* (от лат. *circa* — около, *dies* — день), или *околосуточными ритмами*. С такой периодичностью у растений изменяются скорость роста, фотосинтез и дыхания, транспирации, движения листьев, открывания и закрывания устьиц и цветков. Величина отклонения от 24-часового цикла зависит от суточных колебаний освещенности, температуры, влажности и других экологических факторов. При этом у одних видов периоды активности строго приурочены к определенному времени суток, у других могут сдвигаться в зависимости от обстановки. Так, жабы и бурые лягушки активны ночью, когда влажность воздуха выше, чем днем. Напротив, озерная и прудовая лягушки, находящиеся в условиях высокой влажности, активны днем. Будучи теплолюбивыми, большинство пресмыкающихся умеренных широт — дневные, немногие виды — сумеречные и только гекконы — ночные виды. В тропических пустынях, напротив, многие виды животных активны в ночное время, так как днем очень жарко.

Подавляющее большинство птиц — дневные животные, просыпающиеся с восходом и засыпающие с заходом солнца. Такая суточная цикличность активности связана с тем, что

большинство птиц питаются растительными кормами и дневными животными и при добывании корма используют преимущественно зрение. Сравнительно немногие виды (совы, козодой и др.), кормящиеся ночными животными, активны ночью или в сумерках. В поиске добычи, кроме зрения, они используют острый слух и осязание.

Суточная цикличность активности млекопитающих определяется, как и у птиц, главным образом возможностью добывать корм в то или иное время суток, а не температурой и влажностью, поскольку они теплокровные животные.

У человека отмечено свыше 300 физиологических функций, обусловленных суточной периодичностью. Циркадные ритмы у него выражаются в чередовании сна и бодрствования, колебаниях температуры тела в пределах $0,7-0,8^{\circ}\text{C}$, циклах деятельности сердца и почек, глубине и частоте дыхания, мышечной и умственной работоспособности и т.п.

Сезонная периодичность относится к числу наиболее общих явлений в живой природе. Особенно она выражена в умеренных и северных широтах, где контрастность климатических условий разных сезонов года весьма значительна. При этом чем резче сезонные изменения внешней среды, тем сильнее выражена годовая периодичность жизнедеятельности организмов. Весеннее цветение большинства растений, осенний листопад, спячка, запасание жиров, сезонные линьки, миграции и др. развиты преимущественно в странах умеренного и холодного климата. В тропиках сезонная периодичность в жизненных циклах растений и животных выражена слабо.

У многолетних растений и пойкилотермных животных сезонная периодичность связана с различиями в скорости роста в разные периоды года. Это выражается в образовании годичных колец в стебле древесных растений, на раковинах моллюсков, чешуе рыб и плодовых телах трутовых грибов.

У животных разных видов сезонная периодичность выражается в кормовых, зимовочных и нерестовых перемещениях. Четко выражены кормовые кочевки и миграции у птиц. Так, например, белые аисты, ласточки и стрижи ежегодно улетают зимовать за тысячи километров в Южную Африку, возвращаясь в Европу, как правило, на одни и те же места.

Многие млекопитающие при недостатке пищи или невозможности ее добычи из-за глубокого снежного покрова также совершают миграции. Например, северные олени проводят зиму

на окраине таежной полосы, питаюсь ягелем и другими лишайниками, растущими на стволах деревьев. Но уже при первых признаках весны они двигаются в тундру, придерживаясь из года в год одного и того же маршрута.

Зимовочные миграции в дельты крупных рек, озер свойственны многим видам рыб (сазан, лещ, судак, сом и др.), где они поздней осенью собираются в глубоких местах («зимовальных ямах») и проводят зиму в малоподвижном состоянии.

Сезонная цикличность у животных выражается в явлениях зимней и летней спячки. Она свойственна тем животным, которые в определенные периоды года не могут добыть достаточное количество полноценного корма. Впадающие в зимнюю спячку млекопитающие накапливают с осени значительное количество жира. В настоящую зимнюю спячку, которая характеризуется сильным снижением температуры тела, приостановкой процессов пищеварения, низким уровнем дыхания и кровообращения впадают ежи, суслики, сурки, хомяки, тушканчики, летучие мыши.

Когда весенняя сочная трава выгорает, в летнюю спячку впадает среднеазиатский желтый суслик.

Одним из наиболее точно и регулярно изменяющихся факторов среды является длина светового дня, ритм чередования светлого и темного периодов суток. Для любой точки земного шара фотопериод из года в год повторяется с астрономической точностью и находится в строгом соответствии с сезонами года.

Реакция организмов на суточный ритм освещения, выражающаяся в изменении процессов их роста и развития, называется фотопериодизмом. Способность живых организмов реагировать на изменение длины дня дает им возможность заблаговременно перестроить физиологические процессы в связи с сезонными сменами условий. Фотопериод выступает в качестве сигнала предстоящих изменений климатических факторов, таких как температура и влажность. Под фотопериодическим контролем находятся практически все метаболические процессы, связанные с ростом, развитием и размножением растений и животных.

По типу фотопериодической реакции различают следующие основные группы растений:

1) растения короткого дня, которым для перехода к цветению требуется 12 ч. светлого времени и менее в сутки (конопля, капуста, табак, рис, хризантемы);

2) растения длинного дня; для цветения и дальнейшего развития им нужна продолжительность непрерывного светового периода более 12 ч. в сутки (пшеница, лен, картофель, овес, морковь);

3) фотопериодически нейтральные; для них длина фотопериода безразлична и цветение наступает при любой длине дня, кроме очень короткой (томаты, одуванчики, гречиха, флоксы).

Растения длинного дня произрастают преимущественно в северных широтах, растения короткого дня — в южных.

Фотопериодическая реакция свойственна как растениям, так и животным.

Известно, что наиболее благоприятное время для появления потомства у животных — это время года, когда вокруг достаточное количество корма. Так, яичники и семенники голубя вяхиря начинают созревать, когда продолжительность дня превышает 12 ч., т.е. способности размножаться он достигает к маю месяцу. Сизому же голубю для созревания половых желез требуется 9-часовой световой день, поэтому эта птица готова к спариванию 2—3 раза в год. Различие в сроках размножения объясняется тем, что вяхирь питается главным образом зерном поздно созревающих злаков, а сизый голубь — имеющимися повсюду в изобилии семенами сорняков. В то же время городской голубь обильную пищу находит в уличных отбросах практически в любую пору года, поэтому у него нет предпочтительного времени размножения.

Подобная фотопериодическая регуляция времени появления на свет нового потомства характерна и для большей части млекопитающих. Помимо более распространенных животных с длиннодневным типом фотопериодической реакции встречаются и животные с короткодневным типом. При этом преимущество имеют те, у которых беременность продолжается длительное время, а потомство рождается от весеннего спаривания задолго до наступления осенних холодов. Например, у коз и овец плод развивается 5—6 месяцев, а у оленей и косуль — около 9 месяцев и спаривание происходит в конце лета или осенью. Увеличение размеров половых желез и созревание половых клеток у них начинается с наступлением коротких дней.

Весьма интересно размножение косуль. Спаривание у них происходит в июле-августе, но оплодотворенная яйцеклетка не внедряется в слизистую оболочку матки и не развивается. То и другое совершается лишь во второй половине декабря, а

потомство появляется на свет в мае, когда вокруг изобилие свежих зеленых растений. Часть тех косуль, которые в разгар брачного периода остались без партнера, спариваются в декабре, и развитие яйцеклетки у них начинается сразу же после оплодотворения. Период беременности таких косуль сокращается на 3 месяца. Замедленное внедрение оплодотворенной яйцеклетки наблюдается также у тюленей, медведей, куных и некоторых сумчатых.

Таким образом, способность воспринимать длину дня и реагировать на нее широко распространена в мире живых существ. Это означает, что организмы способны ориентироваться во времени, т.е. они обладают *биологическими часами*, которые позволяют им ощущать суточные, сезонные, приливные, лунные и годовые циклы и заранее готовиться к предстоящим изменениям среды. Так, у многих обитателей прибрежных участков морей (крабы, актинии, раки-отшельники, некоторые кольчатые черви) двигательная активность, потребление кислорода, размножение и многие другие физиологические процессы закономерно меняются на протяжении лунных суток. При этом в их двигательной активности всегда наблюдается 12,4-часовой ритм, а там, где за сутки происходит всего один прилив, — 24,8-часовой ритм.

Кроме того, в организме одновременно протекают сотни тысяч самых разнообразных процессов, которые обязательно должны быть согласованы друг с другом. Биоритмы и есть тот «распорядок», по которому работает вся сложная система.

Правильно подобрав режимы освещения, наиболее соответствующие биоритмам, можно заметно повысить продуктивность разводимых растений и животных. Например, благодаря увеличению в теплицах, оранжереях и парниках светового дня до 12—15 ч. зимой выращивают овощные культуры и декоративные растения. Продлив за счет искусственного освещения световой период зимой, можно увеличить яйценоскость кур, уток, гусей, регулировать размножение пушных зверей на зверофермах.

При резком ухудшении условий существования (низкая температура, отсутствие влаги и др.) некоторые виды организмов впадают в *анабиоз* — состояние, при котором жизненные процессы настолько замедлены, что отсутствуют все видимые проявления жизни. При наступлении благоприятных условий

происходит восстановление нормального уровня жизненных процессов (обмена веществ и др.). Следовательно, состояние анабиоза является приспособлением организмов к неблагоприятным внешним условиям, выработанное в процессе эволюции.

Наиболее стойки к охлаждению, высушиванию, нагреванию спорообразующие бактерии, протисты (образующие цисты), микроскопические грибы, лишайники, многие беспозвоночные — гидры, черви, усоногие рачки, водные и наземные моллюски, некоторые насекомые. У многих организмов состояние анабиоза вошло в нормальный цикл развития (семена, споры, цисты). В отдельных случаях анабиоз может продолжаться сотни лет, по окончании которых семена не теряют всхожести.

Явлением анабиоза пользуются для продолжительного сохранения и последующего широкого использования (при высушивании или охлаждении) клеточных культур, сперматозоидов и яйцеклеток особо ценных сельскохозяйственных животных, консервирования тканей и органов, изготовления сухих живых вакцин и т.д.

Таким образом, системный подход в изучении живых организмов оказывается перспективным для решения многих практически важных проблем, таких как создание замкнутых систем жизнеобеспечения, заболеваний, связанных с нарушением гомеостаза и др.



74

Что такое селекция? Каковы задачи и основные направления современной селекции?

Селекция (от лат. selectio — выбор, отбор) — это наука о путях и методах создания новых и улучшения уже существующих сортов культурных растений, пород домашних животных и штаммов микроорганизмов с ценными для практики признаками и свойствами.

Задачи селекции вытекают из ее определения — это выведение новых и совершенствование уже существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов.

Сортом, породой и штаммом называют устойчивую группу (популяцию) живых организмов, искусственно созданную че-

ловеком и имеющую определенные наследственные особенности. Все особи внутри породы, сорта и штамма имеют сходные, наследственно закрепленные морфологические, физиолого-биохимические и хозяйственные признаки и свойства, а также однотипную реакцию на факторы внешней среды.

Основными направлениями селекции являются:

1) высокая урожайность сортов растений, плодовитость и продуктивность пород животных;

2) качество продукции (например, вкус, внешний вид, лежкость плодов и овощей, химический состав зерна — содержание белка, клейковины, незаменимых аминокислот и т.д.);

3) физиологические свойства (скороспелость, засухоустойчивость, зимостойкость, устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным климатическим условиям);

4) интенсивный путь развития (у растений — отзывчивость на удобрения, полив, а у животных — «оплата» корма и т.п.).

Цели и задачи селекции как науки обусловлены уровнем агротехники и зоотехники, индустриализации растениеводства и животноводства. Например, в условиях дефицита пресной воды уже выведены сорта ячменя, которые дают удовлетворительные урожаи при орошении морской водой. Выведены породы кур, не снижающие продуктивности в условиях большой скученности животных на птицефабриках. Для России и Беларуси очень важно создание сортов, продуктивных в условиях мороза без снега при ясной погоде, поздних заморозков и т.д.

В последние годы особое значение приобретает селекция ряда насекомых и микроорганизмов, используемых с целью биологической борьбы с вредителями и возбудителями болезней культурных растений.

Селекция должна учитывать также и потребности рынка сбыта сельскохозяйственной продукции, удовлетворения конкретных отраслей промышленного производства. Например, для выпечки высококачественного хлеба с эластичным мякишем и хрустящей корочкой необходимы сильные (стекловидные) сорта мягкой пшеницы, с большим содержанием белка и упругой клейковины. Для изготовления высших сортов печенья нужны хорошие мучнистые сорта мягкой пшеницы, а макаронные изделия, рожки, вермишель, лапша, вырабатываются из твердой пшеницы.

Ярким примером селекции с учетом потребностей рынка служит пушное звероводство. При выращивании таких ценных зверьков, как норка, выдра, лиса, отбираются животные с генотипом, соответствующим постоянно меняющейся моде в отношении окраски и оттенков меха.

В целом развитие селекции должно быть основано на законах генетики как науки о наследственности и изменчивости, поскольку свойства живых организмов определяются их генотипом и подвержены наследственной и модификационной изменчивости.



75 Каковы теоретические основы селекции?

Теоретической основой селекции является генетика. Именно генетика прокладывает пути эффективного управления наследственностью и изменчивостью организмов. Вместе с тем селекция опирается и на достижения других наук: систематики и географии растений и животных, цитологии, эмбриологии, биологии индивидуального развития, молекулярной биологии, физиологии и биохимии. Бурное развитие этих направлений естествознания открывает совершенно новые перспективы. Уже на сегодняшний день генетика вышла на уровень целенаправленного конструирования организмов с нужными признаками и свойствами.

Генетике принадлежит определяющая роль в решении практически всех селекционных задач. Она помогает рационально, на основе законов наследственности и изменчивости планировать селекционный процесс с учетом особенностей наследования каждого конкретного признака. Достижения генетики, закон гомологических рядов наследственной изменчивости, применение тестов для ранней диагностики селекционной перспективности исходного материала, разработка разнообразных методов экспериментального мутагенеза и отдаленной гибридизации в сочетании с полиплоидизацией, поиск методов управления процессами рекомбинации и эффективного отбора наиболее ценных генотипов с нужным комплексом признаков и свойств дали возможность расширить источники исходного материала для селекции. Кроме

того, широкое использование в последние годы методов биотехнологии, культуры клеток и тканей позволили значительно ускорить селекционный процесс и поставить его на качественно новую основу. Этот далеко не полный перечень вклада генетики в селекцию дает представление о том, что современная селекция немыслима без использования достижений генетики.

Успех работы селекционера в значительной мере зависит от правильности выбора исходного материала (видов, сортов, пород) для селекции, изучения его происхождения и эволюции, использования в селекционном процессе организмов с ценными признаками и свойствами. Поиск нужных форм ведется с учетом всего мирового генофонда в определенной последовательности. Прежде всего используются местные формы с нужными признаками и свойствами, затем применяются методы интродукции и акклиматизации, т.е. привлекаются формы, произрастающие в других странах или в других климатических зонах), и наконец, методы экспериментального мутагенеза и генетической инженерии.

Центры происхождения культурных растений. С целью изучения многообразия и географического распространения культурных растений Н. И. Вавилов с 1924 г. и до конца 30-х гг. организовал 180 экспедиций по самым труднодоступным и зачастую опасным районам земного шара. В результате этих экспедиций Н. И. Вавилов изучил мировые растительные ресурсы и установил, что наибольшее разнообразие форм вида сосредоточено в тех районах, где этот вид возник. Кроме того, была собрана уникальная, самая крупная в мире коллекция культурных растений (к 1940 г. коллекция включала около 300 тыс. образцов), которые ежегодно размножаются в коллекциях Всероссийского института растениеводства имени Н. И. Вавилова (ВИР) и широко используются селекционерами как исходный материал для создания новых сортов зерновых, плодовых, овощных, технических, лекарственных и других культур.

На основании изучения собранного материала Вавилов выделил 7 центров происхождения культурных растений (табл. 4).

Центры происхождения важнейших культурных растений связаны с древними очагами цивилизации и местом первичного возделывания и селекции растений.

Центры происхождения культурных растений
(по Н. И. Вавилову)

Центры происхождения	Местоположение	Культурные растения
Южноазиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, о-ва Юго-Восточной Азии	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажаны и др. (50 % культурных растений)
Восточноазиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры — слива, вишня и др. (20% культурных растений)
Юго-западноазиатский	Малая и Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, репа, морковь, виноград, чеснок, груша, абрикос и др. (14 % культурных растений)
Средиземноморский	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свекла, маслины, кормовые травы (11 % культурных растений)
Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, сорго, кофейное дерево, бананы
Центрально-американский	Южная Мексика	Кукуруза, какао, тыква, табак, хлопчатник
Южноамериканский	Западное побережье Южной Америки	Картофель, ананас, кокаинный куст, хинное дерево

Подобные очаги одомашнивания (центры происхождения) выявлены и у домашних животных.

Одомашнивание растений и животных. Одним из важней-

ших достижений человека на заре его становления и развития было создание постоянного и достаточно надежного источника продуктов питания путем одомашнивания диких животных и возделывания растений. Главным фактором одомашнивания служит искусственный отбор организмов, отвечающих требованиям человека. У культурных форм растений и животных сильно развиты отдельные признаки, часто полезные или даже вредные для их существования в естественных условиях, но полезные для человека. Например, способность некоторых пород кур давать более 300 яиц в год лишена биологического смысла, поскольку такое количество яиц курица не сможет высидеть. Продуктивность всех культурных растений также значительно выше, чем у родственных диких видов, но вместе с тем они хуже адаптируются к постоянно меняющимся условиям среды и не имеют средств защиты от поедания (горьких или ядовитых веществ, щипов, колючек и т.п.). Поэтому в естественных условиях культурные, т.е. одомашненные формы, существовать не могут.

Одомашнивание привело к ослаблению действия стабилизирующего отбора, что резко повысило уровень изменчивости и расширило его спектр. При этом одомашнивание сопровождалось отбором, вначале *бессознательным* (отбор тех особей, которые лучше выглядели, имели более смирный нрав, обладали другими ценными для человека качествами), затем *осознанным*, или *методическим*. Широкое использование методического отбора направлено на формирование у растений и животных определенных качеств, удовлетворяющих человека. Опыт многих поколений людей позволил создать методы и правила отбора и сформировать селекцию как науку.

Процесс одомашнивания новых видов растений и животных для удовлетворения потребностей человека продолжается и в наше время. Например, для получения модной и высококачественной пушнины в нынешнем столетии создана новая отрасль животноводства — пушное звероводство.



Основными методами селекции являются отбор, гибридизация (с использованием гетерозиса и цитоплазматической мужской стерильности), полиплоидия и мутагенез.

Отбор и его творческая роль. В основе селекционного процесса лежит *искусственный отбор*. В сочетании с генетическими методами он позволяет создавать сорта, породы и штаммы с заранее определенными признаками и свойствами. В селекции различают два основных типа отбора: массовый и индивидуальный.

Массовый отбор — это выделение группы особей по внешним, фенотипическим признакам без проверки их генотипа. Например, при массовом, или стихийном, отборе из всей популяции кур той или иной породы в хозяйствах оставляют для размножения птиц с яйценоскостью 200—250 яиц в год, живой массой не менее 1,5 кг, определенной окраски, не проявляющих инстинкты высидивания и т.д. Все остальные куры выбраковываются. При этом потомство каждой курицы и петуха оценивается только по фенотипу. Следовательно, массовый отбор может дать хорошие результаты только при высоком коэффициенте наследуемости ценных признаков, избранных селекционером.

Массовый отбор наиболее эффективен в отношении качественных признаков, контролируемых одним или несколькими генами. Вместе с тем он редко бывает успешным по полигенным признакам с низким коэффициентом наследования. В этом случае необходимо применять индивидуальный, или методический, отбор.

При *индивидуальном отборе* (по генотипу) получают и оценивают потомство каждого отдельного растения или животного в ряду поколений при обязательном контроле наследования интересующих селекционера признаков. На последующих этапах отбора используют только тех особей, которые дали наибольшее число потомков с высокими показателями. В результате появляется возможность оценивать наследственные качества отдельных особей, т.е. способность передавать свойства потомству.

Значение индивидуального отбора особенно велико в тех отраслях сельскохозяйственного производства, где имеется возможность получения от одного организма большого количества потомков. Так, используя искусственное осеменение,

от одного быка можно получить до 35 000 телят с помощью глубокого замораживания семени, сохраняющегося долгие годы. Поэтому уже теперь во многих странах мира существуют банки спермы животных с ценными генотипами.

Отбор в селекции отличается наибольшей эффективностью в том случае, если он сочетается с определенными типами скрещиваний.

Методы гибридизации (типы скрещивания) в селекции. Все разнообразие типов скрещиваний сводится к инбридингу и аутбридингу. *Инбридинг* — это близкородственное (внутрипородное или внутрисортное), а *аутбридинг* — неродственное (межпородное или межсортное) скрещивание.

При инбридинге в качестве исходных форм используются братья и сестры или родители и потомство (отец — дочь, мать — сын, двоюродные братья — сестры и т.д.). Этот тип скрещивания применяют в тех случаях, когда желают перевести большинство генов породы в гомозиготное состояние и, как следствие, закрепить хозяйственно ценные признаки, сохраняющиеся у потомков. Такое скрещивание в определенной степени аналогично самоопылению у растений, которое также приводит к повышению гомозиготности.

Вместе с тем при инбридинге часто наблюдается ослабление животных, их постепенное вырождение, обусловленное гомозиготизацией рецессивных аллелей. При этом гомозиготизация по генам, контролирующим изучаемый признак, происходит тем быстрее, чем более близкородственные скрещивания используют при инбридинге. Для избежания этого явления необходимо проводить строгий отбор особей, обладающих ценными хозяйственными признаками.

У растений чистые линии также обладают пониженной жизнеспособностью, что, вероятно, связано с переходом в гомозиготное состояние всех рецессивных мутаций, которые в основном являются вредными.

Чистые линии, полученные в результате инбридинга, отличаются не только различными признаками, но и степенью снижения жизнеспособности. Если эти чистые линии скрещивать между собой, то обычно наблюдается эффект гетерозиса (см. вопрос 76).

Неродственное скрещивание между особями одной породы или между особями разных пород (кроссбридинг) живот-

ных позволяет поддерживать свойства или улучшать их в ряду следующих поколений гибридов. Аутбридинг повышает уровень гетерозиготности потомства и гетерогенности популяции.

Полиплоидия и отдаленная гибридизация. При создании новых сортов растений селекционерами широко используется метод *автополиплоидии*, который приводит к увеличению размеров клеток и всего растения вследствие умножения числа наборов хромосом. Кроме того, избыток хромосом повышает их устойчивость к патогенным организмам (вирусам, грибам, бактериям) и ряду других неблагоприятных факторов, например, к радиации: при повреждении одной или даже двух гомологичных хромосом остаются неповрежденными другие такие же. Полиплоидные особи жизнеспособнее диплоидных.

Около 80 % современных культурных растений являются полиплоидами. Среди них хлебные злаки, овощные и плодово-ягодные культуры, цитрусовые, технические, лекарственные и декоративные растения, которые гораздо более урожайны, чем исходные диплоидные сорта. Так, триплоидная сахарная свекла отличается от обычной не только большей урожайностью вегетативной массы и более крупными размерами корнеплодов, но и повышенной их сахаристостью, а также устойчивостью к болезням. Однако триплоиды стерильны, поэтому необходимо каждый раз получать гибридные семена от скрещивания диплоидной и тетраплоидной форм. Успешному решению этой проблемы способствовало открытие мужской стерильности свеклы. Стерильность триплоидных гибридов может иметь положительное значение при получении бессеменных плодов, например, винограда и арбуза.

Ценные результаты дает использование в селекции явления аллополиплоидии, основой которого служит метод *отдаленной гибридизации*, т.е. скрещивания организмов, относящихся к разным видам и даже родам. Например, получены межвидовые полиплоидные гибриды капусты и редьки, ржи и пшеницы. Гибридизация пшеницы (*Triticum*) и ржи (*Secale*) позволила получить ряд форм, объединенных общим названием *тритикале*. Они обладают высокой урожайностью пшеницы и зимостойкостью и неприхотливостью ржи, устойчивостью ко многим болезням, в том числе к линейной ржав-

чине, являющейся одним из главных факторов, ограничивающих урожайность пшеницы.

На основе гибридизации пшеницы и пырея российским академиком Н. В. Цициным получены пшенично-пырейные гибриды, обладающие высокой урожайностью и устойчивостью к полеганию. Однако отдаленные гибриды, как правило, бесплодны. Это связано с содержанием в геноме различных хромосом, которые в мейозе не конъюгируют. Для восстановления плодовитости у межвидовых гибридов в 1924 г. советский генетик Г. Д. Карпеченко предложил использовать удвоение числа хромосом (полиплоидию) у отдаленных гибридов.

Г. Д. Карпеченко проводил скрещивание редьки и капусты. Число хромосом у этих растений одинаково ($2n = 18$). Соответственно их гаметы несут по 9 хромосом. Гибрид капусты и редьки имеет 18 хромосом, но он бесплоден, так как хромосомы капусты и редьки в мейозе не конъюгируют, поэтому процесс образования гамет не может протекать нормально. В результате удвоения числа хромосом в бесплодном гибриде оказалось 36 хромосом, слагающихся из двух полных диплоидных наборов редьки и капусты. Это создало нормальные возможности для мейоза: хромосомы капусты и хромосомы редьки конъюгировали между собой. Каждая гамета несла по одному гаплоидному набору редьки и капусты ($9 + 9 = 18$). В зиготе вновь оказалось 36 хромосом; межвидовой гибрид стал плодовитым. По фенотипу этот новый растительный организм совмещал признаки редьки и капусты, например, в строении стручка.

Получение экспериментальным путем полиплоидных животных представляет большую трудность, поэтому такие формы животных — редкость. Так, советскому ученому-генетику Б. Л. Астаурову путем межвидовой гибридизации удалось получить полиплоидную форму тутового шелкопряда. На сегодняшний день есть уже полиплоидные рыбы, птицы (например, куры), однако внедрение полиплоидных пород животных в практику сельского хозяйства — дело будущего.

Спонтанный и индуцированный мутагенез. Спонтанные мутанты используются преимущественно в селекции растений. Так, на основе мутанта желтого безалкалоидного люпина получено несколько сортов сладкого люпина, которые вы-

рацивают на корм скоту. Люпин, содержащий алкалоиды, для этой цели непригоден, поскольку животные его не едят.

Большое число мутантов известно у плодовых культур, которые используются как новые сорта или в гибридизации с другими формами. Один из наиболее известных спонтанных мутантов кукурузы ораце, отличающийся высоким содержанием аминокислоты лизина в зерне, используется для создания так называемых высоколизинных гибридов кукурузы.

В последние десятилетия во многих странах мира развернуты работы по получению индуцированных мутантов. Индуцированные рентгеновыми лучами мутанты были выделены у многих злаков (ячменя, пшеницы, ржи и др.). Они отличаются не только повышенной урожайностью, но и укороченным побегом. Такие растения устойчивы к полеганию и имеют заметные преимущества при машинной уборке. Кроме того, короткая и прочная соломина позволяет вести дальнейшую селекцию на увеличение размера колоса и массы семян без опасения, что повышение урожая зерна приведет к полеганию растений.

Особенно успешно индуцированный мутагенез применяют в селекции микроорганизмов.



77 Что такое гетерозис?

С давних пор известно, что при скрещивании разных пород животных и сортов растений часто можно получить более продуктивное и жизнеспособное потомство. Ускорение роста, увеличение размеров, лучшее использование питательных веществ, повышение жизнеспособности и продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с обеими родительскими формами называется *гибридной мощностью*, или *гетерозисом* (от греч. heteroiosis — изменение, превращение). В дальнейших поколениях его эффект ослабляется и исчезает.

Классическим примером гетерозиса является мул — гибрид между ослом и лошастью. Это сильные, выносливые животные, которые могут использоваться в значительно более трудных условиях, чем родительские формы. Подобное явление широко известно и для растений. Так, при

скрещивании двух генетически отличающихся линий кукурузы гибриды часто проявляют гетерозис, выражающийся в лучшей биологической и хозяйственной продуктивности. В частности, валовые сборы зерна гибрида были на 20—30 % выше, чем у родительских организмов.

Гетерозис широко используется в селекции растений и животных для повышения их продуктивности, а также в промышленном птицеводстве (бройлерные цыплята) и свиноводстве, но механизм гибридной мощности до сих пор до конца не выяснен. Предполагается, что гетерозис связан с переходом многих генов в гетерозиготное состояние и взаимодействием благоприятных доминантных генов.



78 Каковы особенности селекции микроорганизмов?

К микроорганизмам относятся прежде всего прокариоты (бактерии, актиномицеты, микоплазмы и др.) и одноклеточные эукариоты — простейшие, дрожжи и др. Из более 100 тыс. видов известных в природе микроорганизмов в хозяйственной деятельности человека используется уже несколько сотен, и число это растет. Качественный скачок в их использовании произошел в последние 20—30 лет, когда были установлены многие генетические механизмы регуляции биохимических процессов, происходящих в клетках микроорганизмов.

Микроорганизмы играют исключительно важную роль в биосфере и в жизни человека (см. гл. 7). Многие из них продуцируют десятки видов органических веществ — аминокислот, белков, антибиотиков, витаминов, липидов, нуклеиновых кислот, ферментов, пигментов, сахаров и т.п., широко используемых в разных областях промышленности и медицины. Такие отрасли пищевой промышленности, как хлебопечение, производство спирта, некоторых органических кислот, виноделие и многие другие, основаны на деятельности микроорганизмов.

Микробиологическая промышленность предъявляет к продуцентам различных соединений жесткие требования, которые важны для технологии производства: ускоренный рост,

использование для жизнедеятельности дешевых субстратов и устойчивость к заражению микроорганизмами. Научная основа этой промышленности — умение создавать микроорганизмы с новыми, заранее определенными генетическими свойствами и умение использовать их в промышленных масштабах.

Селекция микроорганизмов (в отличие от селекции растений и животных) имеет ряд особенностей:

— у селекционера имеется неограниченное количество материала для работы — за считанные дни в чашках Петри или пробирках на питательных средах можно вырастить миллиарды клеток;

— более эффективное использование мутационного процесса, поскольку геном микроорганизмов гаплоидный, что позволяет выявить любые мутации уже в первом поколении;

— организация генома бактерий более проста: меньше генов в геноме, менее сложна и генетическая регуляция взаимодействия генов.

Эти особенности накладывают свой отпечаток на методы селекции микроорганизмов, которые во многом существенно отличаются от методов селекции растений и животных. Например, в селекции микроорганизмов обычно используются их естественные способности синтезировать какие-либо полезные для человека соединения (аминокислоты, витамины, ферменты и др.). В случае использования методов генной инженерии можно заставить бактерии и другие микроорганизмы продуцировать те соединения, синтез которых в естественных природных условиях им никогда не был присущ (например, гормоны человека и животных, биологически активные соединения).

Природные микроорганизмы, как правило, обладают низкой продуктивностью тех веществ, которые интересуют селекционера. Для использования в микробиологической промышленности нужны высокопродуктивные штаммы, которые создают различными методами селекции, в том числе отбором среди природных микроорганизмов.

Отбору высокопродуктивных штаммов предшествует целенаправленная работа селекционера с генетическим материалом исходных микроорганизмов. В частности, широко используют различные способы рекомбинирования генов: конъю-

югацию, трансдукцию, трансформацию и другие генетические процессы. Например, *конъюгация* (обмен генетическим материалом между бактериями) позволила создать штамм, способный утилизировать углеводороды нефти. Часто прибегают к *трансдукции* (перенос гена из одной бактерии в другую посредством бактериофагов), *трансформации* (перенос ДНК, изолированной из одних клеток, в другие) и *амплификации* (увеличение числа копий нужного гена).

Так, у многих микроорганизмов гены биосинтеза антибиотиков или их регуляторы находятся в плазмиде, а не в основной хромосоме. Поэтому увеличение путем амплификации числа этих плазмид позволяет существенно повысить производство антибиотиков.

Важнейшим этапом в селекционной работе является индуцирование мутаций. Экспериментальное получение мутаций открывает почти неограниченные перспективы для создания исходного материала в селекции. Вероятность (частота) возникновения мутаций у микроорганизмов (10^{-10} — 10^{-6}) ниже, чем у всех других организмов (10^{-6} — 10^{-4}). Но вероятность выделения мутаций по данному гену у бактерий значительно выше, чем у растений и животных, поскольку получить многомиллионное потомство у микроорганизмов довольно просто и быстро.

Для выделения мутаций служат селективные среды, на которых способны расти мутанты, но погибают исходные родительские особи дикого типа. Проводится также отбор по окраске и форме колоний, скорости роста мутантов и диких форм и т.д.

Отбор по продуктивности (например, продуцентов антибиотиков) осуществляется по степени антагонизма и угнетения роста чувствительного штамма. Для этого штамм-продуцент высевается на «газон» чувствительной культуры. По размеру пятна, где отсутствует рост чувствительного штамма вокруг колонии штамма-продуцента, судят о степени активности (в данном случае антибиотической). Для размножения, естественно, отбираются наиболее продуктивные колонии. В результате селекции производительность продуцентов удается увеличить в сотни-тысячи раз. Например, комбинируя мутагенез и отбор в работе с грибом *Penicillium*, выход антибиотика пенициллина

увеличили примерно в 10 тыс. раз по сравнению с исходным диким штаммом.

Роль микроорганизмов в микробиологической, пищевой промышленности, в сельском хозяйстве и других областях трудно переоценить. Особенно важно отметить то, что многие микроорганизмы для производства ценных продуктов используют отходы промышленного производства, нефтепродукты и тем самым производят их разрушение, предохраняя от загрязнения окружающую среду.



79 **Каковы перспективы использования в селекции генной и клеточной инженерии?**

Для того чтобы обеспечить себя доброкачественной пищей и сырьем и при этом не привести планету к экологической катастрофе, человечеству необходимо научиться эффективно изменять наследственную природу живых организмов. Поэтому не случайно главной задачей селекционеров в наше время стало решение проблемы создания новых форм растений, животных и микроорганизмов, хорошо приспособленных к индустриальным способам производства, устойчиво переносящих неблагоприятные условия, эффективно использующих солнечную энергию и, что особенно важно, позволяющих получать биологически чистую продукцию без чрезмерного загрязнения окружающей среды. Принципиально новыми подходами к решению этой фундаментальной проблемы является использование в селекции генной и клеточной инженерии.

Генная (генетическая) инженерия. Это раздел молекулярной генетики, связанный с целенаправленным созданием новых молекул ДНК, способных размножаться в клетке-хозяине и осуществлять контроль за синтезом конечных продуктов метаболизма. Возникнув на стыке химии нуклеиновых кислот и генетики микроорганизмов, генная инженерия занимается расшифровкой структуры генов, их синтезом и клонированием, встраиванием выделенных из клеток живых организмов или вновь синтезированных генов в клетки растений и животных с целью направленного изменения их наследственных свойств.

Для осуществления переноса генов (или трансгенеза) от одного вида организмов в другой, отдаленный по своему происхождению, необходимо выполнить несколько сложных операций:

- выделение генов (отдельных фрагментов ДНК) из клеток бактерий, растений или животных. В отдельных случаях эту операцию заменяют искусственным синтезом нужных генов;

- соединение (сшивание) отдельных фрагментов ДНК любого происхождения в единую молекулу в составе плазмиды;

- введение гибридной плазмидной ДНК, содержащей нужный ген, в клетки хозяина;

- копирование (клонирование) этого гена в новом хозяине с обеспечением его работы.

Клонированные гены путем микроинъекции вводят в яйцеклетку млекопитающих или протопласты растений (изолированные клетки, лишённые ферментативной обработкой клеточной стенки) и из них выращивают целых животных или растения, в геном которых встроены клонированные гены. Растения и животные, геном которых изменен путем генно-инженерных операций, получили название трансгенных растений или трансгенных животных.

Уже получены трансгенные мыши, кролики, свиньи, овцы, в геноме которых работают чужеродные гены различного происхождения, в том числе гены бактерий, дрожжей, млекопитающих, человека; а также трансгенные растения с генами других, неродственных видов. Трансгенные организмы свидетельствуют о больших возможностях генной инженерии как прикладной ветви молекулярной генетики. Например, в последние годы получено новое поколение трансгенных растений, для которых характерны такие ценные признаки, как устойчивость к гербицидам, к атаке насекомых и др.

Есть все основания предполагать, что уже в ближайшем будущем будет решена проблема направленного изменения наследственности высших растений, что приведет к революции в сельском хозяйстве. В первую очередь речь пойдет о создании симбиоза между злаками и азотфиксирующими клубеньковыми бактериями, а это решит проблему азотных удобрений.

Разрабатывается метод переноса в определенные растения более эффективных ферментативных систем метаболического пути фиксации атмосферного углерода (темновой фазы, фотосинтеза или цикла Кальвина), что позволит повысить скорость фиксации CO_2 и продуктивность фотосинтеза культурных растений.

Важным шагом к победе не только над генетическими болезнями, но и над старостью будут получение векторов, безопасных для клетки, и окончательная разгадка механизма активации, «включения и выключения» генов. Тогда у врачей появится возможность заменять в организме пожилых людей поврежденные в результате мутаций гены на нормальные.

Хромосомная инженерия растений основывается на возможности замены отдельных хромосом или даже их фрагментов на сестринские от другого генотипа этого же или иного вида. Доказано, что некоторые фрагменты хромосом донора могут при соответствующих условиях встраиваться в хромосомы реципиента.

Решение проблемы целенаправленного переноса участков хромосом может оказать революционное влияние на процесс селекции по двум причинам: 1) для такого переноса можно использовать естественные механизмы, созданные природой; 2) получать фрагменты хромосом значительно легче, чем выделять отдельные гены и пытаться встраивать их в геном реципиента.

Клеточная инженерия основана на использовании методов культивирования изолированных клеток и тканей на искусственной питательной среде в экспериментальных условиях. Этот метод основан на способности растительных клеток в результате регенерации формировать целое растение из единичной клетки. Условия регенерации разработаны для многих культурных растений: картофеля, пшеницы, ячменя, кукурузы, томата и др. Работа с этими объектами делает возможным использование в селекции нетрадиционных методов клеточной инженерии, таких как соматическая гибридизация, гаплоидия, клеточная селекция, преодоление нескрещиваемости в культуре и др.

Соматическая гибридизация — это слияние двух различных клеток в культуре тканей. Сливаться могут разные виды клеток одного организма и клетки разных, иногда очень

далеких видов, например: мыши и крысы, кошки и собаки, человека и мыши.

Очень важное направление клеточной инженерии связано с ранними стадиями эмбриогенеза. Например, оплодотворение яйцеклеток в пробирке уже сейчас позволяет преодолевать некоторые распространенные формы бесплодия у человека. У сельскохозяйственных животных с помощью инъекции гормонов удается получить от одной коровы-рекордистки десятки яйцеклеток, оплодотворить их в пробирке спермой породистого быка, а затем имплантировать в матку других коров и таким путем получить от одного ценного экземпляра в 10 раз больше потомства, чем это было возможно обычным путем.

Культуру растительных клеток выгодно использовать для быстрого размножения медленно растущих растений: женьшеня, маслинной пальмы, малины, персиков и др. Так, при обычном разведении куст малины может дать не более 50 отростков в год, в то время как с помощью культуры клеток можно получить более 50 тыс. растений. При таком разведении иногда возникают растения более продуктивные, чем исходный сорт. Так были получены новые ценные сорта картофеля и грейпфрута.



80

Что такое биотехнология? Каковы ее основные направления и достижения?

Биотехнология — это сознательное производство необходимых человеку продуктов и материалов с помощью живых организмов и биологических процессов.

С незапамятных времен биотехнология применялась преимущественно в пищевой и легкой промышленности: в виноделии, хлебопечении, сбраживании молочных продуктов, при обработке льна и кож, основанных на применении микроорганизмов. В последние десятилетия возможности биотехнологии необычайно расширились. Это связано с тем, что ее методы выгоднее обычных по той простой причине, что в живых организмах биохимические реакции, катализируемые ферментами, идут при оптимальных условиях

(температуре и давлении), более производительны, экологически чисты и не требуют химических реактивов, отравляющих среду.

Объектами биотехнологии являются многочисленные представители групп живых организмов — микроорганизмы (вирусы, бактерии, простейшие, дрожжевые грибы), растения, животные, а также изолированные из них клетки и субклеточные компоненты (органеллы) и даже ферменты. Биотехнология базируется на протекающих в живых системах физиолого-биохимических процессах, в результате которых осуществляются выделение энергии, синтез и расщепление продуктов метаболизма, формирование химических и структурных компонентов клетки.

Главным направлением биотехнологии является производство с помощью микроорганизмов и культивируемых эукариотических клеток биологически активных соединений (ферменты, витамины, гормоны), лекарственных препаратов (антибиотики, вакцины, сыворотки, высокоспецифичные антитела и др.), а также ценных соединений (кормовые добавки, например, незаменимые аминокислоты, кормовые белки и т.д.).

Методы генетической инженерии позволили осуществить синтез в промышленных количествах таких гормонов, как инсулин и соматотропин (гормон роста), которые необходимы для лечения генетических болезней человека.

Одним из важнейших направлений современной биотехнологии является также использование биологических методов борьбы с загрязнением окружающей среды (биологическая очистка сточных вод, загрязненной почвы и т.п.).

Так, для извлечения металлов из сточных вод могут широко использоваться штаммы бактерий, способные накапливать уран, медь, кобальт. Другие бактерии родов *Rhodococcus* и *Nocardia* с успехом применяют для эмульгирования и сорбции углеводородов нефти из водной среды. Они способны разделять водную и нефтяную фазы, концентрировать нефть, очищать сточные воды от примесей нефти. Ассимилируя углеводороды нефти, такие микроорганизмы преобразуют их в белки, витамины из группы В и каротины.

Некоторые из штаммов галобактерий с успехом применяют для удаления мазута с песчаных пляжей. Получены

также генно-инженерные штаммы, способные расщеплять октан, камфару, нафталин, ксилол, эффективно утилизировать сырую нефть.

Большое значение имеет использование методов биотехнологии для защиты растений от вредителей и болезней.

Биотехнология проникает в тяжелую промышленность, где микроорганизмы используются для добычи, превращения и переработки природных ископаемых. Уже в древности первые металлурги получали железо из болотных руд, производимых железобактериями, которые способны концентрировать железо. Теперь разработаны способы бактериальной концентрации ряда других ценных металлов: марганца, цинка, меди, хрома и др. Эти методы используются для разработки отвалов старых рудников и бедных месторождений, где традиционные методы добычи экономически невыгодны.

Биотехнология решает не только конкретные задачи науки и производства. У нее есть более глобальная методологическая задача — она расширяет и ускоряет масштабы воздействия человека на живую природу и способствует адаптации живых систем к условиям существования человека, т.е. к ноосфере. Биотехнология, таким образом, выступает в роли мощного фактора антропогенной адаптивной эволюции.

У биотехнологии, генетической и клеточной инженерии многообещающие перспективы. При появлении все новых и новых векторов человек с их помощью будет внедрять нужные гены в клетки растений, животных и человека. Это позволит постепенно избавиться от многих наследственных болезней человека, заставить клетки синтезировать необходимые лекарства и биологически активные соединения, а затем — непосредственно белки и незаменимые аминокислоты, употребляемые в пищу. Используя методы, уже освоенные природой, биотехнологи надеются получать с помощью фотосинтеза водород — самое экологически чистое топливо будущего, электроэнергию, превращать в аммиак атмосферный азот при обычных условиях.

Глава четвертая

Вид. Популяция. Биogeоценоз



81 Что такое среда обитания и экологические факторы?

Среда обитания — это та часть природы (совокупность конкретных абиотических и биотических условий), которая окружает живые организмы и оказывает на них прямое или косвенное влияние. На нашей планете организмы освоили четыре основные среды обитания: 1) водную, 2) наземную (воздушную), 3) почвенную, 4) тело другого организма, используемое паразитами и полупаразитами.

От понятия «среда обитания» следует отличать понятие «условия существования» — совокупность жизненно необходимых факторов среды, без которых живые организмы не могут существовать (свет, вода, тепло, воздух, почва). В отличие от них другие факторы среды хотя и оказывают существенное влияние, но не являются для живых организмов жизненно необходимыми (например, ветер, дымовые газы, естественное и искусственное ионизирующее излучение, атмосферное электричество и др.).

Элементы окружающей среды, которые вызывают у конкретных видов и в их сообществах приспособительные реакции — адаптации, называются экологическими факторами.

По происхождению и характеру действия все экологические факторы подразделяют на абиотические (факторы неорганической, или неживой, среды), биотические (формы воздействия живых существ друг на друга) и антропогенные (все формы деятельности человека, которые оказывают влияние на живую природу).

Абиотические факторы подразделяют на климатические (свет, температура воздуха и воды, влажность воздуха и почвы, ветер), эдафические, или почвенно-грунтовые (механический и химический состав почв, их физические свойства и т.д.), топографические, или орографические (условия рельефа

местности), и другие физические факторы, в том числе воздействия морских течений, волн и огня.

Биотические факторы — разнообразные формы влияния на организм со стороны окружающих его существ. Одни из них могут служить пищей для других (например, растения для животных, жертва для хищника), быть средой обитания (например, хозяин для паразита), способствовать размножению и расселению (например, птицы и насекомые-опылители для цветковых растений), оказывать механические, химические и другие воздействия. Действие биотических факторов проявляется только во взаимном влиянии организмов разных видов в самых различных формах (см. вопросы 86, 88). Биотические факторы подразделяют также на внутривидовые (полезные и вредные) и межвидовые (полезные: мутуализм, квартиранство, протокооперация; нейтральные и вредные: антибиоз, хищничество, паразитизм).

Приведенное деление в значительной степени условно: например, тепловой и водный режимы почвы являются не только эдафическими, но и климатическими факторами, поскольку эти свойства почвы в большей мере определяются солнечной радиацией и режимом осадков.

Большинство экологических факторов — температура, влажность, ветер, наличие пищи, хищники, паразиты, конкуренты и т.д. — отличаются значительной изменчивостью во времени и пространстве. Степень изменчивости каждого из этих факторов зависит от особенностей среды обитания. Например, температура сильно варьирует на поверхности суши, но почти постоянна на дне океана или в глубине пещер. Паразиты млекопитающих живут в условиях избытка пищи, тогда как для большинства хищников ее запасы все время меняются вслед за изменением численности жертв.

Изменения факторов среды наблюдаются в течение года и суток, в случае приливов и отливов в океане, при бурях, ливнях, обвалах, при похолодании или потеплении климата, зарастании водоемов, постоянном выпасе скота на одном и том же участке и т.п.

Один и тот же фактор среды имеет разное значение в жизни совместно обитающих организмов. Например, солевой состав почвы важен для минерального питания растений, но безразличен для большинства наземных животных. Интенсивность

освещения и спектральный состав света имеют первостепенное значение в жизни автотрофных организмов, а в жизни гетеротрофов свет не оказывает заметного влияния и т.п.

Экологические факторы действуют на живые организмы по разному. Они могут влиять как раздражители, вызывающие приспособительные изменения физиологических функций; как ограничители, обуславливающие невозможность существования в данных условиях; как модификаторы, вызывающие морфологические и анатомические изменения организмов.



82 Каковы общие закономерности действия экологического фактора на организм?

Влияние экологических факторов на живой организм очень многообразно. Одни факторы оказывают более сильное влияние, другие действуют слабее; одни влияют на все стороны жизни, другие — на какой-то отдельный жизненный процесс. Тем не менее в характере их воздействия на организмы и в ответных реакциях живых существ можно выявить ряд общих закономерностей. С этой целью рассмотрим общую схему действия экологического фактора на жизнедеятельность организма (рис. 35).

На рисунке по оси абсцисс отложена интенсивность (или «доза») фактора (например, температура, освещенность, концентрация солей в почвенном растворе, влажность почвы и т.д.), а по оси ординат — реакция организма на экологический фактор в его количественном выражении (например, интенсивность фотосинтеза, дыхания, роста, размеры организма или его органов, численность особей на единицу площади и т.д.). Диапазон действия экологического фактора ограничен соответствующими крайними пороговыми значениями (точки минимума и максимума) данного фактора, при которых еще возможно существование организма. Пределы выносливости между критическими точками называют *экологической пластичностью* живых существ по отношению к конкретному фактору среды. Точка 2 на оси абсцисс,

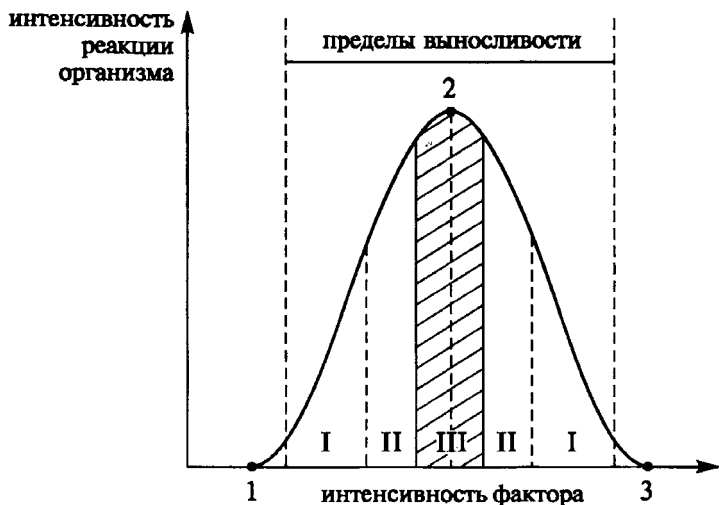


Рисунок 35. Схема действия экологического фактора на жизнедеятельность организмов: 1, 2, 3 — точки минимума, оптимума и максимума соответственно; I, II, III — зоны пессимума, нормы и оптимума соответственно

соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности организма, означает наиболее благоприятную для организма величину воздействующего фактора — это точка оптимума. Обычно определить оптимальное значение фактора с достаточной точностью бывает трудно, поэтому принято говорить о зоне оптимума. Крайние участки кривой, выражающие состояние угнетения организмов при резком недостатке или избытке фактора, называют зонами угнетения. Вблизи критических точек лежат сублетальные величины фактора, а за пределами зоны выживания — летальные.

Разные виды живых организмов заметно отличаются друг от друга как по положению оптимума, так и по экологической валентности. Так, например, песцы в тундре могут переносить колебания температуры воздуха в диапазоне около 80°C (от $+30$ до -55°C), тогда как тепловодные рачки *Corilia mirabilis* выдерживают изменения температуры воды в интервале не более 6°C (от 23 до 29°C), а нитчатая цианобактерия осцил-латория, живущая на о. Ява в воде с температурой 64°C , погибает при 68°C уже через 5–10 мин. Точно так же одни луговые травы предпочитают почвы с довольно узким диапазоном кислотности (например, вереск обыкновенный,

щавелек беторчащий служат индикаторами кислых почв с рН 3,5—4,5), другие хорошо растут при широком диапазоне рН — от сильнокислого до щелочного (например, сосна обыкновенная). Виды организмов, для существования которых необходимы строго определенные, относительно постоянные условия среды, называют *стенобионтными*, а те, которые обладают широкой экологической пластичностью по отношению к комплексу факторов, — *эврибионтными*. При этом вид может иметь узкую амплитуду по отношению к одному фактору и широкую — к другому (например, к узкому диапазону температур и широкому диапазону солености). Кроме того, одна и та же сила проявления фактора может быть оптимальной для одного вида, пессимальной для другого и выходить за пределы выносливости для третьего.



83

Как осуществляется взаимодействие экологических факторов и что такое ограничивающий фактор?

Экологические факторы воздействуют на живой организм одновременно и совместно. При этом действие одного фактора зависит от того, с какой силой и в каком сочетании действуют одновременно другие факторы. Эта закономерность получила название взаимодействия факторов. Например, жару или мороз легче переносить в сухом, а не во влажном воздухе. Скорость испарения воды листьями растения — транспирация — значительно выше при высокой температуре воздуха с ветром, чем в безветренную погоду.

В некоторых случаях недостаток одного фактора частично компенсируется усилением другого. Явление частичной взаимозаменяемости действия экологических факторов называется эффектом компенсации. Например, увядание растений можно приостановить как путем увеличения количества влаги в почве, так и снижением температуры воздуха, уменьшающего транспирацию; в пустынях недостаток осадков в определенной мере восполняется повышенной относительной влажностью воздуха в ночное время; в Арктике продолжительный световой день летом компенсирует недостаток тепла.

Вместе с тем ни один из необходимых организму экологических факторов не может быть полностью заменен другим. Отсутствие света делает жизнь растений невозможной, несмотря на самые благоприятные сочетания других условий. Поэтому если значение хотя бы одного из необходимых экологических факторов приближается к критическим величинам или выходит за их пределы (ниже минимума или выше максимума), то несмотря на оптимальное сочетание остальных условий особям грозит гибель. Предотвратить это можно только воздействием на ограничивающий фактор.

Природа ограничивающих факторов может быть различной. Например, под пологом буковых лесов, несмотря на оптимальный тепловой режим, повышенное содержание диоксида углерода и богатые почвы, происходит угнетение травянистых растений в связи с недостатком света. Ограничивающие факторы среды определяют также географический ареал вида. Так, продвижение вида на север может лимитироваться недостатком тепла, а в районы пустынь и сухих степей — недостатком влаги или слишком высокими температурами.

Фактором, ограничивающим распространение организмов, могут служить и биотические отношения, например, занятость территории более сильным конкурентом или недостаток опылителей для цветковых растений.

Выявление ограничивающих факторов и устранение их действия, иными словами, оптимизация среды обитания живых организмов составляет важную практическую цель в повышении урожайности сельскохозяйственных культур и продуктивности домашних животных.



84 Чем один вид отличается от другого?

Вид — это исторически сложившаяся совокупность популяций живых организмов, сходных по морфофизиологическим свойствам, способных свободно скрещиваться между собой и давать плодовитое потомство, а также занимающих определенный ареал. Каждый вид живых организмов можно описать совокупностью характерных черт, которые называются признаками. Признаки вида, с помощью которых

один вид можно отличить от другого, называются *критериями* вида. Наиболее часто используют шесть общих критериев вида: морфологический, физиологический, географический, экологический, генетический и биохимический.

Морфологический критерий базируется на внешнем и внутреннем сходстве особей одного вида. По внешнему виду, размерам и окраске оперения можно, например, легко отличить большого пестрого дятла от зеленого, малого пестрого дятла и желны, большую синицу от хохлатой длиннохвостой, голубой и от гаички. По внешнему виду побегов и соцветий, размерам и расположению листьев легко различают виды клевера: луговой, ползучий, люпиновый, горный.

Морфологический критерий самый удобный и поэтому широко используется в систематике. Однако он недостаточен для различения видов, которые имеют значительное морфологическое сходство. В природе достаточно часто встречаются так называемые виды-двойники, которые практически не отличаются внешне. Около 5 % всех видов насекомых, птиц, рыб, амфибий, червей составляют виды-двойники. Морфологический критерий также не «работает», когда особи одного и того же вида имеют резкие внешние отличия (полиморфные виды). Простейший пример полиморфизма — половой диморфизм, т.е. морфологические различия между мужскими и женскими особями одного и того же вида. Полиморфизм характерен для многих видов. В Англии у 70 видов бабочек наряду с особями со светлой окраской имеются и темно-окрашенные формы. Существуют улитки, взрослые особи которых имеют окраску раковины от светло-желтой до темно-коричневой и зеленой. Затруднительно использование морфологического критерия при диагностике одомашненных видов. Породы, выведенные человеком, могут значительно отличаться друг от друга, оставаясь в пределах одного вида (например, породы голубей).

Физиологический критерий заключается в сходстве жизненных процессов, в первую очередь в возможности скрещивания между особями одного вида с образованием плодовитого потомства. Между разными видами существует физиологическая изоляция. Например, у многих видов дрозофилы сперма особей чужого вида вызывает иммунологическую реакцию в половых путях самки, что

приводит к гибели сперматозоидов. В то же время между некоторыми видами живых организмов скрещивание возможно, при этом могут образовываться плодовые гибриды (зяблики, канарейки, вороны, зайцы, ивы, тополя и др.).

Географический критерий (географическая определенность вида) основан на том, что каждый вид занимает определенную территорию или акваторию. Иными словами, каждый вид характеризуется определенным географическим ареалом. Многие виды занимают разные ареалы. Но огромное число видов имеет совпадающие (накладывающиеся) или перекрывающиеся ареалы. Кроме того, существуют виды, не имеющие четких границ распространения, а также виды-космополиты, обитающие на огромных пространствах суши или океана (ряска, тростник). Обширный набор космополитов имеется среди сорных и мусорных растений, синантропных животных (постельный клоп, рыжий таракан, комнатная муха, а также одуванчик лекарственный, ярутка полевая, пастушья сумка и др.).

Существуют также виды, которые имеют разорванный ареал. Так, например, липа растет в Европе, проникая на восток до Тобольска, и вновь встречается в Кузнецком Алатау и Красноярском крае. Голубая сорока имеет две части ареала — западноевропейскую и восточносибирскую. В силу этих обстоятельств географический критерий, как и другие, не является абсолютным.

Экологический критерий основан на том, что каждый вид может существовать только в определенных условиях, выполняя определенную функциональную роль в определенном биогеоценозе. Иными словами, каждый вид занимает определенную экологическую нишу. Так, например, лютик едкий произрастает на пойменных лугах, лютик ползучий — на заболоченных местах. Существуют, однако, виды, которые не имеют строгой экологической приуроченности. Это, во-первых, так называемые синантропные виды (виды, обитающие рядом с человеком или его жилищем) — вши, клопы, тараканы, мухи, крысы, мыши и т.п. Во-вторых, комнатные и культурные растения, домашние животные, которые находятся под опекой человека.

Генетический критерий основан на различии видов по кариотипам. Для подавляющего большинства видов характерен

строго определенный кариотип. Например, два близких вида черных крыс различаются по числу хромосом: у одного вида их 38, у другого — 48. Открытие методов, способствовавших изучению морфологии митотических хромосом, определило возникновение целого направления в биологии — кариосистематики, которое внесло соответствующие поправки и уточнения в построенную на основе морфологических признаков филогенетическую систему.

Этот критерий является главным, однако и он не универсальный. Во-первых, у многих разных видов число хромосом одинаково и форма их сходна. Так, например, многие виды из семейства бобовых имеют 22 хромосомы ($2n = 22$). Во-вторых, в пределах одного и того же вида могут встречаться особи с разным числом хромосом, что является результатом геномных мутаций. Например, ива козья имеет диплоидное — 38 и тетраплоидное — 76 число хромосом. У серебристого карася встречаются популяции с набором хромосом 100, 150, 200, тогда как нормальное число их равно 50. Таким образом, в случае возникновения полиплоидных или анеуплоидных (отсутствие одной или появление лишней хромосомы в геноме) форм на основе генетического критерия нельзя достоверно определить принадлежность особей к конкретному виду.

Биохимический критерий позволяет различать виды по биохимическим параметрам (состав и структура определенных белков, нуклеиновых кислот и других веществ). Известно, что синтез определенных высокомолекулярных веществ свойствен лишь отдельным группам видов. Например, по способности образовывать и накапливать алкалоиды различаются виды растений в пределах семейств пасленовых, сложноцветных, лилейных, орхидных. Или, к примеру, для двух видов бабочек из рода амата диагностическим признаком является наличие двух ферментов — фосфоглюкомутазы и эстеразы-5. Однако этот критерий не находит широкого применения — он трудоемкий и далеко не универсальный. Существует значительная внутривидовая изменчивость практически всех биохимических показателей, вплоть до последовательности аминокислот в молекулах белков и нуклеотидов в отдельных участках ДНК. Таким образом, ни один из критериев в отдельности не может служить для определения вида. Охарактеризовать вид можно только по совокупности всех критериев.



Особи любого вида распределяются в пространстве крайне неравномерно. Например, крапива двудомная в пределах своего ареала встречается только во влажных тенистых местах с плодородной почвой, образуя заросли в поймах рек, ручьев, вокруг озер, по окраинам топей, в смешанных лесах и зарослях кустарников. Колонии европейского крота, хорошо заметные по холмикам земли, встречаются на лесных опушках, лугах и полях.

Таким образом, неравномерность распределения вида в пространстве выражается наличием «островков плотности», «сгущений». Участки с относительно высоким распространением данного вида чередуются с участками с низкой численностью. Такие «центры плотности» населения каждого вида и называются популяциями. *Популяция — это совокупность особей данного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство (часть ареала), внутри которой практически осуществляется свободное скрещивание (панмиксия) и которая относительно изолирована от других популяций этого же вида.* Вид, таким образом, представляет собой совокупность популяций, а популяция является структурной единицей вида.

Популяции всегда отличаются друг от друга по многим признакам. Иногда эти отличия едва уловимы, иногда очевидны. Такие различия между популяциями одного вида объясняются результатами генетической разнокачественности всей совокупности особей вида, возникшей в результате неодинаковых условий обитания. В природе не может быть практически одинаковых условий для нескольких территориальных группировок вида. А следовательно, неизбежны индивидуальные, групповые, возрастные, сезонные, физиологические, биохимические и другие различия. Таким образом, каждая популяция живет в определенных условиях. Благодаря этому вид, состоящий из ряда популяций, занимает большой ареал, несмотря на разнообразие условий в пределах его ареала.

Любая популяция вида занимает определенную территорию или акваторию, которая называется *популяционным ареалом*. Ареал может иметь разную величину. Например, в боль-

шом смешанном лесу средней полосы, занимающем более или менее однородный участок, может расти небольшая группа деревьев, кустарников или многолетних трав, отдаленных от других таких же групп особей данного вида расстоянием, непреодолимым для переноса пыльцы. Популяция садовой улитки может существовать на территории одного парка или поляны площадью в несколько гектаров, а популяции некоторых птиц, например уток, населять территорию в несколько тысяч квадратных километров. Величина популяционного ареала зависит в значительной мере от степени подвижности особей, «радиусов их индивидуальной активности». Если этот «радиус» невелик, величина популяционного ареала тоже невелика.

Каждая популяция характеризуется определенным количеством особей — *численностью*. У насекомых и мелких растений открытых пространств численность в популяциях может достигать тысяч и миллионов особей. В то же время численность популяций некоторых млекопитающих и птиц может насчитывать несколько сотен или тысяч особей. Например, популяция дальневосточного тигра составляет около сотни особей.

Численность особей в популяции колеблется в значительных пределах, однако она не может быть ниже некоторых крайних величин. Сокращение численности ниже этих пределов может привести к вымиранию популяции. Полагают, что при численности популяции меньше нескольких сотен особей какие-либо случайные причины (пожар, наводнение, обильные снегопады, сильные морозы и т.п.) могут сократить численность настолько, что оставшиеся особи не смогут встретиться и оставить потомство. Рождаемость перестанет покрывать естественную убыль, и оставшиеся особи в течение короткого времени вымрут.

В соответствии с величиной популяционного ареала и численностью особей находится *плотность особей в популяции*.

Популяция состоит из разных по возрасту особей, т.е. имеет возрастную структуру. Соотношение половозрелых и неполовозрелых особей в популяции различно и зависит от продолжительности жизни, времени наступления половой зрелости, интенсивности размножения.

Особь, входящие в состав популяции, неодинаковы и различаются по многим признакам. Например, у растений разные особи одной популяции отличаются по размерам, высоте,

количеству побегов, количеству цветков, плодов, семян в плодах и т.п. Они по-разному реагируют на условия окружающей среды (*экологическая структура популяции*). Разные особи одной популяции зацветают неодновременно. Популяция, состоящая из неодинаковых особей, более устойчива. Зацветающие в разное время растения более полно опыляются (при одновременном и кратковременном цветении насекомые могут не успеть опылить все цветки). У такой популяции меньше риск не дать урожая в случае заморозков (замерзнет лишь часть цветков). Если в популяции преобладают старые особи, можно со всей определенностью сказать, что данная популяция завершает свое существование и имеет тенденцию к вымиранию.

Популяции характеризуются определенным соотношением мужских и женских особей (*половая структура популяции*). Генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в соотношении 1:1. В силу разной жизнеспособности мужских и женских организмов это первичное соотношение порой заметно отличается от вторичного (при родах у млекопитающих) и тем более от третичного (характерного для взрослых особей). Например, в популяциях человека вторичное соотношение полов — 100 девочек на 106 мальчиков; к 16—18 годам это соотношение выравнивается и становится 1:1 (100 девочек на 100 мальчиков), к 50 годам — 100 женщин на 85 мужчин, а к 80 годам соотношение по полу становится 2:1 (100 женщин на 50 мужчин).



86 Какие факторы вызывают изменение численности и плотности популяций? Каковы способы саморегуляции численности и плотности популяций?

Размеры популяции (пространственные и по числу особей) подвержены постоянным колебаниям. (Колебания численности популяции называются *волнами жизни*, или *популяционными волнами*.) Причины этих колебаний различны и в общей форме сводятся к влиянию биотических и абиотических факторов (враги, патогенные микроорганизмы, запас пищи, влага, свет, температура, конкуренты, стихийные бедствия и

т.п.). Масштабы таких изменений могут быть весьма значительными. Так, например, на одном небольшом острове у юго-западного побережья Англии обитает в диком виде популяция кроликов. В период максимальной численности (очень благоприятного по кормовым условиям года) общее число кроликов там достигало 10 тыс. особей, а однажды (после холодной и скудной зимы) число их сократилось до 100 особей.

С изменением числа особей в популяции изменяется и ее плотность, т.е. число особей на единицу площади. (Определенная плотность популяций поддерживается за счет конкуренции.) В отдельные годы резко увеличивается плотность популяций насекомых-вредителей, кровососов, грызунов, сорных и других растений. Верхний предел плотности популяций определяется количеством самого дефицитного ресурса (воды или питательных элементов для растений, растительной пищи для травоядных животных, количеством жертв для хищников).

Устойчивость популяции поддерживается исторически сложившимися способами самовоспроизведения благодаря смене поколений и способности к саморегуляции, превышающей оптимальную, внутривидовая конкуренция превращается в каннибализм — самцы поедают яйца, откладываемые самками, т.е. осуществляют изменение возрастной структуры популяции и снижают ее плотность.

У некоторых видов увеличение плотности популяции вызывает резкое сокращение или вообще временную утрату способности давать потомство. У видов растений, не имеющих специальных приспособлений для распространения семян на большое расстояние, состояние перенаселенности (высокой плотности) возникает достаточно часто. В этих случаях, чтобы предотвратить очень резкую внутривидовую конкуренцию, уменьшается размер растений. Например, растения мари белой в зависимости от плотности популяции могут отличаться по размерам в сотни раз. У этого растения развиваются практически все растения из всхожих семян. Однако меньшие по величине растения дадут и меньше семян. В результате чем выше плотность популяции, тем меньше продукция семян, а в итоге плотность популяции остается либо на прежнем уровне, либо снижается. В популяциях люцерны при плотности выше оптимальной растения не цветут и не плодоносят, но при этом происходит интенсивное накопление в корневой

шейке запасных питательных веществ, которые используются для цветения и плодоношения, когда восстановится оптимальная плотность растений на единицу площади.

Таким образом, регуляция численности и плотности особей в популяциях регулируется абиотическими и биотическими факторами, в том числе конкуренцией, а также внутривидовыми механизмами.



87 Что такое биоценоз и какова его структурная организация?

Биоценоз, или сообщество, — это исторически сложившаяся устойчивая совокупность популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов, приспособленных к совместному обитанию на однородном участке территории. Приспособленность членов биоценоза к совместной жизни выражается в определенном сходстве требований к важнейшим абиотическим условиям среды (свет, температурный режим, кислотность почвы, минеральное питание и т.д.) и закономерных отношениях друг с другом. Связь с другими организмами — необходимое условие питания и размножения, возможность защиты, смягчения неблагоприятных условий среды и т.п. Примером биоценоза может служить совокупность всех живых организмов участка дубравы, соснового или березового леса, луга, озера, болота или пруда. Составными частями биоценоза являются *фитоценоз* (устойчивое сообщество растительных организмов), *зооценоз* (совокупность взаимосвязанных видов животных) и *микробиоценоз* (сообщество микроорганизмов).

Участок земной поверхности (суши или водоема) с однородными условиями обитания (почва, климат, характер увлажнения и т.д.), занимаемый тем или иным биоценозом, называется *биотопом* (от гр. *topos* — место). Биоценоз и биотоп вместе составляют *биогеоценоз* (см. вопрос 88). В пространственном отношении биотоп соответствует биоценозу. Границы биоценоза устанавливаются по фитоценозу, имеющему легко распознаваемые черты. Например, сосновые леса легко отличить от еловых, верховое болото — от низинного и т.д. Кроме того, фитоценоз является главным структурным

компонентом биоценоза, поскольку определяет видовой состав зоо- и микробиоценозов.

Формирование сообщества осуществляется за счет межвидовых связей, которые определяют структуру, т.е. упорядоченность строения биоценоза. Различают видовую, пространственную и трофическую структуру биоценоза.

Под видовой структурой биоценоза понимают разнообразие в нем видов и соотношение численности или биомассы всех входящих в него популяций. Виды организмов имеют неодинаковые требования к среде, поэтому в разных экологических условиях формируется неодинаковый видовой состав. Если биологические особенности какого-то вида резко отличаются от экологии других видов, то этот вид вследствие конкуренции за средства существования выпадает из сообщества и входит в другой соответствующий ему биоценоз. Другими словами, в каждом биоценозе происходит естественный отбор наиболее приспособленных к данным экологическим условиям организмов.

Различают бедные и богатые видами биоценозы. В полярных льдах и тундрах при крайнем дефиците тепла, в безводных жарких пустынях, в сильно загрязненных сточными водами водоемах сообщества крайне бедны видами, поскольку лишь немногие из них могут приспособиться к таким неблагоприятным условиям. И наоборот, в тех биотопах, где условия абиотической среды близки к оптимальным для жизни, возникают чрезвычайно богатые видами сообщества. Примерами их могут служить влажные тропические леса, сложные дубравы, пойменные луга. Богатые видами природные сообщества включают тысячи и даже десятки тысяч видов.

Видовой состав биоценозов зависит также от длительности их существования. Молодые формирующиеся сообщества обычно включают меньшее количество видов, чем давно сложившиеся, зрелые.

Виды, преобладающие в биоценозе по численности, называются *доминантными*. Однако не все доминантные виды одинаково влияют на биоценоз. Среди них выделяются те, которые своей жизнедеятельностью в наибольшей степени создают среду для всего сообщества. Такие виды называют *эдификаторами* (созидателями, строителями сообщества). Основными эдификаторами наземных биоценозов выступают

определенные виды растений: в лесах — ель, дуб; в степях — ковыль, типчак; в низинных болотах — осоки; на верховых болотах — сфагновый мох. В некоторых случаях эдификаторами могут быть и животные. Например, на территориях, занятых колониями сурков, именно их деятельность определяет в основном характер ландшафта, микроклимат и условия произрастания трав.

Кроме относительно небольшого числа видов доминантов, в состав биоценоза входит обычно множество малочисленных и даже редких форм, которые очень важны для жизни любого сообщества. Они создают его видовое богатство, увеличивают разнообразие биоценологических связей и служат резервом для пополнения и замещения доминантов, т.е. придают биоценозу устойчивость и обеспечивают его функционирование в разных условиях. Следовательно, чем выше видовое разнообразие, тем стабильнее биоценоз.

Для оценки роли отдельного вида в видовой структуре биоценоза используют такие показатели, как обилие, проекционное покрытие, встречаемость, биомасса и др. Обилие — это число особей каждого вида на единицу площади или объема занимаемого пространства. Выражается в шт./м², шт./га или в баллах. Иногда для расчета обилия вида используют значение биомассы. Частота встречаемости характеризует равномерность распределения вида в биоценозе. Она рассчитывается как процентное отношение числа проб или учетных площадок, где встречается вид, к общему числу таких проб или площадок. Численность и встречаемость вида не связаны прямой зависимостью. Вид может быть многочисленным, но с низкой встречаемостью, или малочисленным, но встречающимся довольно часто. Для фитоценозов очень важным аналитическим признаком является проекционное покрытие — абсолютная или относительная площадь проекции наземных частей растений на почву, выраженная в процентах.

Пространственная структура биоценоза определяется прежде всего сложением фитоценоза. Как правило, фитоценозы расчленены на достаточно хорошо отграниченные в пространстве (по вертикали и по горизонтали), а иногда и во времени элементы структуры, или *ценоэлементы*. К основным ценоэлементам относятся ярусы и микрогруппировки (микроценозы, парцеллы и др.). Первые

характеризуют вертикальное, вторые — горизонтальное расчленение фитоценозов. Основной фактор, определяющий вертикальное распределение растений по наземным ярусам, — количество света. Растения верхних ярусов более светолюбивы, чем низкорослые, лучше их приспособлены к колебаниям температуры и влажности воздуха; нижние ярусы образованы растениями, менее требовательными к свету. В свою очередь травянистый покров леса в результате отмирания листьев, стеблей, корней участвует в процессе почвообразования и тем самым влияет на растения верхнего яруса.

Ярусы особенно хорошо заметны в лесах умеренного пояса. Например, в широколиственном лесу можно выделить 5—6 ярусов: первый (верхний) ярус образуют деревья первой величины (дуб черешчатый, липа сердцевидная, вяз гладкий и др.); второй — деревья второй величины (рябина обыкновенная, дикие яблоня и груша, черемуха и др.); третий ярус составляет подлесок, образованный кустарниками (лещина обыкновенная, крушина ломкая, бересклет европейский и др.); четвертый состоит из высоких трав (чистец лесной, крапива, сныть обыкновенная) и кустарничков (черника); пятый ярус сложен из низких трав (осока волосистая, копытень европейский); в шестом ярусе — мхи и лишайники.

Отсюда видно, что в нижнем ярусе, куда проникает всего 7—10 % света, могут произрастать только теневыносливые кустарнички и травы. Для многих из них характерна такая адаптивная морфологическая особенность «теневого» растений, как широкая и тонкая листовая пластинка, что позволяет растениям увеличить освещаемую поверхность и тем самым в известной мере компенсировать недостаток света. Этой же цели служит и внутреннее строение листьев: в них нет плотной столбчатой паренхимы, клетки расположены рыхло, с крупными межклетниками; все это облегчает проникновение света внутрь листа.

Увеличить поглощение света помогает темная окраска листьев, связанная с большим содержанием хлорофилла у теневыносливых растений. Так, в хлоропластах копытня, сныти, медуницы и других растений содержится в 5—10 раз больше зеленых пигментов, чем у травянистых растений открытых мест.

Процессу жизнедеятельности лесных трав способствует также своеобразный сезонный ритм фотосинтеза: основная

фотосинтезирующая работа совершается у них в начале вегетации, в ранневесенний период, когда листья на деревьях только начинают распускаться и в лесу еще достаточно светло, в почве велики запасы влаги, а температурный фон уже вполне летний. В этот период эфемеры и эфемероиды — соответственно одно- и многолетние растения с коротким периодом вегетации (30—50 дней) образуют основные запасы органических веществ в подземных органах, за счет которых затем живут остальную часть года. Таковы виды рода хохлатка, лук медвежий (черемша), чистяк, ветреница лютиковая и др. Следовательно, этот весенний пик фотосинтезирующей деятельности лесных трав представляет собой сезонную адаптацию, обеспечивающую их теневыносливость, возможность роста в самых затененных участках леса.

Животные также преимущественно приурочены к тому или иному ярусу растительности. Например, среди птиц есть виды, гнездящиеся только на земле (фазановые, тетеревиные, трясогузки, коньки, овсянки), в кустарниковом ярусе (дрозды, славки, снегири) или в кронах деревьев (зяблики, щеглы, королики, крупные хищники и др.).

Подземная ярусность фитоценозов, как правило, отсутствует. Установлено, что за очень редким исключением общая масса подземных органов закономерно снижается сверху вниз. Особенно существенно убывание количества мелких сосущих корней, основная масса которых приурочена к верхнему горизонту почвы. Такое распределение активной части корней связано с образованием в поверхностных горизонтах почвы наибольшего количества доступных для растений форм элементов минерального питания, и в первую очередь азота. В ряде случаев играет роль ухудшение (сверху вниз) условий аэрации. Поэтому даже глубоко укореняющиеся растения используют поверхностный горизонт почвы, в котором они формируют постоянно или временно существующие корни. Доказательством отсутствия подземных ярусов служит приуроченность к одному и тому же горизонту почвы усваивающих корней поверхностно укореняющейся кислицы обыкновенной и более глубоко укореняющейся ели.

Расчлененность (неоднородность) в горизонтальном направлении — мозаичность — свойственна практически всем биоценозам. Мозаичность выражается наличием в составе

биоценоза различных микрогруппировок, которые различаются видовым составом, количественным соотношением разных видов, сомкнутостью, продуктивностью и другими свойствами.

Неравномерность в распределении видов живых организмов в пределах биоценоза и связанная с этим мозаичность обусловлены рядом причин: особенностями биологии размножения и формы роста растений, неоднородностью почвенных условий (наличие понижений и повышений), средообразующим влиянием растений и др. Мозаичность может возникнуть в результате деятельности животных (образование муравейников, вытаптывание травостоя копытными и др.) или человека (выборочная рубка, кострища и т.д.).

Основу трофической (пищевой) структуры биоценоза составляют переплетающиеся трофические цепи, или цепи питания (см. вопрос 88).



88 Что такое экологическая ниша?

Экологическая ниша — место вида в экосистеме, включающее как положение его в пространстве, так и функциональную его роль в сообществе, отношение к абиотическим условиям существования.

Понятие «экологическая ниша» следует отличать от понятия «местообитание». Последнее означает место с определенными абиотическими условиями, где обнаруживается данный вид живого, т.е. это «адрес» вида. Понятие «экологическая ниша» подразумевает не только физическое пространство, где может быть обнаружен вид, но также, что еще важнее, характеризует степень специализации данного организма (популяции), его роль в биогеоценозе (экосистеме), в частности, его питание и взаимоотношения с другими видами (см. вопрос 88). Следовательно, экологическая ниша — не «адрес» организма, а его «профессия» (функция, выполняемая в природе). Двух одинаковых экологических ниш в природе не существует, поскольку нет двух абсолютно одинаковых видов, требующих идентичных условий местообитания.

Одна из основных проблем, стоящих перед организмами одного и того же или разных видов в биогеоценозе, — это распределение жизненного пространства. У многих организмов (особенно животных) эта проблема решается относительно просто — они занимают различные экологические ниши и не вступают друг с другом в конкуренцию ни за пространство, ни за пищу. Так, птицы, обитающие в кронах деревьев, могут никогда не сталкиваться с птицами, живущими в кустарнике того же леса; красные водоросли занимают недоступные другим водорослям глубины моря (до 250 м), потому что благодаря наличию в их клетках дополнительных фотосинтезирующих пигментов (фикоэритрина, фикоцианина, аллофикоцианина) они способны поглощать зелено-голубой свет, непригодный для других растений. Этим достигается более полное использование абиотических и биотических ресурсов экосистемы.

Вместе с тем известно множество примеров, когда разные виды живут в одних и тех же условиях, т.е. занимают одну экологическую нишу в ее пространственном понимании. Так, дупла деревьев — это прибежище не только определенных видов птиц — дятлов, совок и поползней, но и различных пресмыкающихся, насекомых, грибов, бактерий и многих других живых существ, для которых дупло — их естественное местообитание. В этом случае особенно наглядно проявляется биологическая специализация и роль в экосистеме различных организмов: каждый из этих видов питается разной пищей или активен в разные периоды суток, использует только часть энергии, которая содержится в доступном ему органическом веществе, осуществляя его распад. Непригодные для данного вида, но еще богатые энергией остатки используются другими организмами различных трофических уровней (см. вопрос 88).



89

Что такое биогеоценоз (экосистема)? Как осуществляется поток энергии и круговорот веществ в биогеоценозе?

Биогеоценоз — это однородный участок земной поверхности с определенным составом живых организмов (биоценоз) и условиями среды обитания (биотоп), объединенных обменом

веществ и потоком энергии в единый природный комплекс. В зарубежных странах такие природные комплексы называют экологическими системами (экосистемами).

Биогеоценоз и экосистема — понятия сходные, но не тождественные. Понятие «экосистема» не имеет ранга и размерности, поэтому оно применимо как к простым (гниющий пень, муравейник) и искусственным (аквариум, водохранилище, пшеничное поле), так и к сложным естественным комплексам организмов с их средой обитания, какими являются биоценозы и биогеоценозы. Биогеоценоз, в понимании В. Н. Сукачева, отличается от экосистемы определенностью своего объема. Если экосистема может охватывать пространство любой протяженности — от капли прудовой воды с содержащимися в ней микроорганизмами до биосферы в целом, то биогеоценоз — это экосистема, границы которой определены характером растительного покрова, т.е. определенным фитоценозом.

Организмы в экосистеме связаны общностью энергии и питательных веществ, которые необходимы для поддержания жизни. Главным источником энергии для подавляющего большинства живых организмов на Земле является Солнце. Фотосинтезирующие организмы (зеленые растения, некоторые протесты, бактерии и цианобактерии) непосредственно используют энергию солнечного света. При этом из диоксида углерода и воды образуются сложные органические вещества, в которых часть солнечной энергии запасена в форме химической энергии. Органические вещества могут затем служить источником энергии не только для самого растения, но и для других организмов биогеоценоза. Высвобождение заключенной в пище энергии происходит в процессе дыхания. Продукты дыхания — диоксид углерода, вода и неорганические вещества — могут вновь использоваться зелеными растениями. В итоге вещество в данной экосистеме может совершать бесконечный круговорот (рис. 36). Однако содержащаяся в пище энергия не совершает круговорот, а постепенно превращается в бесполезную тепловую энергию. Поэтому необходимым условием существования экосистемы является постоянный приток энергии извне.

Таким образом, основу биогеоценоза составляют автотрофные организмы — *продуценты* (производители), которые с использованием солнечной энергии создают для себя

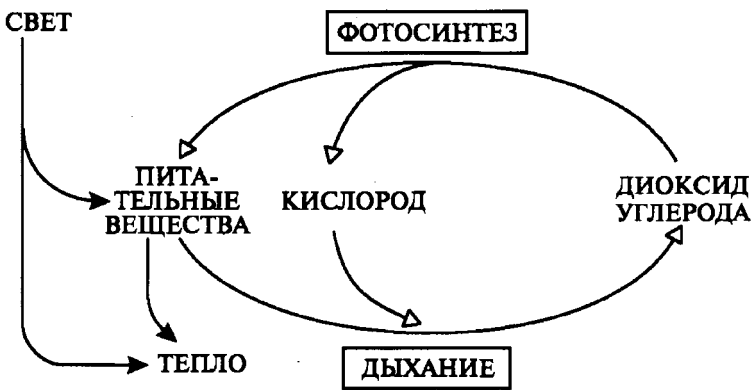


Рисунок 36. Суммарный поток энергии (темные стрелки) и веществ (бесцветные стрелки) в экосистеме

богатую энергией пищу. Наиболее важная роль принадлежит высшим растениям, которые, продуцируя органические вещества, дают начало всем трофическим цепям биогеоценоза, служат субстратом для многих животных и микроорганизмов, активно влияют на микроклимат биотопа.

Готовые органические вещества используют для получения и накопления энергии первичные и вторичные гетеротрофы (травоядные и плотоядные животные) — *консументы*. Органические остатки продуцентов и консументов разлагаются на более простые неорганические соединения *гетеротрофными редуцентами*, или *деструкторами*. К ним относятся большинство бактерий и грибов.

Отсюда следует, что каждый живой организм в составе биогеоценоза занимает определенную экологическую нишу в сложной системе экологических взаимоотношений с другими организмами и факторами неживой природы (см. вопрос 87).

Основой любого биогеоценоза являются трофические и сопутствующие им энергетические связи. В нем постоянно происходит перенос веществ и энергии, которые заключены в пище, созданной преимущественно растениями. Перенос потенциальной энергии пищи, созданной растениями, через ряд организмов путем поедания одних видов другими называется *цепью питания*, или *пищевой цепью*, а каждое ее звено — *трофическим уровнем* (от гр. *trophe* — питание).

Первый трофический уровень образуют продуценты (растения), второй — консументы (травоядные животные), третий — вторичные консументы (плотоядные животные и паразиты). Поскольку каждый организм имеет несколько источников питания и сам используется как продукт питания другими многочисленными организмами из одной и той же пищевой цепи или даже из разных (всеядные организмы, например, человек, медведь, воробей потребляют как продуценты, так и консументы, т.е. живут на разных трофических уровнях), цепи питания многократно разветвляются и переплетаются в сложные *пищевые сети*.

Существуют два основных типа пищевых цепей — пастбищные (*цепи выедания*, или *цепи потребления*) и детритные (*цепи разложения*). Пастбищные цепи начинаются с продуцентов: клевер → кролик → волк; фитопланктон (автотрофные протисты) → зоопланктон (мелкие беспозвоночные) → плотва → щука → скопа. Детритные цепи начинаются от растительных и животных остатков, экскрементов животных — детрита, идут к микроорганизмам, которые ими питаются, а затем к мелким животным (детритофагам) и к их потребителям — хищникам. Детритные цепи наиболее распространены в лесах, где большая часть (около 90 %) ежегодного прироста биомассы растений не потребляется непосредственно травоядными животными, а отмирает, подвергаясь затем разложению (сапротрофными организмами) и минерализации. Типичный пример детритной пищевой цепи наших лесов: листовая подстилка → дождевой червь → черный дрозд → ястреб-перепелятник. Кроме дождевых червей, детритофагами являются мокрицы, клещи-ногохвостики, нематоды и др.

Пищевые сети внутри каждого биогеоценоза имеют хорошо выраженную структуру. Она характеризуется количеством, размером и общей массой организмов — биомассой на каждом уровне цепи питания. Для пастбищных пищевых цепей характерно увеличение размеров особей при одновременном уменьшении плотности популяций, скорости размножения и продуктивности их биомасс. Снижение биомассы при переходе с одного пищевого уровня на другой обусловлено тем, что далеко не вся пища ассимилируется консументами. Так, например, у гусеницы, питающейся листьями, в кишечнике всасывается только половина растительного материала,

остальное выделяется в виде экскрементов. Кроме того, большая часть питательных веществ, всасываемых кишечником, расходуется на дыхание и лишь 10—15 % в конечном счете используется на построение новых клеток и тканей гусеницы. По этой причине продукция организмов каждого последующего трофического уровня всегда меньше продукции предыдущего трофического уровня в среднем в 10 раз, т.е. масса каждого последующего звена в цепи питания прогрессивно уменьшается. Эта закономерность получила название *правила экологической пирамиды*.

Различают три типа экологической пирамиды: 1) пирамида чисел — отражает численность отдельных организмов на каждом уровне; 2) пирамида биомассы — количество органического вещества, синтезированного на каждом из уровней; 3) пирамида энергии — величина потока энергии. Основание в пирамидах чисел и биомассы может быть меньше, чем последующие уровни (в зависимости от соотношения продуцентов и консументов). Пирамида энергии всегда сужается снизу вверх. В наземных экосистемах уменьшение количества доступной энергии обычно сопровождается уменьшением биомассы и численности особей на каждом пищевом уровне. Вследствие таких больших потерь энергии цепи питания не могут быть очень длинными; обычно они состоят из 3—5 звеньев (трофических уровней).

Совокупность всех биогеоценозов (экосистем) нашей планеты создает гигантскую глобальную экосистему, называемую биосферой.



90

Каковы причины и последовательность смены одного биогеоценоза (экосистемы) другим?

Ни один биогеоценоз (экосистема) не существует вечно, рано или поздно он сменяется другим. Способность к сменам — одно из важнейших свойств биоценозов, находящихся под воздействием условий среды и обладающих способностью изменять в результате жизнедеятельности авто- и гетеротрофных организмов условия их обитания — биотоп. Длительное существование популяций на одном месте изменяет биотоп

так, что он становится малопригодным для одних видов, но пригодным для других. В результате на этом месте развивается другой, более приспособленный к новым условиям биоценоз. Такая последовательная, необратимая, направленная смена одного биогеоценоза другим называется *сукцессией*.

В зависимости от состояния и свойств среды различают первичные и вторичные сукцессии. *Первичные сукцессии* начинаются на лишенных жизни местах — на скалах, песчаных дюнах, наносах рек, застывших лавовых потоках и т.п. При заселении подобных участков такие неприхотливые к условиям среды живые организмы, как бактерии, цианобактерии, многие автотрофные протисты, накипные лишайники, необратимо изменяют свое местообитание и постепенно сменяют друг друга. Основная роль в этом процессе принадлежит накоплению отмерших растительных остатков или продуктов их разложения.

Многие нитчатые цианобактерии фиксируют из воздуха азот и обогащают им среду, еще малопригодную для жизни. Лишайники играют существенную роль в почвообразовательном процессе, так как выделяемые ими органические кислоты растворяют и разрушают горные породы — места их поселения, а за счет разложения их слоевищ происходит формирование почвенного гумуса. Бактерии путем расщепления органических веществ гумуса способствуют накоплению элементов минерального питания. Постепенно формируется почвенный профиль, изменяются гидрологический режим участка, его микроклимат. Таким образом, лишайники вместе с другими прокариотами и эукариотами создают условия для других, более совершенных организмов, в том числе высших растений и животных. Такая смена экосистемы длится тысячи лет.

Вторичные сукцессии развиваются на месте сформировавшихся экосистем после их нарушения в результате эрозии, вулканических извержений, засухи и т.п. В таких местах обычно сохраняются богатые жизненные ресурсы, что влечет за собой довольно быструю смену сукцессии восстановительного типа. Иногда подобные смены протекают на глазах одного поколения людей: зарастание водоемов, восстановление лугов после пожара, восстановление лесов после их вырубki и др.

Динамичность биогеоценозов особенно четко проявляется при изменении климата на данной территории, почвенно-грунтовых условий (заболачивание, засоление), в результате

хозяйственной деятельности человека (вырубка лесов, орошение земель в засушливых районах, осушение болот, внесение удобрений на луга, распашка, усиленный выпас скота и т.д.). Все это нарушает сложившийся видовой состав биоценозов и приводит к его глубокой перестройке, к смене одного биогеоценоза другим. Ведущее значение в процессе смены наземных биогеоценозов принадлежит растениям, но их деятельность неотделима от деятельности остальных компонентов системы, и биогеоценоз всегда живет и изменяется как единое целое. Например, после вырубки леса или лесного пожара в бессточных или слабосточных понижениях, где грунтовые воды лежат не глубоко, начинаются процессы заболачивания. В результате переувлажнения субстрата ухудшается аэрация и угнетается деятельность почвенных микроорганизмов, в том числе бактерий гниения. Процессы окисления при этом затухают, что приводит к накоплению органических остатков. В связи с изменением экологических условий поселяются влаголюбивые виды растений.

Первый признак заболачивания — появление в напочвенном покрове кукушкина льна. Кукушкин лен, образуя плотный ковер, удерживает большое количество влаги, создает особый водный и температурный режим почвы, затрудняет газообмен между почвой и атмосферой, задерживает минерализацию органических веществ. В результате создаются благоприятные условия для поселения сфагнового мха, который влечет за собой торфонакопление и в конечном итоге образование верхового (сфагнового) болота.

Приведенные примеры убедительно свидетельствуют о том, что изменение (смена) условий среды обитания (биотопа) неизбежно приводит к изменению (смене) биоценоза. В результате на месте прежнего биогеоценоза (экосистемы) возникает новый.



91 Что такое агроценоз и каковы его особенности?

Агроценоз, или агроэкосистема, — это сообщество растений, животных, грибов и микроорганизмов, созданное для получения сельскохозяйственной продукции и регулярно

поддерживаемое человеком. Примерами таких экосистем, созданных человеком, являются поля, огороды, сады, парки, лесные насаждения, пастбища. Сообщества растений и животных, искусственно создаваемые человеком в морских и пресноводных водоемах, также можно отнести к категории агробиоценозов.

Агроценозы, как и любые другие природные экосистемы, обладают определенным видовым составом (культурные растения, сорняки, насекомые, дождевые черви и др.) и определенными взаимоотношениями между живыми организмами и средой обитания. Эти взаимоотношения наиболее четко проявляются на уровне трофических связей между организмами, особенно при воздействии на ценоз человека (обработка почвы, посев культурных растений на лугах и т.д.). В агробиоценозе (например, пшеничного поля) складываются те же пищевые цепи, что и в природной экосистеме: продуценты (пшеница и сорняки), консументы (насекомые, птицы, полевки, лисы) и редуценты (грибы и бактерии). Обязательным звеном этой пищевой цепи является человек, который своим трудом создает каждый агроценоз и обеспечивает его высокую продуктивность, а затем собирает и использует урожай.

Между агроценозом и естественным биогеоценозом существует ряд различий. Первое различие состоит в разном направлении отбора. В природных экосистемах (леса, тундры, степи, пустыни, реки, моря и т.д.) действует естественный отбор, отметающий неконкурентоспособные формы организмов и их сообществ в биогеоценозе и тем самым обеспечивающий его основное свойство — устойчивость. В агроценозах действует преимущественно искусственный отбор, направляемый человеком прежде всего на повышение урожайности сельскохозяйственных культур. Экологическая устойчивость агробиоценозов невелика. Без участия человека агроценозы зерновых и овощных культур существуют не более года, многолетних трав — 3—4 года, плодовых культур — 20—30 лет. Затем они распадаются или отмирают.

Второе различие между ними заключается в использовании энергии. Для естественного биоценоза единственным источником энергии является Солнце. В то же время агроценозы, помимо солнечной энергии, получают дополнительную

энергию, которую затратил человек на производство удобрений, препаратов против сорняков, вредителей и болезней, орошение или осушение земель и т.д. Без такой дополнительной затраты энергии существование агроценозов практически невозможно.

Одним из самых существенных различий между биогеоценозом и агроценозом является баланс питательных элементов. В биогеоценозе первичная продукция растений (урожай) потребляется в многочисленных цепях питания и вновь возвращается в виде CO_2 , воды и элементов минерального питания в систему биологического круговорота. В агроценозе такой круговорот элементов резко нарушается, поскольку значительную их часть человек изымает с урожаем. Поэтому для возмещения потерь необходимо постоянно вносить в почву удобрения.

Таким образом, по сравнению с естественными биогеоценозами агроценозы имеют ограниченный состав растительных и животных компонентов, не способны к самообновлению и саморегулированию, подвержены угрозе гибели от массового размножения вредителей или болезней и требуют неустанной деятельности по их поддержанию со стороны человека.

Агробиоценозы занимают примерно 10 % всей поверхности суши (1,2 млрд га) и дают человечеству около 90 % пищевой энергии. Их неоспоримые преимущества перед естественными экосистемами — неограниченные потенциальные возможности увеличения продуктивности. Однако их реализация возможна только при постоянной, научно обоснованной заботе о плодородии почвы, обеспечении растений влагой и элементами минерального питания, охране сортов растений и пород животных от неблагоприятных абиотических и биотических условий среды.

Глава пятая

Эволюция живых систем



92 Что называется эволюцией?

Впервые термин «эволюция» (от лат. *evolutio* — разворачивание) был использован в одной из эмбриологических работ швейцарским натуралистом Шарлем Боннэ в 1762 г. *В настоящее время под эволюцией понимают происходящий во времени необратимый процесс изменения какой-либо системы, благодаря чему возникает что-то новое, разнородное, на более высокой ступени развития, а также отмирает несовершенное.*

Процесс эволюции касается многих явлений, происходящих в природе. Например, астроном говорит об эволюции планетарных систем и звезд, геолог — об эволюции Земли, биолог — об эволюции живых существ. В то же время термин «эволюция» применяется часто и к явлениям, не связанным напрямую с природой в узком значении этого слова. Например, говорят об эволюции общественных систем, взглядов, каких-либо машин или материалов и т.п.

Особый смысл приобретает понятие эволюции в естествознании, где исследуется преимущественно биологическая эволюция. *Биологическая эволюция — это необратимое и в известной степени направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биосферы и биосферы в целом.* Иными словами, под биологической эволюцией следует понимать процесс приспособительного исторического развития живых форм на всех уровнях организации живого.



В додарвиновский период (до 1859 г.) в естествознании господствовали метафизические взгляды на природу, которые рассматривали явления и тела природы как раз и навсегда данные, неизменные, изолированные, не связанные между собой. Они были тесно связаны с креационизмом (от лат. *creatio* — сотворение) и теологией (от гр. *teos* — Бог и *logos* — слово, учение, наука), которые рассматривают многообразие органического мира как результат творения его Богом. Креационисты (К. Линней, Ж. Кювье) доказывали, что виды живой природы реальны и неизменны со времени своего появления, при этом К. Линней утверждал, что видов существует столько, сколько их было создано во время «творения мира».

К концу XVIII в. в биологии накопился огромный описательный материал, свидетельствовавший о том, что: 1) даже внешне очень далекие виды по внутреннему строению обнаруживают определенные черты сходства; 2) современные виды отличаются от давно живших на Земле ископаемых; 3) внешний вид, строение и продуктивность сельскохозяйственных растений и животных могут существенно изменяться с изменением условий их выращивания и содержания. Появившиеся сомнения в неизменности видов привели к возникновению трансформизма — системы взглядов об изменяемости и превращении форм растений и животных под влиянием естественных причин. Представители трансформизма — Ж. Л. Бюффон, Э. Ж. Сент-Илер, Эразм Дарвин, а в России А. А. Каверзнев и К. Ф. Рулье — были еще далеки от понимания развития природы как исторического процесса, однако их деятельность способствовала зарождению первых эволюционных представлений.

Идеи трансформизма нашли дальнейшее развитие в трудах выдающегося французского биолога Ж. Б. Ламарка (1744—1829) — создателя первого эволюционного учения. Свои взгляды на историческое развитие органического мира он отразил в книге «Философия зоологии» (1809).

Ж. Б. Ламарк создал естественную систему животных, основанную на принципе родства между организмами. Занимаясь классификацией животных, Ламарк пришел к выводу, что виды не остаются постоянными, они медленно и непре-

рывно изменяются. Всех известных в то время животных по уровню их организации Ламарк разделил на 14 классов. В его системе, в отличие от системы Линнея, животные размещены в восходящем порядке — от инфузорий и полипов до высокоорганизованных существ (птицы и млекопитающие). Ламарк считал, что классификация должна отражать «порядок самой природы», то есть ее прогрессивное развитие. Все 14 классов животных Ламарк разделил на 6 градаций, или последовательных ступеней усложнения их организации:



Усложнение животного мира носит по Ламарку ступенчатый характер и поэтому названо им *градацией*. В факте градации Ламарк увидел отражение хода исторического развития органического мира. Ламарк впервые в истории биологии сформулировал положение об эволюционном развитии живой природы: жизнь возникает путем самозарождения простейших живых тел из веществ неживой природы. Дальнейшее развитие идет по пути прогрессивного усложнения организмов, т.е. путем эволюции. В попытке найти движущие силы прогрессивной эволюции Ламарк пришел к произвольному выводу, что в природе существует некий изначальный закон внутреннего стремления организмов к совершенствованию. Согласно этим представлениям все живое, начиная от самозародившихся инфузорий, постоянно стремится к усложнению своей организации в длинном ряду поколений, что в

конечном итоге приводит к превращению одних форм живых существ в другие (например, инфузории постепенно превращаются в полипов, полипы — в лучистых и т.д.).

Главным фактором изменчивости организмов Ламарк считал влияние внешней среды: изменяются условия (климат, пища), а вслед за этим из поколения в поколение изменяются и виды. У организмов, лишенных центральной нервной системы (растения, низшие животные), эти изменения возникают прямым путем. Так, например, у лютика жестколистного подводные листья сильно рассечены в виде нитей (прямое влияние водной среды), а надводные листья — лопастные (прямое влияние воздушной среды). У животных, имеющих центральную нервную систему, влияние среды на организм, по Ламарку, осуществляется косвенным путем: изменение в условиях жизни изменяет потребности животного, что вызывает изменение его действий, привычек и поведения. Вследствие этого одни органы больше и чаще употребляются в работе (упражняются), а другие меньше и реже (не упражняются). При этом при упражнении органы развиваются (длинная шея и передние ноги у жирафа, широкие плавательные перепонки между пальцами у водоплавающих птиц, длинный язык у муравьеда и дятла и др.), а при неупражнении — недоразвиваются (недоразвитие глаз у крота, крыльев у страуса и др.). Этот механизм изменения органов Ламарк назвал законом упражнения и неупражнения органов. С точки зрения Ламарка, длинные шея и ноги у жирафа — результат того, что многие поколения его коротконогих и короткошеих предков питались листьями деревьев, за которыми им приходилось тянуться все выше и выше; перепонки между пальцами у водоплавающих птиц возникли в результате постоянного раздвигания пальцев и растягивания кожи между ними при плавании в поисках пищи или для спасения от хищников. Некоторые органы при постоянном неупражнении их в ряду поколений постепенно исчезают (конечности у змей). Таким образом, изменения органов, возникающие как при прямом, так и при косвенном влиянии среды, становятся, по Ламарку, сразу полезными, приспособительными. Если изменения организмов, вызванные прямым или косвенным воздействием условий среды, повторяются в целом ряду поколений, то они наследуются и становятся признаками новых видов. Например, незначительное удлинение шеи и ног у жирафа, происходившее

в каждом поколении, передавалось следующему поколению, пока эти части тела не достигли своей нынешней длины (закон наследования приобретенных признаков).

В ламарковском толковании причин изменения видов в природе есть серьезные недостатки. Так, влиянием упражнения или неупражнения органов нельзя объяснить изменения таких признаков, как длина волосяного покрова, густота шерсти, жирность молока, окраска покровов животных и др., которые не могут упражняться. Кроме того, как теперь известно, не все изменения, возникающие у организмов под влиянием окружающей среды, наследуются, и не все наследуемые — полезны.



94 Каковы основные положения эволюционного учения Ч. Дарвина?

Эволюционная теория Дарвина представляет собой целостное учение об историческом развитии органического мира. Она охватывает широкий круг проблем, важнейшими из которых являются доказательства эволюции, выявление движущих сил эволюции, определение путей и закономерностей эволюционного процесса и др.

Сущность эволюционного учения заключается в следующих основных положениях:

1. Все виды живых существ, населяющих Землю, никогда не были кем-то созданы.

2. Возникнув естественным путем, органические формы медленно и постепенно преобразовывались и совершенствовались в соответствии с окружающими условиями.

3. В основе преобразования видов в природе лежат такие свойства организмов, как *изменчивость* и *наследственность*, а также постоянно происходящий в природе *естественный отбор*. Естественный отбор осуществляется через сложное взаимодействие организмов друг с другом и с факторами неживой природы; эти взаимоотношения Дарвин назвал *борьбой за существование*.

4. Результатом эволюции является *приспособленность* организмов к условиям их обитания и многообразие видов в природе.



В эволюционной теории Дарвина предпосылкой эволюции является *наследственная изменчивость*, а движущими силами эволюции — *борьба за существование и естественный отбор*. При создании эволюционной теории Ч. Дарвин многократно обращается к результатам селекционной практики. Дарвин показал, что основой многообразия сортов и пород является изменчивость. *Изменчивость* — процесс возникновения отличий у потомков по сравнению с предками, которые обуславливают многообразие особей в пределах сорта, породы. Дарвин считает, что причинами изменчивости являются воздействие на организмы факторов внешней среды (прямое и косвенное, через «воспроизводительную систему»), а также природа самих организмов (так как каждый из них специфически реагирует на воздействие внешней среды). Дарвин, анализируя формы изменчивости, выделил среди них три: определенную, неопределенную и коррелятивную.

Определенная, или групповая, изменчивость — это изменчивость, которая возникает под влиянием какого-либо фактора среды, действующего одинаково на все особи сорта или породы и изменяющегося в определенном направлении. Примерами такой изменчивости могут служить увеличение массы тела у всех особей животных при хорошем кормлении, изменение волосяного покрова под влиянием климата и т.д. Определенная изменчивость является массовой, охватывает все поколение и выражается у каждой особи сходным образом. Она ненаследственна, т.е. у потомков измененной группы при помещении их в другие условия среды приобретенные родителями признаки не наследуются.

Неопределенная, или индивидуальная, изменчивость проявляется специфично у каждой особи, т.е. единична, индивидуальна по своему характеру. С ней связаны отличия у особей одного и того же сорта или породы, находящихся в сходных условиях. Данная форма изменчивости неопределенна, т.е. признак в одних и тех же условиях может изменяться в разных направлениях. Например, у одного сорта растений появляются экземпляры с разной окраской цветков, разной

интенсивностью окраски лепестков и т.п. Причина такого явления Дарвину была неизвестна. Неопределенная, или индивидуальная, изменчивость имеет наследственный характер, т.е. устойчиво передается потомству. В этом заключается ее важное значение для эволюции.

При *коррелятивной*, или *соотносительной*, изменчивости изменение в каком-либо одном органе является причиной изменений в других органах. Например, у собак с плохо развитым шерстным покровом обычно недоразвиты зубы, голуби с оперенными ногами имеют перепонки между пальцами, у голубей с длинным клювом обычно длинные ноги, белые кошки с голубыми глазами обычно глухи и т.д. Из факторов коррелятивной изменчивости Дарвин делает важный вывод: человек, отбирая какую-либо особенность строения, почти «наверное будет неумышленно изменять и другие части организма на основании таинственных законов корреляции».

Определив форму изменчивости, Дарвин приходит к выводу, что для эволюционного процесса важны лишь наследуемые изменения, так как только они могут накапливаться из поколения в поколение. Согласно Дарвину, основные факторы эволюции культурных форм — это наследственная изменчивость и отбор, производимый человеком (такой отбор Дарвин назвал искусственным). Изменчивость — необходимая предпосылка искусственного отбора, но она не определяет образования новых пород и сортов.

Эволюция видов в природе, по Дарвину, обуславливается факторами, аналогичными тем, которые определяют эволюцию культурных форм.

Каковы же движущие силы эволюции видов в природе? Объяснение исторической изменчивости видов Дарвин считал возможным только через раскрытие причин приспособляемости к определенным условиям. Дарвин пришел к выводу, что приспособленность естественных видов, так же как и культурных форм, — результат отбора, но он производился не человеком, а условиями среды.

Каким же образом осуществляется естественный отбор? Одним из главнейших его условий в естественной среде Дарвин считает перенаселение, возникающее как следствие геометрической прогрессии размножения организмов. Дарвин обратил внимание на то, что особи видов, дающих даже

относительно небольшое реальное потомство, в конечном итоге размножаются довольно интенсивно. Например, аскарида продуцирует в сутки до 200 тыс. яиц, самка окуня выметывает 200—300 тыс., а трески — до 10 млн икринок. То же можно наблюдать у растений: одно растение осота дает до 19 тыс. семян, пастушьей сумки — более 70 тыс., заразики — 143 тыс., белены — более 400 тыс. и т.д. Даже слон, принося за свою жизнь не более шести детенышей, может дать начало поколению, которое за 750 лет выразится числом в 19 млн особей. Таким образом, плодовитость организмов в целом очень велика, но фактически в природе никогда не наблюдается тех количеств особей любого вида животных и растений, которые можно было бы ожидать. Значительная часть потомства гибнет по различным причинам. Дарвин делает заключение, что перенаселение является основной (хотя и не единственной) причиной возникновения между организмами *борьбы за существование*. В понятие «борьба за существование» он вкладывает широкий и метафорический смысл. В «Происхождении видов» Дарвин пишет: «Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства». Борьба организмов происходит как между собой, так и с физико-химическими условиями среды. Она может носить характер непосредственных столкновений между организмами или, что наблюдается чаще, косвенных конфликтов. Конкурирующие организмы могут даже не соприкоснуться друг с другом и тем не менее находиться в состоянии ожесточенной борьбы (например, ель и растущая под ней кислица).

К факторам, ограничивающим численность видов (это значит, вызывающим борьбу за существование), Дарвин относит количество пищи, наличие хищников, различные заболевания и неблагоприятные климатические условия. Эти факторы могут влиять на численность видов непосредственно и косвенно, через цепь сложных взаимоотношений. Очень большую роль в ограничении численности видов играют взаимные противоречия между организмами. Например, проросшие семена погибают чаще всего оттого, что проросли

на почве, уже густо заросшей другими растениями. Эти противоречия принимают особенно острый характер в тех случаях, когда вопрос идет о взаимоотношениях между организмами, обладающими сходными потребностями и близкой организацией. Поэтому борьба за существование между видами одного рода жестче, чем между видами разных родов. Еще напряженнее противоречия между особями одного и того же вида (внутривидовая борьба).

В возникновении борьбы за существование, кроме перенаселения, Дарвин видел и другие причины. Перенаселение только обостряет борьбу за существование; самой же общей ее причиной следует считать тот факт, что любой организм только относительно приспособлен к окружающей его среде, которая так или иначе не вполне соответствует его требованиям. Объясняется это тем, что физико-химические и тем более биотические условия среды всегда колеблются или изменяются в каком-либо определенном направлении. Это колебания температуры, количества влаги, солнечного света, состава и концентрации солевого раствора в водоеме, колебания количества пищи, численности и активности врагов, скорости размножения паразитов и т.д.

Естественным результатом противоречий между организмами и внешней средой является истребление части особей видов (*элиминация*). Борьба за существование, таким образом, и есть элиминирующий фактор.

Если часть особей каждого вида погибает в борьбе за существование, то остальные оказываются способными преодолеть неблагоприятные условия. Возникает вопрос: почему же одни особи гибнут, а другие выживают?

В каждом отдельном случае причины различны. Но это явление подчиняется общим закономерностям. В результате постоянно осуществляющейся изменчивости особей в популяции каждого вида возникает неоднородность, следствием которой является неравноценность особей по отношению к среде, т.е. их биологическая разнокачественность. Таким образом, одни особи или их группы более соответствуют среде по сравнению с другими, что обеспечивает им успех в борьбе за существование. В результате особи, наиболее соответствующие среде (наиболее приспособленные), выживают, а менее приспособленные гибнут.

Выживание наиболее приспособленных особей Дарвин называл *естественным отбором*. Под ним не следует понимать какой-то выбор, так как здесь мы имеем лишь естественное следствие гибели менее приспособленных. Само собой разумеется, что естественный отбор реализуется через действие естественных факторов среды (температура, влажность, свет, паразиты, конкуренты, враги, трудности добывания пищи и т.п.). Естественный отбор действует через сохранение и накопление мелких наследственных изменений. Например, даже незначительное удлинение хоботка у пчелы делает ее более способной добывать нектар из цветков, недоступных для других пчел. Пчелы с удлиненным хоботком и будут иметь преимущество перед теми, у которых сохраняется в поколении нормальная длина хоботка.

Отбор происходит непрерывно на протяжении бесконечного ряда следующих друг за другом поколений и сохраняет главным образом те формы, которые в большей мере соответствуют данным условиям. Естественный отбор и элиминация части особей вида неразрывно связаны между собой и являются необходимым условием эволюции видов в природе.

Схема действия естественного отбора в системе вида по Дарвину сводится к следующему:

1. Изменчивость свойственна любой группе животных и растений, и организмы отличаются друг от друга во многих различных отношениях.

2. Число организмов каждого вида, рождающихся на свет, больше того числа, которое может найти пропитание и выжить. Тем не менее, поскольку численность каждого вида в естественных условиях постоянна, следует предполагать, что большая часть потомства гибнет. Если бы все потомки какого-либо вида выживали и размножались, то весьма скоро они вытеснили бы все другие виды на земном шаре.

3. Поскольку рождается больше особей, чем может выжить, происходит борьба за существование, конкуренция за пищу и место обитания. Это может быть активная борьба не на жизнь, а на смерть, или менее явная, но не менее действенная конкуренция, как, например, при переживании растениями засухи или холода.

4. Среди множества изменений, наблюдающихся у живых существ, одни облегчают выживание в борьбе за существо-

вание, другие же приводят к тому, что их обладатели гибнут. Концепция «выживания наиболее приспособленных» представляет собой ядро теории естественного отбора.

5. Выживающие особи дают начало следующему поколению, и таким образом «удачные» изменения передаются последующим поколениям. В результате каждое следующее поколение оказывается все более приспособленным к среде обитания; по мере изменения среды возникают дальнейшие приспособления. Если естественный отбор действует на протяжении многих лет, то последние отпрыски могут оказаться настолько несхожими со своими предками, что их можно будет выделить в самостоятельный вид.

Может также случиться, что некоторые члены данной группы особей приобретут одни изменения и окажутся приспособленными к окружающей среде одним способом, тогда как другие ее члены, обладающие другим комплексом изменений, окажутся приспособленными иначе; таким путем от одного предкового вида при условии изоляции подобных групп может возникнуть два и более видов.



96 Какие виды естественного отбора выделял Ч. Дарвин?

Естественный отбор, постоянно идущий в природе, обычно приводит к выживанию наиболее приспособленных в данных условиях особей и успешному их размножению. Наиболее приспособленными они становятся благодаря появлению мелких полезных изменений, которые позволяют им одержать победу в борьбе за существование. В дальнейшем подобные полезные изменения могут усиливаться, накапливаться и комбинироваться. Вместе с тем, как отмечает Ч. Дарвин, естественный отбор не всегда приводит к гибели менее приспособленных особей. В качестве примера он приводит особую форму отбора — *половой отбор*. Половой отбор определяется конкуренцией особей одного пола в брачный период за спаривание с особями другого пола. Дарвин различает две формы полового отбора: 1) когда самки остаются пассивными и происходит прямая борьба между самцами; 2) когда самцы не вступают в прямую борьбу

между собой, а «конкурируют» с целью «очаровать» самок, которые выбирают наиболее привлекательных самцов. Турнирные бои характерны для многих видов животных: лосей, оленей, тюленей, птиц, насекомых и др. На тетеревином току петух-победитель властвует над большинством самок. Такая форма полового отбора, когда от размножения устраняются слабые, больные самцы, ведет к появлению здорового и сильного потомства, что способствует процветанию вида. При второй форме отбора наблюдается усиление вторичных половых признаков самцов: яркое оперение, громкие брачные песни, запахи и т.п. В результате такого отбора мужские особи многих видов становятся особенно заметными, что ставит их, казалось бы, в опасное положение в сложных условиях жизни. Однако это, вероятно, направлено на стимулирование процессов размножения (такие самцы будут быстрее замечены и выбраны самками) и на отвлечение хищников и врагов от невзрачных самок, ответственных за воспроизведение и выращивание молоди. Таким образом, эта форма полового отбора ведет к накоплению отрицательных признаков для отдельных особей, но имеет большое положительное значение для вида в целом: она повышает шансы самцов на оставление потомства и способствует (даже ценой жизни) сохранению большей части самок. С процессами полового отбора связано явление *полового диморфизма* — более или менее резкого расхождения во внешних признаках самцов и самок.



97

В чем сходство и различие естественного и искусственного отбора?

Искусственный и естественный отбор имеют определенные черты сходства (см. табл. 5).

При сравнении искусственного и естественного отбора обнаруживаются и существенные различия. Если естественный отбор ведет к эволюции видов в природе, к приспособленности особей вида к условиям окружающей среды, то отбор, производимый человеком, не является формой биологической эволюции. Например, можно сказать, что

Особенности эволюции культурных форм и видов

Особенности эволюционного процесса	Эволюция культурных форм	Эволюция видов в природе
Предпосылки и движущие силы эволюции	Наследственная изменчивость. Искусственный отбор	Наследственная изменчивость. Борьба за существование. Естественный отбор
Темпы эволюции	Быстрые (на создание сорта или породы требуется от 8—10 до 20 лет)	Медленные (тысячи и миллионы лет)
Результаты	Многообразие сортов, пород	Многообразие видов
Приспособленность	Живые организмы приспособлены к нуждам человека. Формы, обладающие менее полезными свойствами, выбраковываются	Живые организмы приспособлены к условиям среды. Формы, обладающие менее полезными признаками, вымирают

сорта растений и породы животных исключены из эволюции (в этом случае можно говорить только об эволюции породы или сорта), так как, находясь под постоянной защитой человека, они не подвергаются борьбе за существование или ее действие в значительной степени снижено. В результате этого особи различных культурных растений и пород животных приспособлены не столько к условиям окружающей среды, сколько к нуждам и потребностям человека. И если по каким-либо причинам сорта или породы оказываются без защиты человека, то они либо быстро гибнут, не выдерживая конкуренции со своими дикими сородичами, либо утрачивают сортовые и породные качества (вырождаются). Вместе с тем не следует и противопоставлять искусственный отбор естественному, так как последний очень часто подправляет творческую деятельность человека. Как бы человек ни заботился о сортах и породах, многие из них все же подвергаются воздействию абиотических и биотических факторов среды, что в конечном итоге повышает их жизнеспособность.



Главным результатом эволюции является совершенствование приспособленности организмов к условиям обитания, что влечет за собой совершенствование их организации. В результате действия естественного отбора сохраняются особи с полезными для их процветания признаками. Дарвин приводит множество доказательств повышения приспособленности организмов, обусловленной естественным отбором. Это, например, широкое распространение среди животных *покровительственной окраски*, делающей их менее заметными в местах обитания: ночные бабочки имеют окраску тела, соответствующую поверхности, на которой они проводят день; самки открыто гнездящихся птиц (глухарь, тетерев, рябчик) имеют окраску оперения, почти не отличимую от окружающего фона; на Крайнем Севере многие животные имеют белую окраску (куропатки, медведи) и т.д. Для многих животных, имеющих специальные защитные приспособления от поедания их другими животными, характерна, кроме того, *предупреждающая окраска* (например, ядовитые или несъедобные животные). У некоторых животных распространена *угрожающая окраска* в виде ярких отпугивающих пятен (например, у хомяка брюшко имеет яркую окраску). Многие животные, не имеющие специальных средств защиты, по форме тела и окраске подражают защищенным — *мимикрия*. У многих из животных имеются иглы, колючки, хитиновый покров, панцирь, раковина, чешуя и т.п. Все эти приспособления могли появиться лишь в результате естественного отбора, обеспечивая существование вида в определенных условиях. Среди растений широко распространены самые разнообразные приспособления к перекрестному опылению, распространению плодов и семян. У животных большую роль в качестве приспособлений играют различного рода инстинкты (инстинкт заботы о потомстве, инстинкты, связанные с добыванием пищи, и т.д.).

Вместе с тем Дарвин отмечает, что приспособленность организмов к среде обитания (их целесообразность) носит относительный характер. При изменении условий полезные признаки могут оказаться бесполезными или даже вредными.

Например, у водных растений, поглощающих воду и растворенные в ней вещества всей поверхностью тела, слабо развита корневая система, но хорошо развиты поверхность побега и воздухоносная ткань — аэренхима, образованная системой межклетников, пронизывающих все тело растения. Это увеличивает поверхность соприкосновения с окружающей средой, обеспечивая лучший газообмен, и позволяет растениям полнее использовать свет и поглощать CO_2 . Но при пересыхании водоема такие растения очень быстро погибнут. Все приспособительные признаки, обеспечивающие их процветание в водной среде, оказываются бесполезными вне ее.

Другой важный результат эволюции — нарастание многообразия видов естественных групп, т.е. систематическая дифференцировка видов. Общее нарастание многообразия органических форм весьма усложняет те взаимоотношения, которые возникают между организмами в природе. Поэтому в ходе исторического развития наибольшее преимущество получают, как правило, высокоорганизованные формы. Тем самым осуществляется поступательное развитие органического мира на Земле от низших форм к высшим. Вместе с тем, констатируя факт прогрессивной эволюции, Дарвин не отрицает морфофизиологического регресса (т.е. эволюции форм, приспособления которых к условиям среды идут через упрощение организации), а также такого направления эволюции, которое не приводит ни к усложнению, ни к упрощению организации живых форм. Сочетание различных направлений эволюции приводит к одновременному существованию форм, различающихся по уровню организации.



99 Каковы доказательства эволюции органического мира?

Созданная Ч. Дарвиным эволюционная теория увенчалась крушением концепции постоянства видов. Креационизм потерял свое господствующее положение. В последующее время ученые во многих странах мира занимались поиском фактов, подтверждающих эволюцию живой природы. Усилия исследователей были направлены на изучение ископаемых остатков

живых организмов и воссоздание истории органического мира, сравнение строения ранее живших и ныне существующих видов, сравнение стадий развития организмов разных видов и т.д.

Палеонтологами были обнаружены формы организмов, сочетающие в себе признаки более древних и более молодых групп. Такие *ископаемые переходные формы* являются доказательством эволюции, поскольку свидетельствуют об исторической связи групп организмов. Примером такой формы является ископаемая первоптица юрского периода — археоптерикс. В строении археоптерикса сочетаются признаки рептилий (хвост, несросшиеся позвонки и брюшные ребра, развитые зубы) и признаки птиц (перья, передние конечности в виде крыльев, частично пневматичные кости).

Другими примерами переходных форм являются кистеперые рыбы, связывающие рыб с вышедшими на сушу земноводными; семенные папоротники — переходная форма между папоротниковидными и голосеменными.

Еще одним доказательством эволюции являются *палеонтологические ряды*. Палеонтологами были найдены остатки ранее живших видов, которые связаны между собой родством, т.е. свидетельствовали о происхождении одного вида от другого. Русский ученый В. О. Ковалевский, исследуя историю развития лошадей, показал, что современные однопалые животные происходят от мелких пятипалых всеядных предков, живших 60—70 млн лет назад в лесах. Изменение климата Земли, повлекшее за собой сокращение площадей лесов и увеличение площадей степей, привело к тому, что предки современных лошадей начали расселяться по степям. Необходимость защиты от хищников и передвижение на большие расстояния в поисках пищи привела к преобразованию конечностей — уменьшению числа пальцев от пяти до одного. Параллельно изменению конечностей происходило преобразование всего организма: увеличение размеров тела, изменение формы черепа, усложнение строения зубов и др.

Ряды ископаемых форм, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза (гр. *phylon* — род, племя и *genesis* — происхождение, возникновение), т.е. исторического развития, называются *палеонтологическими*, или *филогенетическими рядами*. В настоящее время палеон-

тологические ряды обнаружены в эволюции морских ежей, слонов, китов, носорогов, некоторых родов моллюсков и других животных.

Гомологичные и аналогичные органы. Важное значение в доказательстве эволюции имело выяснение родственных отношений между ныне живущими группами организмов. Сходство в строении организмов разных групп как свидетельство происхождения их от общего предка являлось в то же время косвенным доказательством эволюции. Сравнительно-анатомические исследования показали, что конечности некоторых позвоночных, например, ласты кита, лапы крота, крокодила, крылья птицы, летучей мыши, руки человека, несмотря на выполнение разных функций, имеют сходные черты строения и общее происхождение. Некоторые кости в скелете конечностей могут отсутствовать, другие — срастаться, могут изменяться относительные размеры костей, однако во всех случаях эти органы развиваются сходным образом из одинаковых эмбриональных зачатков. *Органы, которые имеют сходное строение и общее происхождение, называются гомологичными.* Примерами гомологии у растений являются перисто-сложный лист гороха с усиками и прилистниками, кувшинчики насекомоядного растения непентеса, стеблевые чешуи хвоща, колючки барбариса, почечные чешуи.

Наличие у организмов разных групп гомологичных органов позволяет установить степень родства между ними, проследить их эволюцию.

В природе часто наблюдаются случаи сходства органов по внешнему виду и выполняемым функциям, которые имеют разное происхождение. Например, крыло птицы и бабочки. Эти органы выполняют сходную функцию, но их строение совершенно различно. Сходство вызвано образом жизни животных, приспособлением их к полету, возникшим независимо у бабочек и птиц, а не происхождением этих форм. Органы, имеющие внешнее сходство и выполняющие одинаковые функции, но имеющие разное происхождение, называются аналогичными. К аналогичным органам относятся, например, колючки барбариса (видоизмененные листья), колючки белой акации (видоизмененные прилистники), колючки боярышника (видоизмененный побег).

Аналогичные органы свидетельствуют о сходных направлениях приспособлений организмов, вызываемых в процессе эволюции действием естественного отбора.

Рудименты и атавизмы. Одним из доказательств эволюции является наличие у некоторых организмов рудиментарных или атавистических органов. Рудименты (лат. *rudimentum* — зачаток, первооснова) — это органы, которые закладываются в ходе эмбрионального развития, но в дальнейшем перестают развиваться и остаются у взрослых форм в недоразвитом состоянии. Иными словами, рудименты — это органы, утратившие свое значение в ходе эволюции. Наличие рудиментов, так же как и гомологичных органов, свидетельствует об общности происхождения живых форм. Задние конечности у кита, скрытые внутри тела, доказывают наземное происхождение его предков. Полностью рудиментированы конечности у змей. У муравьедов рудиментированы зубы. У двукрылых насекомых рудиментирована задняя пара крыльев, превращенных в жуужалца. Рудиментарные органы известны у человека: мышцы, двигающие ушную раковину, третье веко (всего около 90).

Атавизмы (лат. *atavus* — предок) — появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в ходе эволюции. Среди тысяч однопалых животных встречаются особи, у которых развиваются трехпалые конечности. Известны случаи появления атавистических признаков у человека: развитие дополнительных пар млечных желез, волосяного покрова на всем теле, хвоста. Возникновение атавизмов указывает на историческую взаимосвязь между вымершими и ныне существующими формами.

Сходство зародышевого развития позвоночных. В пользу эволюции органического мира говорят данные эмбриологии. Эмбриологами было обнаружено и изучено сходство начальных стадий эмбрионального развития животных. Все многоклеточные животные развиваются из одной оплодотворенной яйцеклетки. В процессе индивидуального развития они проходят стадии дробления, бластулы, гаструлы, образования трехслойного зародыша, формирования органов из зародышевых листков. Сходство зародышевого развития животных свидетельствует о единстве их происхождения.

С особой отчетливостью выступает сходство эмбриональных стадий в пределах отдельных типов или классов. Например, у

всех позвоночных обнаруживается закладка жаберных дуг, сходство в форме тела, наличие хвоста, зачатков конечностей. Во многом сходна на этих стадиях внутренняя организация зародышей. У всех представителей этого подтипа сначала закладывается хорда, а затем позвоночник из хрящевых позвонков, кровеносная система с одним кругом кровообращения (как у рыб), головная и туловищная почки и т.д. По мере развития сходство между зародышами ослабевает и начинают все более четко проявляться черты тех классов, к которым животные принадлежат. У наземных животных зарастают жаберные карманы; у зародышей человека особенно развивается головной отдел, включающий мозг, формируются пятипалые конечности и др.

По ходу эмбрионального развития последовательно происходит расхождение признаков зародышей, приобретающих черты, характеризующие класс, отряд, род и, наконец, вид, к которому они принадлежат. Эта закономерность в развитии зародышей указывает на их родство, происхождение от одного ствола, который в ходе эволюции распался на множество ветвей.

Биогенетический закон. На основе зародышевого сходства в развитии позвоночных и многих других эмбриологических и анатомических фактов немецкие ученые Ф. Мюллер и Э. Геккель во второй половине XIX в. установили *закон соотношения онтогенеза*, который получил название *биогенетического закона*. Согласно этому закону каждая особь в индивидуальном развитии (онтогенезе) повторяет историю развития своего вида (филогенез), или *онтогенез есть краткое повторение филогенеза*.

Например, у всех без исключения позвоночных животных в онтогенезе закладывается хорда — признак их отдаленных предков. У головастика — бесхвостых земноводных — развивается хвост. В ходе онтогенеза воспроизводятся, безусловно, не все этапы эволюции, которая совершалась тысячи и миллионы лет. Повторение стадий исторического развития вида в зародышевом развитии происходит в сжатой форме, с выпадением ряда этапов. Кроме того, эмбрионы имеют сходство не со взрослыми формами предков, а только с их зародышами. Вместе с тем биогенетический закон, выражающий глубокую связь между онтогенезом и филогенезом, имел большое значение для выяснения родственных связей между организмами и для доказательства эволюции органического мира.



Синтетическая теория эволюции возникла в начале 40-х годов XX века. Она представляет собой учение об эволюции органического мира, разработанное на основе данных современной генетики, экологии и классического дарвинизма. Термин «синтетическая» идет от названия книги известного английского эволюциониста Джулиана Хаксли — «Эволюция: современный синтез» (1942). В разработку синтетической теории эволюции внесли вклад многие ученые, среди которых необходимо отметить прежде всего С. С. Четверикова, Н. В. Тимофеева-Рессовского, Н. И. Вавилова, И. И. Шмальгаузена, Г. Ф. Гаузе, Д. Д. Ромашова, Н. П. Дубинина (Россия), Дж. Хаксли, Дж. Холдейна, Р. А. Фишера (Великобритания), Ф. Т. Добжанского, Дж. Г. Симпсона, С. Райта (США).

Основные постулаты синтетической теории эволюции в общих чертах можно выразить следующим образом (по Н. Н. Воронцову):

1. Материалом для эволюции служат наследственные изменения — *мутации* (как правило, генные). Мутационная изменчивость — поставщик материала для отбора — носит случайный и ненаправленный характер.

2. Основным движущим фактором эволюции является *естественный отбор*, возникающий на основе *борьбы за существование*.

3. Наименьшей эволюционирующей единицей является *популяция*.

4. Эволюция носит в большинстве случаев *дивергентный характер*, т.е. один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый вид, единственную предковую популяцию.

5. Эволюция носит *постепенный и длительный характер*. Видообразование как этап эволюционного процесса представляет собой последовательную смену одной временной популяции чередой последующих временных популяций.

6. Вид состоит из множества соподчиненных, морфологически, физиологически, экологически, биохимически и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц — *подвидов и популяций*. Однако известно немало

видов с ограниченными ареалами, в пределах которых не удастся выделить самостоятельные подвиды, а реликтовые виды могут состоять из единственной популяции. Существование таких видов, как правило, недолговечно.

7. Вид существует как *целостное и замкнутое образование*. Целостность вида поддерживается миграциями особей из одной популяции в другую, при которых наблюдается обмен аллелями («поток генов»).

8. Поскольку основным критерием вида является его репродуктивная изоляция, то этот критерий неприменим к формам, у которых отсутствует половой процесс (прокариоты, низшие эукариоты).

9. Макроэволюция на уровне выше вида (род, семейство, отряд, класс и др.) идет путем микроэволюции. Согласно синтетической теории эволюции *не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюции*. Иными словами, для эволюции групп видов живых организмов характерны те же предпосылки и движущие силы, что и для микроэволюции.

10. Любой реальный (а не сборный) таксон имеет *монофилетическое происхождение*.

11. Эволюция имеет *ненаправленный характер*, т.е. не идет в направлении какой-либо конечной цели.

Синтетическая теория эволюции вскрыла глубинные механизмы эволюционного процесса, накопила множество новых фактов и доказательств эволюции живых организмов, объединила данные многих биологических наук. Тем не менее синтетическая теория эволюции (или неodarвинизм) находится в русле тех идей и направлений, которые были заложены Ч. Дарвином.



101

Почему именно популяция является элементарной единицей эволюции?

Популяция — самая мелкая из групп особей, способная к эволюционному развитию, поэтому ее называют *элементарной единицей эволюции*. Отдельно взятый организм не может являться единицей эволюции. Эволюция идет только в группе

особей. Поскольку отбор идет по фенотипам, в группе особей необходима разнокачественность. Разные фенотипы в одних и тех же условиях обеспечиваются разными генотипами. Генотип же каждого конкретного организма на протяжении всей жизни остается неизменным. Популяция благодаря большой численности особей представляет собой непрерывный поток поколений и в силу мутационной изменчивости — разнородную (гетерогенную) смесь различных генотипов. Совокупность генотипов всех особей популяции — *генофонд* — основа микроэволюционных процессов в природе.

Вид как целостная система не может быть принят за единицу эволюции, так как обычно виды состоят из относительно изолированных групп особей — популяций. Вот почему роль элементарной эволюционной единицы принадлежит популяции.



102

Каковы предпосылки (элементарные факторы) эволюции с позиции синтетической теории?

Принцип равновесия Харди—Вайнберга гласит, что при наличии определенных условий частота аллелей в генофонде популяции остается постоянной из поколения в поколение. При этих условиях популяция будет находиться в состоянии генетического равновесия и никаких эволюционных изменений происходить не будет. Поэтому для осуществления эволюционных процессов необходимо наличие факторов, поставляющих эволюционный материал, т.е. приводящих к генетической изменчивости структуры популяции. Эту роль выполняют мутационный процесс, комбинативная изменчивость, поток генов, периодические колебания численности популяций (популяционные волны или волны жизни), дрейф генов. Имея различную природу, они действуют случайно и ненаправленно и ведут к появлению в популяции разнообразных генотипов. Важное значение для эволюции имеют факторы, обеспечивающие возникновение барьеров, которые препятствуют свободному скрещиванию. Это различные формы изоляции, нарушающие панмиксию (свободное скрещивание организмов) и закрепляющие любые различия в наборах генотипов в разных частях популяции.



Главным источником появления новых аллелей в популяции служат *генные мутации*. Частота возникновения новых мутаций обычно невысока: $1 \cdot 10^{-6}$ — $1 \cdot 10^{-5}$ (одна мутация на 100 000—1 000 000 особей (гамет) в поколении). Однако в связи с большим числом генов (у высших форм, например, их тысячи) общая частота всех возникающих мутаций у живых организмов достаточно высока. У некоторых видов от 10 до 25 % особей (гамет) на одно поколение несут мутации. В большинстве случаев возникновение мутаций снижает жизнеспособность особей по сравнению с родительскими формами. Однако при переходе в гетерозиготное состояние многие мутации не только не снижают жизнеспособность несущих их особей, но и повышают ее (явление инбридинга и последующего гетерозиса при скрещивании инбредных линий). Некоторые мутации могут оказаться нейтральными, а небольшой процент мутаций с самого начала может приводить в определенных условиях к повышению жизнеспособности особей. Какой бы малой ни была доля таких мутаций, они в грандиозных временных масштабах эволюционного процесса могут играть заметную роль. Вместе с тем необходимо отметить, что мутации сами по себе не приводят к эволюции популяции или вида. Они только являются материалом для эволюционного процесса. Без других факторов эволюции мутационный процесс не может привести к направленному изменению генофонда популяции.

Определенный вклад в нарушение генетического равновесия в популяциях вносит *комбинативная изменчивость*, которая достигается в результате кроссинговера и независимого распределения хромосом при мейозе, а также случайного скрещивания между особями; эти процессы очень часто называют *половой рекомбинацией*. Возникнув, отдельные мутации оказываются в соседстве с другими мутациями, входят в состав новых генотипов, т.е. возникает множество сочетаний аллелей и неаллельных взаимодействий.

Важным источником генетического разнообразия в популяциях является *поток генов* — обмен генами между популяциями одного вида в результате миграции отдельных особей

из популяции в популяцию. При этом гены мигрирующих особей включаются при скрещивании в генофонд популяции. В результате таких скрещиваний генотипы потомства отличаются от генотипов родителей. В данном случае происходит рекомбинация генов на межпопуляционном уровне.

Размеры популяций, как пространственные, так и по числу особей, подвержены постоянным колебаниям. Причины этих колебаний разнообразны и в общей форме сводятся к влиянию биотических и абиотических факторов (запасы пищи, количество хищников, конкурентов, возбудителей инфекционных болезней, климатические условия года и т.п.). Например, увеличение количества зайцев (пища) вызывает через некоторое время увеличение количества волков и рысей, которые питаются зайцами; высокие урожаи еловых шишек, формируемых в сухих теплых условиях лета, положительно влияют на рост популяции белок. Колебание численности популяций в природе носит периодический характер: после нарастания числа особей идет закономерное его снижение и т.д. Такие периодические колебания количества особей в популяциях С. С. Четвериков в 1905 г. назвал «волнами жизни», или «популяционными волнами». Волны жизни оказывают влияние на изменение генетической структуры популяций. С возрастанием численности популяции увеличивается вероятность появления новых мутаций и их комбинаций. Если в среднем одна мутация появляется на 100 000 особей, то при возрастании численности популяции в 10 раз число мутаций также возрастет в 10 раз. После спада численности сохранившаяся часть особей популяции по генетическому составу будет значительно отличаться от ранее многочисленной популяции: часть мутаций совершенно случайно исчезнет вместе с гибелью несущих их особей, а некоторые мутации, также случайно, повысят свою концентрацию. При последующем росте численности генофонд популяции окажется иным, так как в нем закономерно возрастет количество особей, несущих мутации. Таким образом, популяционные волны не вызывают сами по себе наследственной изменчивости, но они способствуют изменению частоты мутаций и их рекомбинаций, т.е. изменению частот аллелей и генотипов в популяции. Популяционные волны, таким образом, являются фактором, поставляющим материал для эволюции.

На генетическую структуру популяции может оказывать влияние также *дрейф генов*. Он имеет значение в малочисленных изолированных популяциях, где могут быть представлены не все аллели, типичные для данного вида. Случайные события, например, преждевременная гибель особи, бывшей единственным обладателем какого-либо редкого аллеля, приведут к исчезновению этого аллеля из популяции, что сопровождается замещением его аллелем, который был в популяции многочисленным. Это *случайное изменение концентрации аллелей в популяции и называется дрейфом генов*, который открыли С. Райт и Р. Фишер и независимо от них советские ученые Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов, назвавшие это явление *генетико-автоматическими процессами*. Дрейф генов ведет к дальнейшему обеднению генофонда малой популяции и в результате к его гомозиготации. Важно подчеркнуть, что указанные изменения генофонда не имеют приспособительного характера. Утраченные аллели могут обладать равной и даже большей приспособительной ценностью, чем аллели, ставшие в популяции преобладающими: ведь потеря первых определяется не действием отбора, а случайной гибелью особей. Такая случайная гибель особей от самых различных причин (хищники, заболевания, факторы абиотической среды) происходит всегда и в любой популяции, но при большом количестве особей она отступает на задний план — в среднем успешнее выживают и оставляют потомство лучше приспособленные.

В малой же популяции фактор случайности становится основным. Естественно, в этом случае лучшие шансы для сохранения имеют первоначально более многочисленные аллели вне зависимости от их приспособительной ценности.

Таким образом, действие случайных факторов обедняет и значительно изменяет генофонд малой изолированной популяции по сравнению с ее исходным состоянием. В результате подобных процессов может сложиться жизнеспособная популяция со своеобразным генофондом. Дрейф генов непредсказуем. Небольшую популяцию он может привести к гибели, а может сделать ее еще более приспособленной к данной среде.

Таким образом, генетическое разнообразие в популяциях достигается совокупным влиянием мутаций, их комбинаций, волн жизни, потока генов и дрейфа генов.



В любом биогеоценозе противоречия между особями одного или разных видов разрешаются в борьбе за существование. Закономерным результатом борьбы за существование является гибель одних особей популяции и выживание и размножение других, т.е. естественный отбор. Он определяет, какие аллели будут переданы следующему поколению благодаря дифференциальным (избирательным) преимуществам, которые они обеспечивают, проявляясь в фенотипах.

В настоящее время выделяют три формы естественного отбора, — стабилизирующий, движущий, или направленный, и дизруптивный.

Стабилизирующий отбор — это форма естественного отбора, направленного на поддержание в популяции среднего, ранее сложившегося признака. Учение о стабилизирующем отборе разработал советский ученый И. И. Шмальгаузен.

Стабилизирующий отбор происходит в тех случаях, когда фенотипические признаки оптимально соответствуют условиям среды и конкуренция относительно слабая. Такой отбор действует во всех популяциях, уничтожая особей с крайними отклонениями признаков. В любой популяции в силу ее генетической разнокачественности появляются на свет особи с разной степенью выраженности того или иного признака. Такое разнообразие особей по любому признаку обеспечивается генетико-экологическими факторами, воздействующими на популяции в течение многих поколений. Если подсчитать количество особей, имеющих ту или иную выраженность данного признака, то окажется, что большинство будет приближаться к некой средней величине, средней норме. Менее всего будет особей, имеющих наибольшее отклонение от средней величины признака. Стабилизирующий отбор приводит к уничтожению крайних отклонений и как бы стабилизирует среднюю норму выраженности признака (рис. 37). Он наблюдается в том случае, если условия внешней среды длительное время остаются постоянными. В относительно неизменной среде преимуществом обладают типичные, хорошо приспособленные к ней особи со средним

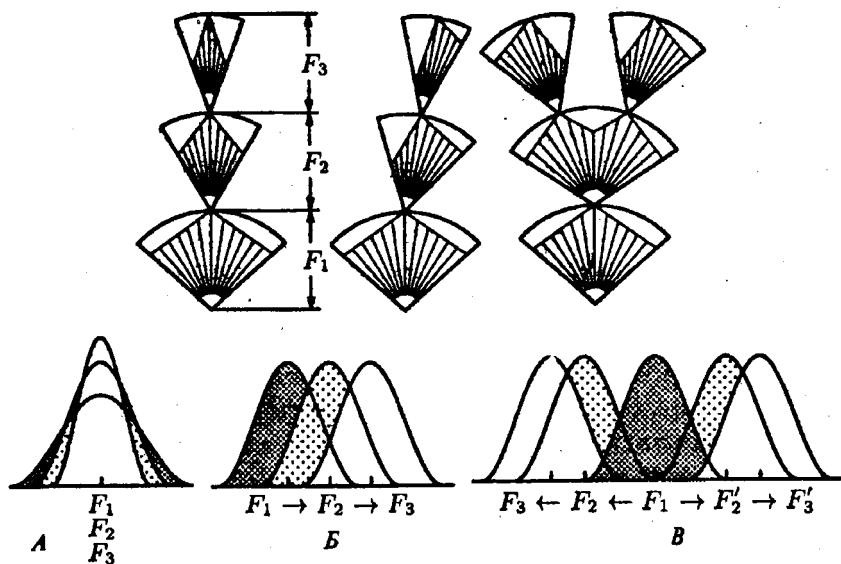


Рисунок 37. Схема действия стабилизирующей (А), движущей (Б) и дизруптивной (В) форм естественного отбора (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1977). F — поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые варианты. Величина дуги при отборе внутри одного потомства соответствует норме реакции

выражением признака, а отличающиеся от них погибают. Например, в 1898 г. американский орнитолог Г. Бампас после сильных ветров и снегопада обнаружил 136 оглушенных и полуживых домовых воробьев. При отогревании 72 из них выжили, 64 погибли. Оказалось, что погибшие воробьи имели или очень длинные, или очень короткие крылья; наиболее приспособленными в такой ситуации оказались воробьи со средней нормой реакции признака.

Движущий отбор был описан еще Ч. Дарвином, а современное учение о движущем отборе разработано Дж. Симпсоном. Суть этой формы отбора заключается в том, что при медленном изменении условий среды в новом направлении неуклонно происходит сдвиг средней нормы в ту или иную сторону. Движущий отбор, таким образом, приводит к эволюционному изменению, оказывая на популяцию такое давление, которое благоприятствует увеличению в ней частоты новых аллелей (рис. 37). После того как новая средняя норма выраженности признака (средний фенотип) придет в

оптимальное соответствие с новыми условиями среды, вступает в действие стабилизирующий отбор.

Классическим примером эволюционного изменения по типу движущего отбора является появление темноокрашенных форм некоторых видов бабочек под воздействием химических загрязнений атмосферы. За последние 100 лет у более 80 видов бабочек появились темные формы. Это явление известно теперь под названием индустриального (промышленного) меланизма. До 1848 г. все описанные формы бабочек березовой пяденицы имели бледно-кремовую окраску с черными точками и отдельными темными пятнышками. В 1848 г. в Манчестере была обнаружена черная форма этой бабочки, а к 1895 г. популяция березовой пяденицы в Манчестере состояла на 98 % из темноокрашенных бабочек. Эта меланическая форма появилась в результате возникновения случайных мутаций, причем фенотип мутантных особей обладал в промышленных районах большим преимуществом по сравнению со светлоокрашенными формами. Светлоокрашенные формы были незаметными на стволах берез, покрытых лишайниками. С интенсивным развитием промышленности диоксид серы, образующийся при сжигании угля, вызвал гибель лишайников в промышленных районах, и в результате обнажилась темная кора деревьев, которая сделалась еще более темной из-за покрывающей ее сажи. На темном фоне светлоокрашенные пяденицы склеывались малиновками и дроздами, а выживали и успешно размножались меланические формы, которые на темном фоне менее заметны.

Для многих видов характерен полиморфизм — существование двух или нескольких форм по тому или иному признаку. Полиморфизм нельзя объяснить только возникновением новых мутаций. Причины его могут быть разные. Он может быть обусловлен повышенной относительной жизнеспособностью гетерозигот. В других случаях полиморфизм может быть результатом действия особой формы движущего отбора, получившей название *дизруптивного (разрывающего) отбора*. Дизруптивный отбор — процесс расчленения ранее целостной популяции на отдельные формы (две и более адаптивные нормы) путем сохранения крайних вариантов фенотипов и элиминации промежуточных. Эта форма отбора осуществляется в тех случаях, когда две или более генетически различные формы обладают преимуществом в разных условиях, например,

в разные сезоны года. Дизруптивный отбор благоприятствует более чем одному фенотипу и направлен против промежуточных форм. Он как бы разрывает популяцию по данному признаку на несколько групп, встречающихся на одной территории, и может при участии изоляции привести к разделению популяции на две и более (см. рис. 37). В основе дизруптивного отбора лежит дарвиновская дивергенция.

Моделью дизруптивного отбора может быть ситуация возникновения карликовых рас хищных рыб в малокормном водоеме. Часто щурятам-сеголеткам не хватает корма в виде мальков рыб. В этом случае преимущество получают самые быстрорастущие, которые очень быстро достигают размеров, позволяющих поедать своих собратьев. С другой стороны, в выгодном положении окажутся щурята с максимальной задержкой скорости роста, так как мелкие размеры позволяют им длительное время оставаться планктонофагами. Подобная ситуация через стабилизирующий отбор может привести к возникновению двух рас рыб.



105

Какие выделяют формы изоляции популяций и какова их эволюционная роль?

У организмов, размножающихся половым путем, вид представляет совокупность связанных между собой популяций. Пока особи разных популяций внутри вида хоть изредка могут скрещиваться между собой и давать плодовитое потомство, т.е. пока существует поток генов из одной популяции в другую, вид остается целостной системой. Однако если между отдельными популяциями или группами популяций возникнут какие-либо препятствия, затрудняющие обмен генами (изоляция), это приведет к расчленению вида. Изолированные группы популяций, отдельные популяции или изолированные части одной и той же популяции могут эволюционировать самостоятельно, что в конечном итоге может привести к возникновению новых видов. Находясь в несколько разных условиях среды и испытывая влияние постоянно действующих элементарных эволюционных факторов, изолированные популяции будут все более и более различаться по своим генофондам.

Таким образом, *изоляция* — это постоянное ограничение панмиксии, т.е. ограничение свободного скрещивания.

Выделяют два основных типа изоляции популяций: географическую и биологическую.

Географическая изоляция связана с различными изменениями в ландшафте (возникновение горных хребтов, водных барьеров, лесных массивов и т.п.). Она играет также заметную роль при расселении живых организмов, расчленяя популяции на группы и нарушая поток генов между изолированными частями. Такая изоляция оказывает особенно сильное влияние на малоподвижные виды — растения, некоторые виды животных (например, улитки) и т.п. Еще в большей степени ей подвержены сидячие водные виды. Географическая изоляция встречается и у подвижных видов, например, у птиц, в том числе и перелетных, поскольку репродуктивный период их жизни приходится на одни и те же места (например, аисты, ласточки). Географическая изоляция может также иметь место и в тех случаях, когда вид занимает достаточно обширный ареал и особи разных популяций в силу большого расстояния между ними не могут встречаться и скрещиваться. Например, ареал соболя в результате активного отстрела человеком разорван на две части, удаленные на значительное расстояние одна от другой.

Географическая изоляция имеет важное значение в видообразовании. Эволюционные преобразования в территориально разобщенных популяциях могут привести к биологической изоляции, что в дальнейшем может вести к образованию самостоятельных видов.

Биологическая изоляция, или *репродуктивная*, определяется всевозможными различиями индивидуумов внутри вида, предупреждающими скрещивание. Выделяют 3 основные формы биологической изоляции: экологическую, морфофизиологическую и генетическую.

Экологическая изоляция наблюдается, когда потенциальные партнеры по спариванию не встречаются. Это может быть в тех случаях, когда особи одной популяции имеют разные места обитания в пределах одной и той же территории (*биотопическая* изоляция) либо когда половое созревание у потенциальных партнеров по спариванию наступает неодновременно (*сезонная* изоляция).

Морфофизиологическая изоляция обусловлена особенностями строения и функционирования органов размножения, когда изменяется не вероятность встреч (как при экологической изоляции), а вероятность скрещивания. Скрещиванию препятствуют размеры особей, несоответствие в строении копулятивных аппаратов, гибель половых клеток и т.п.

Генетическая изоляция наступает тогда, когда скрещивающиеся пары имеют существенные генетические различия, например, по числу и строению хромосом, в результате чего снижается жизнеспособность зигот и зародышей, образуются стерильные потомки.

Каков эволюционный смысл изоляции популяций? Представим себе популяцию (или ее часть), которая на протяжении жизни большого числа поколений совершенно изолирована от других популяций (или другой части популяции) того же вида. Из-за отсутствия потока генов генофонд такой популяции становится самостоятельным, частота встречаемости разных аллелей в нем подобрана естественным отбором применительно к конкретным условиям обитания. Постепенно в генофонде будут возникать и накапливаться новые мутации, и естественный отбор приведет в конце концов к возникновению существенных отличий между генофондом данной популяции и генофондами других популяций этого же вида, устраняющих возможность успешного скрещивания. Популяции с различными генофондами могут стать разными видами. Таким образом, любая форма изоляции ведет к разобщению популяций (или их частей) и самостоятельному их эволюционному развитию.



106 Какие существуют способы видообразования?

Видообразование — процесс возникновения одного или нескольких новых видов на основе существовавшего ранее.

Новые виды могут возникать в условиях пространственной изоляции популяций, т.е. из популяций, занимающих разные географические ареалы. Такое видообразование называют *аллопатрическим* (от гр. *allas* — разный, *patria* — родина), или, чаще, *географическим*. В результате длительного разобщения популяций между ними может возникнуть генетическая

изоляция, сохраняющаяся даже в том случае, если они окажутся вместе. Аллопатрическое видообразование — процесс достаточно длительный. Примером может служить наличие трех подвигов синицы большой — евроазиатского, южно- и восточноазиатского. Эти подвиды занимают хорошо различимые ареалы, хотя по периферии ареалов южно-азиатские синицы еще скрещиваются с другими подвидами (это говорит о незавершенном видообразовании). Подобным образом при изменении растительного покрова в четвертичном периоде произошло разделение ареала ландыша майского на пять самостоятельных географических ареалов, находящихся на значительном расстоянии друг от друга, в которых сформировались европейская, закавказская, дальневосточная, сахалино-японская и североамериканская расы, различающиеся по ряду существенных признаков. В последующем эти расы образовали самостоятельные виды ландыша. Сохранившийся на юге Европы ландыш майский (европейская раса) вторично расселился по всей Европе.

Другим способом видообразования является *симпатрическое видообразование* (от гр. *syn* — вместе). К нему относят случаи, когда формирующийся новый вид находится в пределах ареала с материнским видом. Симпатрическое видообразование, таким образом, не связано с территориальным разобщением популяций при возникновении генетической изоляции. Примером симпатрического видообразования может служить образование сезонных рас погремка большого. На не скашиваемых лугах в природе погремков цветет все лето. Но когда регулярно начали косить траву в середине лета, погремки, цветущие в это время, не смогли давать семена. Естественным отбором, связанным с деятельностью человека, сохранялись и оставляли семена только те растения, которые цветут до скашивания или после него. Так возникли подвиды большого погремка, изолированные по срокам цветения. (Такой способ видообразования часто называют *экологическим видообразованием*.) К симпатрическому видообразованию относятся также случаи возникновения новых видов на основе полиплоидии и отдаленной гибридизации. Так, разные виды картофеля имеют хромосомные наборы 12, 24, 48, 72; хризантемы — 9, 18, 27, 36, 45, ... 90. Это дает основание считать, что эти виды образовались из исходного путем кратного

увеличения хромосом. Такие процессы хорошо моделируются в лабораторных условиях путем задержки расхождения хромосом в митозе (в результате воздействия колхицином). Полиплоиды, как правило, более жизне- и конкурентоспособны и могут вытеснять родительский вид. Кроме растений, полиплоидия как способ симпатрического видообразования известна и у некоторых животных (иглокожие, членистоногие, кольчатые черви и др.). В природе может возникать также отдаленная гибридизация между видами с последующим удвоением хромосом в геноме. По берегам реки Алдан, например, растет небольшая популяция растения рябино-кизильника, берущего начало от межвидового гибрида между рябиной и кизильником. Считается, что более 1/3 всех видов цветковых растений имеют гибридогенное происхождение. Экспериментально доказано, что таково происхождение видов сливы, пшеницы, табака, капусты, хлопчатника, мятлика, пикульника, малины, брюквы, полыни, ирисов и др.



107 Что такое микроэволюция?

Микроэволюция — эволюционные преобразования, происходящие в пределах популяций в сравнительно короткие промежутки времени (например, изменение частоты генов, гомо- и гетерозигот в популяции за несколько поколений). Иными словами, микроэволюция — это совокупность элементарных эволюционных явлений, направленно текущих в популяциях под влиянием различных эволюционных факторов.

Элементарное эволюционное явление — стойкое изменение генотипического состава популяции, т.е. совокупность необратимых генетических изменений, которые меняют эволюционные возможности популяции.

Такие генетические изменения могут возникнуть в результате действия различных эволюционных факторов и в конце концов сведутся либо к возникновению и распространению новых (ранее не существовавших в популяции) наследственных особенностей, либо к возникновению таких сочетаний генов, которые в сумме дадут совершенно новый результат в виде возникновения нового признака.

Микроэволюция, таким образом, — это процесс эволюционного преобразования популяций, приводящий к образованию внутривидовых форм и новых видов как конечного ее результата.

Учение о микроэволюции было разработано Ф. Г. Добжанским, Н. В. Тимофеевым-Ресовским, Дж. Хаксли и другими эволюционистами в 1937—1942 гг.

Ход микроэволюции можно отразить в виде схемы (рис. 38).

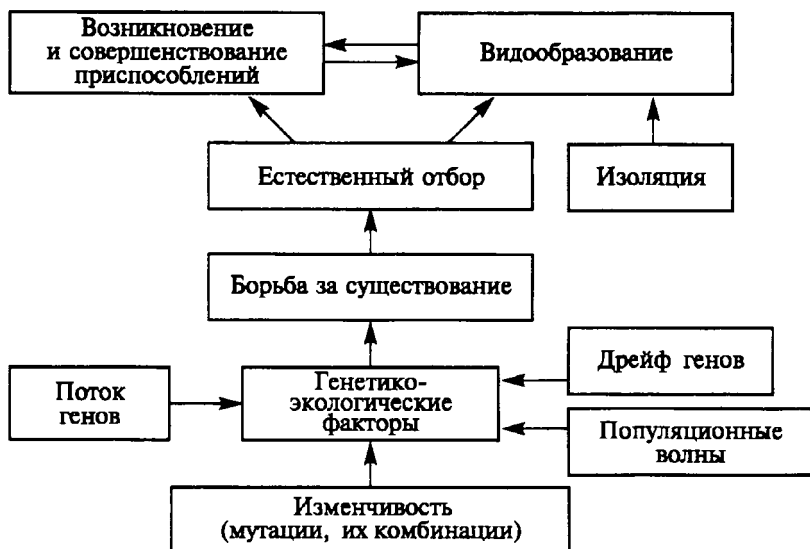


Рисунок 38. Схема микроэволюции



108

Что такое макроэволюция и каковы способы ее осуществления?

Макроэволюция — это процесс эволюционного преобразования и развития различных групп живых организмов на протяжении десятков и сотен миллионов лет. Иными словами, макроэволюция — это эволюционные преобразования живой природы на уровне выше видового (образование высших таксонов, новых органов и систем, вымирание отдельных групп и т.д.). В общем смысле макроэволюцией можно назвать развитие жизни на Земле в целом, включая и ее происхождение.

Макроэволюционным событием считается также возникновение человека, по многим признакам отличающегося от других биологических видов. Между микро- и макроэволюцией нельзя провести резкую грань, потому что процесс микроэволюции, первично вызывающий изменение популяций (вплоть до видообразования), продолжается без какого-либо перерыва и на макроэволюционном уровне внутри вновь возникших форм.

Отсутствие принципиальных различий в протекании микро- и макроэволюционных процессов позволяет рассматривать их как две стороны единого эволюционного процесса и применять для анализа процесса всей эволюции понятия, разработанные в теории микроэволюции, поскольку макроэволюционные явления (возникновение новых семейств, отрядов и других групп) охватывают десятки миллионов лет и исключают возможность их непосредственного экспериментального исследования.

Макроэволюция может осуществляться несколькими способами. Основной способ осуществления макроэволюции — *дивергенция* — расхождение признаков у родственных организмов. В основе дивергенции лежит экологическая дифференциация вида (или группы видов) на самостоятельные ветви. Различия между видами одной группы в процессе эволюции в силу изменения направления отбора все более и более углубляются. Но вместе с тем сохраняется и определенная общность признаков морфофизиологической организации. Это свидетельствует о происхождении данной группы от общего родоначального предка. При дивергенции сходство между организмами объясняется общностью их происхождения, а различия — приспособлением к разным условиям среды.

Примером дивергенции форм является возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям выюрков от одного или немногих предковых видов на Галапагосских островах. Расхождение внутривидовых форм и видов по разным местообитаниям определяется конкуренцией за одинаковые условия, выход из которых и заключается в расселении их по разным экологическим нишам. Механизм дивергентной эволюции основан на действии элементарных эволюционных факторов. В результате мутационного процесса, волн жизни, изоляции, а также борьбы за существование и естественного отбора популяции и группы популяций

приобретают и сохраняют в эволюции признаки, все более заметно отличающие их от родительского вида. В какой-то момент эволюции (этот «момент» может длиться многие поколения) накопившиеся различия окажутся настолько значительными, что приведут к распаду исходного вида на два и более дочерних. Дивергенция любого надвидового масштаба — результат действия изоляции в конечном итоге естественного отбора, выступающего в форме группового отбора (сохраняются и устраняются виды, роды, семейства и т.д.). Групповой отбор основан на отборе индивидов внутри популяции; вымирание вида происходит лишь посредством гибели отдельных особей. В результате дивергенции у родственных форм возникают *гомологичные органы* — сходные по происхождению, но отличающиеся по строению в связи с выполняемыми функциями. К гомологичным органам относятся, например, конечности наземных и водных позвоночных (тюлень, нерпа, дельфин).

Еще один способ осуществления макроэволюции — *параллелизм* (параллельное развитие) — процесс эволюционного развития в сходном направлении двух или нескольких первоначально дивергировавших групп. Например, палеонтологи очень часто обнаруживают *асинхронный параллелизм*, т.е. независимое приобретение сходных черт родственными, но живущими в разное время организмами. Примером может служить развитие саблезубости у представителей разных подсемейств кошачьих. С генетической точки зрения параллельная эволюция объясняется общностью генной структуры родственных групп и сходной ее изменчивостью.

В эволюции может наблюдаться также *конвергенция* (конвергентное развитие) — процесс эволюционного развития двух или более неродственных групп в сходном направлении. Конвергенция обусловлена одинаковой средой обитания, в которую попадают неродственные организмы. Классическим примером конвергентного развития считается возникновение сходных форм тела у акуловых (первичноводные формы), ихтиозавров и китообразных (вторичноводные формы). Конвергенция как способ эволюции групп характерна для эволюционного процесса на любом уровне: можно найти конвергенцию разных семейств, отрядов, классов. Примером конвергенции может служить стебельчатая форма тела прикрепленных донных гидробионтов с их корнеподобными

ризоидами (губки, кишечнополостные, ракообразные, иглокожие). При конвергентном развитии сходство между неродственными организмами бывает всегда только внешним (эволюционным изменениям в одном направлении подвергаются внешние признаки как результат приспособления к одинаковым условиям среды). По форме тела ихтиозавр похож на акулу и дельфина, но по таким существенным чертам строения, как строение кожных покровов, черепа, мускулатуры, кровеносной системы, дыхательной и других систем, эти группы позвоночных различны. При конвергентном способе эволюции возникают *аналогичные органы*, разные по происхождению, но близкие по внешнему строению в силу выполнения в одинаковой среде сходных функций. Например, аналогичными органами являются крылья птиц, насекомых и летучих мышей, роющие конечности у медведки (насекомое) и крота (млекопитающее), плавники у рыб и дельфинов, колючки у барбариса (листья), белой акации (прилистники), боярышника (побеги), осота (кончики проводящих жилок).



109 Что такое прогресс?

На протяжении всей истории живой природы ее развитие осуществляется от менее сложного к более сложному, от менее совершенного к более совершенному, т.е. происходила и происходит прогрессивная эволюция. Особо четко это проявляется при анализе палеонтологических данных. Если в отложениях архейской эры обнаруживаются немногочисленные остатки примитивных живых организмов, то в каждую из последующих эр и периодов строение организмов существенно усложняется. Таким образом, общий путь развития живой природы — от простого к сложному, от примитивного к более совершенному. Именно этот путь развития живой природы и обозначают термином «прогресс». Однако всегда закономерно возникает вопрос: почему же в современной фауне и флоре одновременно с высокоорганизованными существуют низкоорганизованные формы? Когда подобная проблема встала перед Ж. Б. Ламарком, он вынужден был прийти к признанию

постоянного самозарождения простых организмов из неорганической материи. Ч. Дарвин же считал, что существование высших и низших форм не представляет затруднений для объяснения, «так как естественный отбор, или выживание наиболее приспособленных, не предполагает обязательного прогрессивного развития — он только дает преимущество тем изменениям, которые благоприятны для обладающего ими существа в сложных условиях жизни... А если от этого нет никакой пользы, то естественный отбор или не будет вовсе совершенствовать эти формы, или усовершенствует их в очень слабой степени, так что они сохранятся на бесконечные времена на их современной низкой ступени организации».

К этой проблеме в начале 20-х годов XX в. обратился А. Н. Северцов. Учение о прогрессе в эволюции было в дальнейшем развито его учеником И. И. Шмальгаузенем, а также А. А. Парамоновым, А. Л. Тахтаджяном, Дж. Хаксли.

Процесс эволюции идет непрерывно в направлении максимального приспособления живых организмов к условиям окружающей среды (т.е. происходит возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками). Такое возрастание приспособленности организмов к окружающей среде А. Н. Северцов назвал *биологическим прогрессом*. Постоянное возрастание приспособленности организмов обеспечивает увеличение численности, более широкое распространение данного вида (или группы видов) в пространстве и разделение на подчиненные группы. Критериями биологического прогресса являются: 1) увеличение численности; 2) расширение ареала; 3) прогрессивная дифференциация — увеличение числа систематических групп, составляющих данный таксон. Эволюционный смысл выделенных критериев заключается в следующем: возникновение новых приспособлений снижает элиминацию особей, в результате средний уровень численности вида возрастает. Стойкое повышение численности потомков по сравнению с предками приводит к увеличению плотности населения, что в свою очередь через обострение внутривидовой конкуренции вызывает расширение ареала, этому же способствует и возрастание приспособленности. Расширение ареала приводит к тому, что вид при расселении сталкивается с новыми факторами среды, к которым необходимо приспособляться. Так происходит дифференциация вида, усиливается

дивергенция, что ведет к увеличению дочерних таксонов. Таким образом, биологический прогресс — это наиболее общий путь биологической эволюции.



110 Каковы пути достижения биологического прогресса?

Биологический прогресс достигается различными путями. А. Н. Северцов назвал их главными направлениями эволюционного процесса. В настоящее время выделяют следующие пути биологического прогресса: а р о г е н е з, а л л о г е н е з и к а т а г е н е з (по И. И. Шмальгаузену).

Арогенез — путь развития группы организмов с выходом в другую адаптивную зону под влиянием приобретения группой каких-то принципиально новых приспособлений. Такой путь достижения биологического прогресса А. Н. Северцов называл *ароморфозом*, или *морфофизиологическим прогрессом*. Арогенез характеризуется повышением организации, развитием приспособлений широкого значения, расширением среды обитания. Примером арогенеза сравнительно небольшого масштаба является возникновение и расцвет класса птиц. Проникнуть в новую адаптивную зону предки современных птиц могли лишь благодаря возникновению крыла как органа полета, совершенного четырехкамерного сердца, что значительно повысило интенсивность обменных процессов и обеспечило теплокровность, развитию отделов мозга, координирующих движение в воздухе. Все эти изменения в строении и функции органов и привели группы триасовых динозавров к арогенезу. В мире растений типичными арогенезами являются выход растений на сушу, возникновение голосеменных и покрытосеменных растений, и др. Конкретные морфофизиологические изменения, определяющие арогенез той или иной группы, называются *ароморфозами*. Типичными ароморфозами у беспозвоночных являются: половая дифференцировка, появление билатеральной организации, трахейной системы дыхания, цефализация центральной нервной системы, переход на легочное дыхание; у млекопитающих — разделение сердца на правую и левую половины с дифференциацией двух кругов кровообращения, увеличение рабочей емкости легких и др. Следствием этих ароморфозов

является более совершенное окисление крови и обильное снабжение органов кислородом, а значит, и интенсификация функций органов. Дифференцировка и специализация органов пищеварения приводят к более полному использованию питательных веществ, что способствует усилению процессов обмена веществ, повышению общей активности, возникновению теплокровности, усилению активности двигательных органов и усовершенствованию их конструкции. Все эти и другие ароморфозы связаны между собой, а арогенные признаки оказываются полезными в самых разных условиях существования. Например, обладание животными подвижными конечностями открывает возможности их многообразного использования в пустыне, в лесу, в долине, в горах, в воде, для рытья почвы и т.д. Такие ароморфозы, как образование поперечно-полосатой мускулатуры, развитие ходильных конечностей и крыльев у насекомых, открыли перед ними возможности завоевания суши и частично воздуха (по сравнению с жабернодышащими членистоногими). Крупными ароморфозами в развитии растений были: возникновение эпидермиса, устьиц, проводящей и механической системы, закономерная смена поколений в цикле развития, образование цветков, плодов и т.д. Ароморфозы формируются на основе наследственной изменчивости и естественного отбора и являются приспособлениями широкого значения. Они дают преимущества в борьбе за существование и открывают возможности освоения новой, прежде недоступной среды обитания.

Аллогенез — развитие группы внутри одной адаптивной зоны с возникновением большого числа близких форм, различающихся приспособлениями одного масштаба. Этот путь достижения биологического прогресса связан с проникновением организмов в какие-либо узкие (дифференцированные) условия среды в результате развития частных приспособлений. Такие частные приспособления называют *алломорфозами*, или *идиоадаптациями*.

В отличие от ароморфозов алломорфозы открывают перед организмами возможность прогрессивного развития без повышения уровня морфофизиологической организации. Например, благодаря возникновению различных алломорфозов млекопитающие смогли распространиться не только в различных географических зонах (от тропиков до ледяных пустынь), но

и освоить самые разнообразные условия среды (на поверхности суши, в воде, почве, частично в воздухе). Это существенно снизило конкуренцию между видами за пищу, места обитания, причем уровень организации остался тем же. Для видов, семейств, отрядов млекопитающих характерны типичные признаки этого класса: теплокровность, живорождение, выкармливание потомства молоком и т.д.

Катагенез — особый путь эволюции, связанный с проникновением организмов в более простую среду обитания и резким упрощением строения и образа жизни. Этот путь достижения биологического прогресса А. Н. Северцов обозначил термином «*общая дегенерация*». Например, у видов, обитающих в пещерах, происходит редукция органов зрения, депигментация, снижается активность передвижения. Примерами катагенеза является также возникновение паразитических форм. У растений-паразитов снижается активность фотосинтеза, наблюдается редукция листьев. У паразитических ленточных червей нет кишечника, слабо развита нервная система.

Упрощение организации вовсе не означает вымирание данной группы. Напротив, большинство видов паразитических организмов процветает, т.е. находится в состоянии биологического прогресса.



111 Что такое биологический и морфофизиологический регресс?

Биологический регресс — явление, противоположное биологическому прогрессу. Он характеризуется обратными признаками: снижением численности особей, сужением ареала, постепенным или быстрым уменьшением видового многообразия группы. Биологический регресс может привести вид к вымиранию. Общая причина биологического регресса — отставание темпов эволюции группы от скорости изменения внешней среды. Эволюционные факторы действуют непрерывно, в результате чего происходит совершенствование приспособлений к изменяющимся условиям среды. Однако когда условия изменяются очень резко (очень часто благодаря непродуманной деятельности человека), виды не успевают

сформировать соответствующие приспособления. Это приводит к сокращению численности видов, сужению их ареалов, угрозе вымирания. В состоянии биологического регресса находятся многие виды, например, крупные млекопитающие, такие как уссурийский тигр, гепард, белый медведь и др.

Морфофизиологический регресс — это упрощение в строении организмов того или иного вида в результате мутаций. Приспособления, формирующиеся на базе таких мутаций, могут при соответствующих условиях вывести группу на путь биологического прогресса, если она попадает в более узкую среду обитания.

112 Как сочетаются и изменяются направления эволюции?

В эволюции происходит закономерная смена одних направлений эволюции другими (рис. 39). В пределах конкретной естественной монофилетической (имеющей общее происхождение) группы организмов за период арогенеза всегда следует период возникновения частных приспособлений — аллогенез. Эта смена путей достижения биологического прогресса характерна для всех групп и называется законом Северцова. Этот закон может быть выведен из теории естественного отбора. Если сравнить частоту возникновения арогенезов и аллогенезов, то

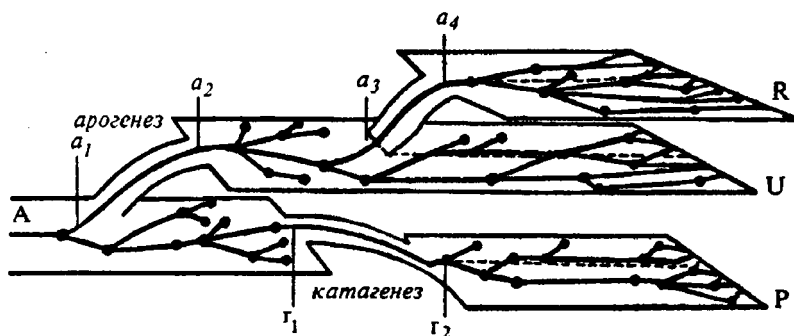


Рисунок 39. Схема соотношений арогенезов, аллогенезов и катагенезов. Восходящие ленты — арогенезы (a_1-a_2 ; a_3-a_4), горизонтальные площадки A, U, R изображают последующую дивергенцию в различных аллогенных направлениях; нисходящая лента — катагенез (r_1-r_2). Площадка P изображает дивергенцию в аллогенных направлениях

можно заметить, что первые характерны для возникновения крупных групп организмов в эволюции — типов, отделов, отдельных отрядов, иногда семейств. Другими словами, арогенезы появляются значительно реже, чем аллогенезы (определяющие появление отдельных видов, родов).

Каждая крупная естественная группа организмов начинает свое существование арогенезами, которые, в частности, обеспечивают и завоевание новой среды. Достигнув на пути арогенных преобразований нового этапа развития, новой организации, естественная группа организмов расселяется в различные местообитания, после чего начинается процесс развития частных приспособлений. Объясняется это тем, что арогенезы не ограничены узкой средой. Они имеют универсальное значение. Следовательно, на основе одних и тех же арогенезов могут возникнуть различные «надстройки», т.е. приспособления к частным условиям (аллогенезы). Так как арогенные черты надолго сохраняют свое значение, то становится понятной относительная редкость арогенных преобразований.

Например, расцвет рептилий в ходе исторического развития вызвал различные преобразования у оставшихся амфибий, испытавших дальнейшую дивергентную дифференцировку. Одна группа (хвостатые амфибии) живет теперь в воде или на суше, другая (бесхвостые) сохранила хвост только в личиночном состоянии, ведя образ водно-наземной жизни, третья (безногие амфибии) — обитает в почве. Таким образом, стегоцефалы путем арогенеза дали рептилий, а путем аллогенезов — современных амфибий. Группа безногих амфибий приобрела облик червеобразных форм, лишенных конечностей и хвоста (червяга). Хвостатые частично сохраняют пожизненные жабры, малоподвижные конечности и хорошо приспособленный к плавательным функциям хвост (тритоны). Бесхвостые амфибии приобрели сильные подвижные, в особенности задние, конечности (лягушки). Эта последняя группа пошла по пути завоевания суши, конечно, в пределах возможного, т.е. не слишком далеко от водоемов и во влажных лесах. Все эти формы экологически разошлись, конкуренция стала слабее, а биологический потенциал повысился.

Аллогенезы могут сменяться также катагенезом, и тогда биологический прогресс достигается благодаря морфофизиологическому регрессу.



В протерозойскую эру (около 1 млрд лет назад) ствол древнейших эукариот разделился на несколько ветвей, от которых возникли растения, грибы и животные.

Многоклеточные водоросли явились исходной ветвью для наземных листостебельных растений. В конце силурийского периода палеозойской эры в связи с интенсивными горообразовательными процессами и сокращением площади морей часть водорослей, оказавшись в новых условиях среды (в мелких водоемах и на суше), погибла. Другая часть в результате разнонаправленной изменчивости и адаптации к наземной среде приобрела признаки, способствовавшие выживанию в новых условиях. Такими признаками у первых наземных растений — риниофитов — являются дифференцировка тканей на покровные, механические и проводящие и наличие оболочки у спор. Выход растений на сушу был подготовлен деятельностью бактерий и цианобактерий, которые при взаимодействии с минеральными веществами образовали на поверхности суши почвенный субстрат.

В девонском периоде на смену риниофитам пришли плауны, хвощи и папоротники, также размножающиеся спорами и предпочитающие влажную среду. Их появление сопровождалось возникновением вегетативных органов, что повышало эффективность функционирования отдельных частей растений и обеспечивало их деятельность как целостной системы.

В каменноугольном периоде (карбоне) появляются первые голосеменные, возникшие от древних семенных папоротников. Возникновение семенных растений имело большое значение для дальнейшего развития растительного мира, так как половой процесс стал независимым от наличия капельножидкой среды.

Возникшие семенные растения могли обитать в более сухом климате. В пермском периоде климат во многих районах Земли стал более сухим и холодным, древовидные споровые растения, достигшие своего расцвета в карбоне, вымирают. В этот же период начался расцвет голосеменных, господствовавших в мезозойскую эру. Эволюция наземных растений пошла по пути все большей редукции гаплоидного поколения (гаметофита) и преобладания диплоидного поколения (спорофита).

В меловой период произошел следующий крупный шаг в эволюции растений — появились покрытосеменные растения. Первые представители этой группы растений были кустарниками или низкорослыми деревьями с мелкими листьями. Затем довольно быстро покрытосеменные достигли огромного разнообразия форм со значительными размерами и крупными листьями.

Приобретение различных приспособлений для опыления цветков и распространения плодов и семян позволило покрытосеменным занять в кайнозое господствующее положение в растительном мире.

Основные особенности эволюции растительного мира:

1) постепенный переход к доминирующему положению спорофита над гаметофитом в цикле развития;

2) выход на сушу, дифференциация тела на органы (корень, стебель, лист) и дифференциация тканей (проводящие, механические, покровные);

3) переход от наружного оплодотворения к внутреннему; возникновение двойного оплодотворения;

4) возникновение семян, содержащих запас питательных веществ и защищенных от воздействия неблагоприятных условий среды семенными покровами (и стенками околоплодника у покрытосеменных);

5) совершенствование органов размножения и перекрестного оплодотворения у покрытосеменных параллельно с эволюцией насекомых;

6) возникновение разнообразных способов распространения плодов и семян.



История эволюции животных изучена наиболее полно в связи с тем, что многие из них обладают скелетами и поэтому лучше сохраняются в окаменелых остатках.

Животные происходят от одноклеточных организмов через колониальные формы. Первыми многоклеточными животными были, вероятно, кишечнополостные. Древние кишечнополостные дали начало плоским червям, которые являются трехслойными животными с двусторонней симметрией тела.

От древних ресничных червей произошли первые вторичнополостные животные — кольчатые черви. Древние морские многощетинковые, вероятно, послужили основой для возникновения типов членистоногих, моллюсков и хордовых.

Самые древние следы животных относятся к до кембрию (около 700 млн лет назад). В кембрийском и ордовикском периодах преобладают губки, кишечнополостные, черви, иглокожие, трилобиты, появляются моллюски.

В позднем кембрии возникают бесчелюстные панцирные рыбы, а в девоне — челюстные рыбы. Для этих животных характерны наличие двусторонней симметрии, третьего зародышевого листка, полости тела, внутреннего (хордовые) твердого скелета, прогрессирующая способность к активному передвижению, обособление переднего конца тела с ротовым отверстием и органами чувств, постепенное совершенствование центральной нервной системы.

От первых челюстноротых возникли лучеперые и кистеперые рыбы. Кистеперые имели в плавниках опорные элементы, из которых позже развились конечности наземных позвоночных. Наиболее важные ароморфозы в этой линии эволюции — развитие из жаберных дуг подвижных челюстей (обеспечивали активный захват добычи), развитие из кожных складок плавников, а затем формирование поясов парных грудных и брюшных конечностей (увеличивали маневренность движений в воде). Двоякодышащие и кистеперые рыбы посредством плавательных пузырей, имеющих связь

с пищеводом и снабженных системой кровеносных сосудов, могли дышать атмосферным кислородом.

От кистеперых рыб берут начало первые наземные животные — стегоцефалы. Стегоцефалы разделились на несколько групп амфибий, которые достигли расцвета в карбоне. Выход на сушу первых позвоночных животных был обеспечен преобразованием плавников в конечности наземного типа, воздушных пузырей — в легкие.

От стегоцефалов также ведут свое начало истинно наземные животные — рептилии, завоевавшие сушу к концу пермского периода. Освоение суши пресмыкающимися обеспечили сухие ороговевшие покровы, внутреннее оплодотворение, богатые желтком яйцеклетки, защитные оболочки яиц, предохраняющие эмбрионы от высыхания и других воздействий среды.

Среди рептилий выделилась группа динозавров, давшая начало млекопитающим. Первые млекопитающие появились в триасовом периоде мезозойской эры. Позднее, также от одной из ветвей пресмыкающихся, произошли зубатые птицы (*археоптерикс*), а затем — современные птицы. Для птиц и млекопитающих характерны такие черты, как теплокровность, четырехкамерное сердце, одна дуга аорты (создает полное разделение большого и малого кругов кровообращения), интенсивный обмен веществ.

В конце мезозоя появляются плацентарные млекопитающие, для которых основными прогрессивными особенностями стали появление плаценты и внутриутробного развития плода, вскармливание детенышей молоком, развитая кора головного мозга. В начале кайнозойской эры от насекомоядных обособился отряд приматов, эволюция одной из ветвей которого привела к возникновению человека.

Параллельно эволюции позвоночных шло развитие беспозвоночных животных. Переход от водной к наземной среде обитания осуществился у паукообразных и насекомых на основе совершенного твердого наружного скелета, членистых конечностей, органов выделения, нервной системы, органов чувств и поведенческих реакций, появления трахейного и легочного дыхания. Среди моллюсков выход на сушу наблюдался значительно реже и не приводил к такому разнообразию видов, какое наблюдается у насекомых.

Основные особенности эволюции животного мира:

- 1) прогрессивное развитие многоклеточных и, как следствие, специализация тканей и всех систем органов;
- 2) свободный образ жизни, который определил выработку различных механизмов поведения, а также относительную независимость онтогенеза от колебаний факторов окружающей среды;
- 3) возникновение твердого скелета: наружного у некоторых беспозвоночных (членистоногие) и внутреннего у хордовых;
- 4) прогрессивное развитие нервной системы, которое стало основой для возникновения условно-рефлекторной деятельности.



115 Каково положение человека в системе животного мира?

Еще в античное время человек признавался «родственником» животных. К. Линней в своей «Системе природы» поместил его вместе с высшими и низшими обезьянами в один отряд приматов. Ч. Дарвин на многочисленных примерах в специальном труде «Происхождение человека и половой отбор» показал близкое родство человека с высшими антропоидными обезьянами.

Человек разумный (Homo sapiens) относится к типу Хордовых, подтипу Позвоночных, классу Млекопитающих, подклассу Плацентарных, отряду Приматов, семейству Гоминид.

У человека (как у всех хордовых) на ранних этапах эмбрионального развития внутренний скелет представлен хордой, полость глотки содержит жаберные щели, нервная трубка закладывается на спинной стороне, тело имеет двустороннюю симметрию.

По мере развития эмбриона хорда у человека заменяется на позвоночный столб, формируются череп и челюстной аппарат, две пары свободных конечностей, сердце развивается на брюшной стороне, головной мозг состоит из пяти отделов. Эти признаки определяют принадлежность человека к подтипу *Позвоночных*.

Наличие волос на поверхности тела, пяти отделов позвоночника, сальных, потовых и млечных желез, диафрагмы,

четырёхкамерного сердца, сильноразвитая кора головного мозга и теплокровность свидетельствуют о принадлежности человека к классу *Млекопитающих*.

Развитие плода в теле матери и питание его через плаценту — особенности, характерные для подкласса *Плацентарных*.

Наличие передних конечностей хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), способности кисти к пронации и супинации, хорошо развитых ключиц, ногтей на пальцах, одной пары сосков млечных желез, замена молочных зубов на постоянные в онтогенезе, рождение, как правило, одного детеныша позволяют отнести человека к *Приматам*.

Более частные признаки, такие как сходная структура мозгового и лицевого отделов черепа, хорошо развитые лобные доли головного мозга, большое число извилин на полушариях головного мозга, наличие аппендикса, исчезновение хвостового отдела позвоночника, развитие мимической мускулатуры, четыре основные группы крови, сходство по резус-фактору и другие признаки сближают человека с человекообразными обезьянами. Антропоиды также болеют многими инфекционными болезнями, присущими человеку (туберкулез, брюшной тиф, детский паралич, дизентерия, СПИД и др.). У шимпанзе встречается болезнь Дауна, возникновение которой, как и у человека, связано с присутствием в кариотипе животного третьей хромосомы по 21-й паре. Близость человека к антропоидам прослеживается и по другим признакам.

В то же время между человеком и животными, в том числе и человекообразными обезьянами, существуют коренные отличия. Только человек имеет истинное прямохождение. В силу вертикального положения скелет человека имеет четыре резких изгиба позвоночника (два лордоза и два кифоза), опорную сводчатую стопу с сильно развитым большим пальцем, плоскую грудную клетку.

Гибкая кисть руки — органа труда — способна выполнять самые разнообразные и высокоточные движения. Мозговой отдел черепа значительно преобладает над лицевым. Площадь коры больших полушарий составляет в среднем 1250 см^2 , а объем головного мозга — $1000\text{—}1800 \text{ см}^3$, что значительно выше, чем у человекообразных обезьян. Человеку присуще сознание и образное мышление, с чем связана такая деятельность, как конструирование, живопись, литература,

наука. Наконец, только люди могут общаться друг с другом при помощи речи. Эти особенности строения, жизнедеятельности и поведения человека — результат эволюции его животных предков.



116

Что такое антропогенез, кто были предки человека и каковы основные этапы его эволюции?

Антропогенез (греч. *anthropos* — человек и *genesis* — происхождение, возникновение) — происхождение и эволюция человека, становление его как вида в процессе формирования общества.

Антропогенезом называют также соответствующий раздел антропологии (науки о человеке).

Предполагают, что ближайшим общим предком человека и антропоморфных обезьян была группа *дриопитеков* (древесных обезьян), обитавших 25—30 млн лет назад. Имеется много косвенных данных, подтверждающих подобное предположение. Способность человеческой руки вращаться во все стороны благодаря шаровидному суставу плечевой кости могла возникнуть только у древесной формы, а не у бегущих по земле четвероногих животных. Только человек и приматы обладают способностью к вращению предплечья внутрь и наружу, а также хорошо развитой ключицей. У человека и обезьян на кистях и стопах развиты кожные узоры, которые имеются только у древесных млекопитающих.

Древесная жизнь способствовала совершенствованию сложных и тонко скоординированных движений, столь характерных для обезьян, обитающих на деревьях. Хорошо развитая хватательная функция кисти явилась предпосылкой к манипулированию предметами и превращению кисти в руку человека. Жизни на деревьях благоприятствовала малая плодовитость крупных обезьян, у которых высоко развита забота о потомстве благодаря стадному образу жизни и тесной связи матери и детеныша.

Таким образом, обезьяноподобные предки человека обладали признаками, которые, совершенствуясь, давали преимущество в естественном отборе: развитие хватательной

Особенности основных стадий эволюции человека

Временные границы	Этапы антропогенеза	Характерные черты развития
100–35 тыс. лет	Стадия неоантропа (кроманьонца). Вид Человек разумный — <i>Homo Sapiens</i>	Формирование облика современного человека. Возникновение общества. Одомашнивание растений и животных
500–200 тыс. лет	Стадия палеоантропа (неандертальца). Вид Человек неандертальский — <i>Homo neanderthalensis</i>	Объем головного мозга 1200–1600 см ³ . Высокая культура изготовления орудий труда. Совершенствование речи и племенных отношений
2–0,4 млн лет	Стадия архантропа (питекантропа) Вид Человек прямоходящий — <i>Homo erectus</i> . (питекантроп — о. Ява; синантроп — Китай, атлантроп — Африка, гейдельбергский человек — Европа).	Объем мозга 800–1200 см ³ . Формирование речи. Овладение огнем. Переходная стадия к формированию типа современного человека.
2,4–1,6 млн лет	Вид Человек умелый — <i>Homo habilis</i>	Объем мозга 500–800 см ³ . Изготовление первых орудий труда (галечная культура)
4,2–1,9 млн лет	Стадия протантропа. Австралопитеки — предшественники людей	Переходная форма обезьяны к человеку. Прямоходящие. Использование примитивных «орудий» (палки, камни, кости). Дальнейшее развитие стадности
30–25 млн лет	Общие предки человекообразных обезьян и людей — дриопитеки	Древесный образ жизни. Стадность.

конечности способствовало возникновению прямохождения; хорошо развитый головной мозг стимулировал усложнение поведения; стадный образ жизни со сложно организованной структурой общества способствовал развитию средств коммуникации и в конечном итоге привел к возникновению членораздельной речи.

Примерно 25 млн лет назад произошло разделение дриопитеков на две ветви, которые в дальнейшем привели к возникновению двух семейств: *понгид*, или *антропоморфных обезьян* (гиббон, горилла, орангутан, шимпанзе), и *гоминид*, давших начало возникновению человека.

Понгиды, оставаясь жить в лесу, сохранили древесный образ жизни. Предки же гоминид начали осваивать открытые пространства. Предпосылкой для такого перехода была уже приобретенная способность к наземному обитанию, использование различных предметов для добычи пищи и защиты и тем самым освобождение рук от участия в передвижении, развитие хождения на двух ногах.

Становление человека как биологического вида проходило через четыре основных этапа — предшественник человека (протантроп); древнейший человек (архантроп); древний человек (палеоантроп); человек современного типа (неоантроп) (см. табл. 6).



117 Каковы движущие силы эволюции человека?

Историческое развитие человека происходило под влиянием тех же факторов биологической эволюции, что и остальных видов живой природы. Однако для антропогенеза недостаточно действия одних биологических факторов. Антропогенез сопровождается социальными факторами.

Факторы антропогенеза

Биологические

- 1) мутации
- 2) популяционные волны
- 3) дрейф генов
- 4) изоляция
- 5) борьба за существование
- 6) естественный отбор

Социальные

- 1) трудовая деятельность
- 2) общественный образ жизни
- 3) речь
- 4) мышление
- 5) культура

На ранних этапах эволюции человека преобладали биологические движущие силы. Решающее значение имел отбор на лучшую приспособляемость к меняющимся условиям среды, отбор особей, способных к изготовлению примитивных орудий труда, позволяющих им добывать пищу и защищаться от врагов. Позднее (на стадии австралопитеков) объектом отбора становится стадность и связанные с ней относительно

развитые формы общения. В борьбе за существование выживали группы особей (семьи), которые сообща могли противостоять неблагоприятным факторам среды. Индивидуальный отбор на основе избирательной элиминации (гибели) формировал морфофизиологические особенности организации человеческого типа (прямохождение, развитая кисть руки, крупный мозг), а групповой отбор совершенствовал социальную ориентацию, т.е. формы отношений в стаде.

Главной движущей силой эволюции человека, начиная с момента возникновения древнейших людей и до появления человека современного типа, была трудовая деятельность. На эту особенность эволюции человека обратил внимание Ф. Энгельс в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека». Освобождение руки от функции опоры, по мнению Ф. Энгельса, было необходимым условием ее дальнейшего совершенствования. Рука стала совершенно особым органом защиты и нападения, действующим на расстоянии с помощью различных предметов. Кроме того, древнейший человек постепенно стал использовать руку для изготовления орудий труда. В процессе изготовления и употребления орудий труда рука совершенствовалась функционально и морфологически, что оказало влияние на весь организм. Результатом трудовой деятельности явились морфофизиологические особенности человека, высокоразвитая центральная нервная система, разделение функций нижних и верхних конечностей, высокоспециализированная рука. Кроме того, труд способствовал сплочению древних людей в коллективы, т.е. созданию общества взамен стада.

Общественный труд оказал большое влияние на развитие мозга и органов чувств. В ходе совместной трудовой деятельности возникала жизненная необходимость в обмене информацией. В процессе эволюции у предков современного человека произошли такие изменения голосового аппарата и мозга, которые способствовали появлению речи.

Трудовая деятельность, коллективный труд и связанная с ним членораздельная речь сделали необходимым условием жизни людей передачу накопленного опыта следующим поколениям. Преимущество перед другими получили племена, которые не только поддерживали физически сильных особей, но и сохраняли престарелых членов общества — хранителей

информации о способах выживания и деятельности в различных условиях (охотников, мастеров по выделке шкур, изготовлению орудий труда, знатоков лекарственных растений и т.д.). Если особенности строения и физиологии человека передаются по наследству на основе генетической информации, то социальная информация передается с помощью слова и обучения и определяет духовный облик индивидуума. Каждое взрослое поколение передает по наследству опыт, знания, духовные ценности в процессе воспитания и образования.

В современном человеческом обществе действие биологических факторов эволюции претерпело значительные изменения. Полностью исключена в человеческом обществе внутривидовая борьба за существование. Утратил свое ведущее значение естественный отбор, который в основном выполняет стабилизирующую функцию (поддерживает признаки вида человек разумный). Популяционные волны могут сказываться только в малонаселенных регионах, так как численность человеческой популяции не подвержена значительным колебаниям. Изоляция также теряет свое значение — нарушение изоляционных барьеров ведет к обогащению генофонда популяций.

Сохранил свое значение мутационный процесс. Мутации изменяют генотипический состав населения и совместно с комбинационной изменчивостью обеспечивают полиморфизм популяций. Ослабляющее действие естественного отбора может способствовать накоплению в популяциях вредных мутаций, ведущих к снижению жизнеспособности особей. Это обстоятельство необходимо учитывать в разных областях человеческой деятельности, и прежде всего в охране окружающей среды.



118 **Какие основные расы выделяют внутри вида человек разумный, каковы причины их возникновения и доказательства единства?**

Человечество в настоящее время представлено одним видом *Homo sapiens* (Человек разумный). Однако этот вид неоднороден. Он полиморфный и состоит из трех больших и множества мелких переходных рас — биологических групп, отличающихся

мелкими морфологическими признаками. К таким признакам относятся: тип и цвет волос, цвет кожи, глаз, форма носа, губ, лица и головы, пропорции тела и конечностей.

Расы появились в результате расселения и географической изоляции предков современных людей в разных природно-климатических условиях. Расовые признаки наследственны. Они возникли в далеком прошлом под непосредственным влиянием среды и носили адаптивный характер. Выделяют следующие большие расы.

Негроидная (австрало-негроидная или экваториальная) раса характеризуется темным цветом кожи, курчавыми или волнистыми волосами, широким и мало выступающим носом, толстыми губами и темными глазами. До эпохи колонизации была распространена в Африке, Австралии и на островах Тихого океана.

Европеоидная (евроазиатская) раса отличается светлой или смуглой кожей, прямыми или волнистыми волосами, хорошим развитием волосяного покрова на лице у мужчин (борода и усы), узким выступающим носом, тонкими губами. Представители этой расы расселены в Европе, Северной Африке, Передней Азии и Северной Индии.

Для *монголоидной (азиатско-американской) расы* характерны смуглая или светлая кожа, прямые, часто жесткие волосы, уплощенное широкое лицо с сильно выступающими скулами, средняя ширина губ и носа, заметное развитие эпикантуса (кожная складка над верхним веком во внутреннем углу глаза). Первоначально эта раса заселяла Юго-Восточную, Восточную, Северную и Центральную Азию, Северную и Южную Америку.

Хотя большие расы заметно отличаются друг от друга по комплексу внешних признаков, они связаны между собой рядом промежуточных типов, незаметно переходящих один в другой.

Как уже отмечалось выше, расовые особенности наследственны, и, по-видимому, часть из них в прошлом носила адаптивный характер. Так, темная кожа негроидов предохраняла организм от ярких солнечных лучей; в курчавых волосах создаются воздушные прослойки, защищающие от жары. Широкий нос и толстые вздутые губы с большой поверхностью слизистых оболочек способствуют быстрому испарению влаги

с высокой теплоотдачей. Светлая кожа европеоидов пропускает ультрафиолетовые лучи и этим способствует синтезу витамина D, предохраняя человека от рахита. Узкий выступающий нос способствует согреванию вдыхаемого воздуха. Некоторые признаки монголоидов являются результатом адаптации к суровому, часто с пылевыми бурями климату Центральной Азии.

О биологическом единстве человеческих рас свидетельствуют:

1) отсутствие генетической изоляции и неограниченные возможности скрещиваний с образованием плодовитого потомства;

2) равноценность рас в биологическом и психологическом отношении при нахождении их на одном и том же уровне эволюционного развития;

3) наличие переходных рас между большими расами, совмещающими признаки двух соседних;

4) дополнительным доказательством служит локализация на втором пальце кожных узоров типа дуг (у человекообразных обезьян — на пятом); у всех представителей рас — одинаковый характер расположения волос на голове и другие морфофизиологические признаки.



119

Что такое социал-дарвинизм и расизм и в чем заключается их несостоятельность?

После опубликования эволюционной теории Ч. Дарвина и распространения идей дарвинизма стали предприниматься попытки перенести закономерности, вскрытые Ч. Дарвиным в живой природе, на человеческое общество. Некоторые ученые стали допускать, что в современном человеческом обществе борьба за существование является движущей силой развития. Эти взгляды, носящие название *социал-дарвинизма*, развиваются до настоящего времени некоторыми западными социологами. При этом социальные конфликты объясняются действием естественных законов природы.

Социал-дарвинисты считают, что идет отбор более ценных людей, а социальное неравенство в обществе — следствие

биологического неравенства людей, которое контролируется естественным отбором. Социал-дарвинизм, например, предсказывает вырождение народов развитых стран, так как там наблюдается сокращение рождаемости по сравнению с малоразвитыми странами.

Таким образом, социал-дарвинизм применяет законы эволюции природы к общественным явлениям человеческого общества и по своей сущности является антинаучным учением, поскольку неправомерно перенесение закономерностей, действующих на одном уровне организации материи, на другой.

С социал-дарвинизмом сближается *расизм* — совокупность антинаучных концепций, основу которых составляют положения о физической и психической неравноценности человеческих рас и о решающем влиянии расовых различий на историю и культуру общества, об исконном разделении людей на «высшие» и «низшие» расы, из которых первые якобы являются единственными создателями цивилизации, призванными к господству, а вторые не способны к созданию и даже освоению высокой культуры и обречены на эксплуатацию.

Приверженцы расизма считают, что разные расы имеют происхождение от разных видов людей (от людей типа кроманьонцев, неандертальцев, синантропов и австралопитеков) и поэтому они биологически неравноценны. С помощью деления рас на «высшие» и «низшие» приверженцы расизма оправдывают социальную несправедливость. Идеологи расизма оправдывали жестокую колонизацию народов Африки и Азии, уничтожение «высшей» нордической расой фашистской Германии представителей других рас.

Антинаучность основ расизма доказана большим числом неопровержимых фактов, которые свидетельствуют о единстве происхождения всего человечества, принадлежащего к одному биологическому виду. У людей всех рас нормально развиты все органы и характерные признаки, в том числе мозг. Они способны к мышлению, психической деятельности, культурному развитию. А различия в уровне цивилизации отдельных народов обусловлены не биологическими особенностями рас, а историческими и социально-экономическими факторами, особенностями культурного развития.

Глава шестая

Биосфера и научно-технический прогресс



120 Что такое биосфера и каковы ее границы?

Представление о том, что живые существа нашей планеты взаимодействуют с внешней средой и изменяют ее, возникло давно. Термин «биосфера» предложил в 1875г. австрийский геолог Э. Зюсс в связи с изучением геологических оболочек планеты Земля. Учение о биосфере создал русский ученый-геохимик академик В. И. Вернадский. Первая его книга «Биосфера», в которой излагались основы учения, была опубликована в 1926 г. в Ленинграде. В. И. Вернадский назвал биосферой ту оболочку Земли, в формировании которой живые организмы играли и играют основную роль. *Биосфера* — оболочка Земли, населенная живыми организмами, активно ее преобразующими. Вообще В. И. Вернадский различал семь типов веществ, среди которых:

1) живое вещество, образованное совокупностью организмов;

2) биогенное вещество, создаваемое в процессе жизнедеятельности организмов (газы атмосферы, торф каменный уголь, нефть и др.);

3) косное (неживое) вещество, образуемое без участия живых организмов;

4) биокосное вещество — результат жизнедеятельности организмов и абиогенных процессов (почва и др.).

Главная роль в геохимических и энергетических процессах, протекающих в биосфере, отводится живому веществу. *Живое вещество*, по В. И. Вернадскому, — *совокупность всех живых организмов планеты, в данный момент существующая, численно выраженная в элементарном химическом составе, массе, энергии.* Это вещество активно, так как связано с окружающей средой биогенным потоком атомов при осуществлении процессов питания, дыхания, размножения. Таким образом, жизнедеятельность организмов — это мощный геологический

процесс планетарного характера. Миграция химических элементов из организма в среду и обратно осуществляется непрерывно. Эта миграция была бы невозможной, если бы элементарный химический состав организмов не был близок химическому составу земной коры. В. И. Вернадский писал: «Организм имеет дело со средой, к которой он не только приспособлен, но которая приспособлена к нему».

Благодаря растениям, осуществляющим процесс фотосинтеза, в биосфере создаются сложные органические молекулы с большими запасами заключенной в них энергии. Таким образом, живое вещество выступает в качестве аккумулятора и трансформатора связанной лучистой энергии Солнца. В перемещении энергии принимают участие все живые организмы благодаря их размножению и росту. Скорость размножения, по В. И. Вернадскому, — это скорость передачи в биосфере геохимической энергии.

Элементарной структурной и функциональной единицей биосферы является *биогеоценоз*, т.е. сообщество популяций разных видов, взаимодействующих друг с другом (биоценоз) и с неорганической средой обитания (биотопом). Именно в биогеоценозе организмы и среда способны осуществлять *биологический круговорот веществ* — основу бесконечности жизни на планете. В ходе осуществления биологического круговорота ограниченными запасами химических веществ придано свойство бесконечного, так как они находятся в непрерывном круговом обращении. Круговорот веществ в виде *биогеохимических циклов* — необходимое условие существования на земном шаре экологической системы планетарного масштаба — биосферы. Весь круговорот веществ, совершаемый в масштабах биосферы, поток энергии, проходящий через нее, обязан одному источнику — Солнцу. Между величинами поступающей солнечной энергии и количеством образуемого живого вещества установилась тесная зависимость. Таким образом, неразрывная связь планеты и организма имеет не только качественную, но и количественную сторону. «Планета и организм неразрывно количественно связаны», — писал В. И. Вернадский. В. И. Вернадский заложил основы современных научных и философских представлений о планетарном и космическом значении жизни, о взаимосвязи и взаимодействии живой и неживой природы.

Протяженность биосферы в пределах трех оболочек Земли — литосферы, гидросферы и атмосферы — неодинаковая. Так, в литосфере — верхнем твердом слое Земли — область биосферы не опускается ниже 3—4 км. Наибольшая плотность живого вещества в литосфере отмечается в поверхностном слое земной коры — в почве. Гидросфера представляет собой совокупность океанов, морей, озер, рек и ледяных покровов. Она образует прерывистую водную оболочку Земли. Живые организмы населяют всю толщу Мирового океана, вплоть до максимальных ее глубин; однако наибольшее их количество приходится на поверхностные слои и побережье. В атмосфере — воздушной оболочке Земли, имеющей мощность 3 тыс. км, область биосферы охватывает лишь ее нижний слой — тропосферу. Физическим пределом распространения жизни в атмосфере является нижняя граница озонового слоя, т.е. 15 км. Таким образом, наибольшая концентрация живого вещества отмечается в зонах контакта и активного взаимодействия всех трех оболочек Земли.



121

Какова концентрация живого вещества в различных структурах биосферы?

По характеру, организации и условиям жизнедеятельности организмов следует различать два основных структурных типа биосферы: *континентальный* и *океанический*.

Континентальная часть биосферы — суша — занимает 148 млн км², или 29 %, *океаническая* — 361 млн км², или 71 %. В океанической части биосферы сосредоточено 98 % природных вод земной коры. Только 2 % гидросферы приходится на пресные воды, из которых большая часть заключена в ледниках. Особенностью наземной части биосферы является ее крайняя неоднородность, выражающаяся в наличии *широтной* и *высотной зональности*.

Широтная зональность определяется тем, что кроме солнечной энергии, CO₂ и минеральных веществ для развития растений, образующих первичное органическое вещество, необходимы вода (влажность) и тепло. В разных зонах планеты соотношение между величинами получаемого тепла и влаги

различно, что и положено в основу выделения 20 главных типов природных ландшафтов (зоны тундры, тайги, смешанных лесов и т.д.). *Высотная зональность* определяется высотой местообитания над уровнем моря. Хлорофиллоносные растения не могут жить выше 6000 м. Этот предел частично определяется недостатком жидкой воды, а частично — низким содержанием в атмосфере диоксида углерода, а также низкой температурой.

Океаническая часть биосферы имеет свои особенности. Условия жизни для водных организмов — гидробионтов — весьма специфичны, так как вода имеет значительные плотность, вязкость, теплопроводность, подвижность, обладает способностью расширяться при замерзании, растворять химические вещества и газы. Световой режим и давление по вертикальному профилю водоемов различны, что подразделяет живые организмы на глубоководных и живущих в поверхностных слоях. Различия в условиях существования в разных зонах как континентальной, так и океанической частей биосферы определяют особенности формирования таксономического состава биогеоценозов и уровня развития живого вещества.

Уровень развития живого вещества выражают двумя показателями — биомассой и продукцией. *Биомасса* (Б) — выраженное в единицах массы количество живого вещества, приходящееся на единицу площади или объема местообитания (г/м^2 , кг/га , г/м^3 и т.п.). *Продукция* (П) — прирост биомассы на единице пространства за единицу времени (например, г/м^2 в сутки). Важным показателем скорости, с которой воспроизводится единица биомассы, является отношение продукции к биомассе за единицу времени (П/Б-коэффициент). Так, $\text{П/Б} = 2$ за сутки означает, что биомасса живого вещества увеличилась за сутки в 2 раза. В таблице 7 приведены суммарные величины биомасс продуцентов первичного органического вещества (зеленые растения) и консументов (зоо-биомасса и биомасса микроорганизмов) в континентальной и океанической частях биосферы.

Из таблицы видно, что на континентах преобладают растения (99,2 %), в океане — животные (93,7 %). Основная биомасса живого вещества планеты сосредоточена в зеленых растениях суши. Организмы, не способные к фотосинтезу, составляют менее 1 %. Биомасса наземных растений по абсолютной величине

Биомасса организмов Земли (млрд т сухой массы)

Сухое вещество	Континенты			Океан			Итого
	Зеленые растения	Животные и микро- организмы	Всего	Зеленые растения	Животные и микро- организмы	Всего	
Тонны 10^9	2400	20,0	2420	0,2	3,0	3,2	2423,2
Проценты	99,2	0,8	100	6,3	93,7	100	

на четыре порядка больше, чем водных. Однако величины образованной ими первичной продукции за год на суше и в океане весьма близки между собой: $2/3$ первичной продукции образуется на континентах и $1/3$ — в водных экосистемах. Это связано с высокими величинами П/Б-коэффициентов водных автотрофных цианобактерий и зеленых растений, в основном представленных микроскопическими планктонными водорослями, и напротив, с низкой скоростью продуцирования растений суши, представленных в основном деревьями. Ежегодно в биосфере в процессе фотосинтеза образуется около 150—200 млрд т сухого органического вещества. В континентальной части биосферы самыми продуктивными являются тропические (П около 3 кг/м^2 за год) и субтропические (П около $2,5 \text{ кг/м}^2$ за год) леса, а также леса умеренной зоны (2 кг/м^2 за год), зоны подъема глубинных вод — апвеллинг (1 кг/м^2 за год). Большая часть земного шара покрыта океанами и пустынями с низкой продуктивностью живого вещества (до $0,1 \text{ кг/м}^2$ в год).



122

Каковы свойства живого вещества и его биогеохимические функции?

Основой учения о биосфере является концепция *живого вещества*, разработанная В. И. Вернадским. Специфика живого вещества заключается в следующем:

1. Живое вещество биосферы характеризуется заключенной в нем энергией, способной производить работу.

2. Скорость протекания химических реакций в живых организмах с участием ферментов в тысячи раз выше, чем при производстве веществ чисто химическими методами.

3. Многие химические соединения (белки, нуклеиновые кислоты и др.) присущи только живым организмам.

4. Живому веществу присуща подвижность. В. И. Вернадский выделил две специфические формы движения живого вещества: а) *пассивную*, которая создается ростом организмов и их размножением и присуща всем живым организмам независимо от их систематического положения; б) *активную*, которая осуществляется за счет направленного перемещения организмов (она более характерна для животных). Благодаря разным формам движения живое вещество способно заполнять собой все возможное пространство. Этот процесс был назван В. И. Вернадским *давлением жизни*.

5. Живое вещество представлено в биосфере в виде дисперсных тел — индивидуальных организмов, размеры которых колеблются в пределах от 20 нм у вирусов до 100 м у растений.

6. Живое вещество представлено биоценозами, в которых между популяциями разных видов существуют разнообразные формы взаимодействия, главнейшими из которых являются пищевые.

7. Живое вещество существует на Земле в форме непрерывного чередования поколений, что способствует его обновлению.

8. Характерным для живого вещества является способность к эволюционному процессу, благодаря которому происходит нарушение абсолютного копирования предыдущих поколений. Эта способность позволяет живому веществу приспосабливаться к изменению условий существования.

9. Живое вещество, в отличие от неживого, постоянно производит биогеохимическую работу. Так, 1 г архейского гранита и сейчас остается 1 г этого же вещества. Масса живого вещества, оставаясь 1 г в течение миллиардов лет, существовала посредством смены поколений и все это время производила геологическую работу. Соответственно и масса вещества, переработанного живыми организмами, намного превышает их собственную массу.

Таким образом, на планете Земля нет более активной и мощной в геологическом отношении силы, чем живое вещество. При его участии образуются каменный уголь, нефть,

торф, гумус, известняк и другие ископаемые продукты, названные В. И. Вернадским *биогенным веществом* (т.е. веществом, рожденным жизнью); он выделил также *биокосное вещество*, т.е. преобразованное жизнью неживое (косное) вещество — результат совместной деятельности живых организмов и неживой природы (почти вся вода биосферы, приземная атмосфера, почва и т.д.). Различают пять главных биогеохимических функций живого вещества на планете Земля:

1. *Энергетическая функция* проявляется в усвоении живым веществом преимущественно солнечной энергии и передаче ее по трофической цепи. В основе этой функции лежит фотосинтетическая деятельность зеленых растений, образующих 98 % всей первичной продукции планеты, что составляет около 150—200 млрд т сухого органического вещества в год.

2. Осуществление предыдущей функции сопровождается трансформацией газов в биосфере, т.е. выделением и поглощением кислорода, диоксида углерода и некоторых других газообразных соединений (метан, сероводород). Благодаря *газовой функции* сформировался современный состав атмосферы.

3. *Концентрационная функция* проявляется в избирательном накоплении живыми организмами химических элементов окружающей среды. Примером могут служить накопление минеральных включений в тканях растений, элементарной серы в клетках некоторых бактерий, соединений кальция в раковинах моллюсков, кремнезема в панцирях диатомовых водорослей и т.п. В результате концентрационной деятельности организмов произошло накопление полезных ископаемых. Известняк, туф, торф, каменный уголь и другие — это концентрат кальциевых и углеродистых соединений отмерших живых организмов.

4. *Окислительно-восстановительная функция* заключается в химическом превращении веществ, содержащих атомы с переменной степенью окисления. Окислительно-восстановительные реакции лежат в основе любого вида биологического метаболизма.

5. *Деструкционная функция* обуславливает процессы разложения организмов после их отмирания. В результате осуществления этой функции происходит разрушение отмершего органического вещества до минеральных соединений, которые через автотрофное звено вновь вовлекаются в биологический круговорот.



Эволюция проходила в несколько этапов. Первый характеризовался возникновением биологического круговорота веществ и биосферы, второй сопровождался формированием разнообразных многоклеточных организмов и усложнением форм жизни. Эти два этапа называют *биогенезом*. Третий этап, *ноогенез* — эволюция, управляемая человеческим разумом, связан с появлением человеческого общества, деятельность которого стала «новым геологическим фактором», существенно изменившим абиотические и биотические условия нашей планеты, а следовательно, и направленность эволюции биосферы. Ту часть биосферы, на которую особо влияет деятельность человека, называют *ноосферой* (сферой разума).

В начале своего становления человек как биологический вид являлся ординарным компонентом биоценозов, принципиально не отличавшимся от других входивших в эти биоценозы организмов по воздействию на окружающую его природную среду. Однако постепенно человек выходил из-под контроля биологических законов развития, оттесненных социальными законами развития человеческого общества. Использование огня, строительство жилищ, совершенствование орудий для охоты, развитие земледелия и скотоводства усилили давление на природную среду.

Начало исторического этапа развития биосферы совпадает с началом железного века. Более современные орудия из железа вытеснили каменные. Происходит ускорение развития производительных сил, совершенствование техники, освободившей человека от воздействия стихийных сил природы. Усиление давления человека на природную среду идет параллельно с возрастанием численности населения планеты и развитием техники, преобразующей и теснящей природу. Так, к началу нашей эры население Земли составляло около 200 млн человек, в настоящее время оно более к 7 млрд. Для удовлетворения возрастающих потребностей в продовольствии человек занял под посевы более 10 % поверхности суши. Огромные пространства были заняты под строительство

крупных и мелких городов и сел, дорог, промышленных предприятий и т.п. Несовершенные технологии в промышленном и сельскохозяйственном производстве породили проблему загрязнения природной среды отходами, токсичными для живых организмов, в том числе и для человека. Неграмотное использование химических удобрений, предназначенных для повышения урожайности сельскохозяйственных культур, применение химических препаратов (пестицидов) для борьбы с сорной растительностью и вредными животными привели к загрязнению почвы и воды. Прямое и косвенное уничтожение многих видов растений и животных, необходимых компонентов биocenozов, приводит к утрате ими способности к саморегуляции, устойчивости. Нередки примеры деградации водных и наземных экосистем. Истончение озонового слоя, возрастание концентрации диоксида углерода в атмосфере, которое может привести к глобальному потеплению, таянию ледников и повышению уровня Мирового океана; кислотные осадки, уничтожающие леса и водоемы, — вот некоторые негативные последствия деятельности человека в настоящее время.

Сила воздействия человека на природу в современную эпоху научно-технического прогресса столь велика, что порождает мысли о вытеснении биосферы «техносферой», т.е. средой, насыщенной продуктами технической деятельности человека. Возникший экологический кризис в отношениях человека и природы может быть разрешен при условии осознания человеком себя частицей биосферы.

Биосфера может функционировать и без человека, но человек, уничтожив биосферу, сам обречен на гибель. Поэтому основной его задачей является научиться взаимодействовать с природой, соизмерять свою деятельность с ее возможностями.

МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Глава седьмая

Бактерии. Вирусы. Грибы



124

Что такое систематика и каковы основные систематические категории?

Предметом изучения систематики является описание, наименование, классификация и построение эволюционной, или филогенетической, системы органического мира.

Одной из главных задач этой науки (наряду с определением и описанием видов живых существ) является приведение в систему удивительного разнообразия органического мира с использованием наиболее полных и всеобъемлющих сведений о вымерших и ныне существующих видов организмов. При этом речь идет о создании филогенетической системы, которая должна быть генеалогической, т.е. отображающей родственные связи между таксонами различного ранга и эволюцию органического мира.

Для решения этих сложных вопросов систематика развивается в тесной связи с другими биологическими науками, особенно с эволюционной морфологией, цитологией, генетикой, биохимией, экологией, биогеографией, все шире использует математические методы обработки материала.

Система классификации живых организмов основана на выделении определенных, соподчиненных друг другу систематических категорий — видов, родов, семейств, порядков (отрядов — для животных), классов, отделов (типов — для животных), царств. Существуют и промежуточные таксономические единицы — подцарство, подотдел (подтип), надкласс, подкласс, подсемейство, подрод, секция и др. В пределах вида различают подвиды, разновидности, формы и т.д.

Для обозначения систематических единиц любого уровня принят термин «таксон». Например, хордовые, млекопитающие, собака домашняя представляют собой таксоны различного ранга, в данном конкретном случае — тип, класс и вид соответственно.

Основной таксономической категорией является *вид*. Для обозначения вида существует бинарная номенклатура на латинском языке, предложенная шведским ученым К. Линнеем в 1753 г. Согласно ей вид имеет латинское название, составленное из двух слов. Первое слово — имя существительное, пишется с большой буквы. Это название рода, к которому относится вид. Второе слово — видовой эпитет, как правило, имя прилагательное. Например, *Viola tricolor* L. — фиалка трехцветная, *Viola mirabilis* L. — фиалка удивительная. Рядом с латинским названием организма в научной литературе обязательно указывают сокращенно фамилию ученого, впервые назвавшего или описавшего данный вид. Буква L., стоящая справа от видового названия приведенных выше растений, указывает на то, что это название дано Линнеем.

Подобно тому, как родственные виды объединены в роды, так и близкие роды объединяются в семейства. Семейство определяют как систематическую категорию, включающую один род либо группу близких родов, имеющих общее происхождение и четко выраженные отличия от других семейств. Семейства с тесными эволюционными связями объединяются в порядки (отряды), порядки (отряды) — в классы, классы — в отделы (типы). Последние различаются наиболее существенными особенностями в организации и структуре входящих в них организмов и соответствуют главным направлениям эволюции.

Отделы (типы) группируются в царства. Эта система таксономических категорий отражает преемственность и ступени эволюции органического мира. Зная месторасположение организмов в такой системе, можно достаточно четко ориентироваться в его уровне организации, морфологических, анатомических, физиолого-биохимических и других особенностях.



125 Какова современная система органического мира?

Для создания естественной системы органического мира систематики используют совокупность наиболее существенных признаков организмов, входящих в ту или иную таксономическую

категорию. К таким признакам относятся: 1) историческое развитие группы живых организмов, составленное по ископаемым остаткам; 2) сложность морфологического и анатомического строения; 3) особенности размножения и эмбрионального развития; 4) особенности химического состава и физиологии; 5) нуклеотидный состав ДНК; 6) тип запасных питательных веществ; 7) распространение по планете.

Общепринятая система органического мира пока не создана. У разных авторов число выделяемых царств, подцарств и отделов (типов) неодинаково. В последние десятилетия широкое распространение получила система, разработанная американским биологом Р. Виттакером (1969) и детализированная Л. Маргулис и К. Шварц (1981), включающая пять царств живых организмов: Прокариоты (Бактерии, Архебактерии), Протисты, Грибы, Растения и Животные. Последние 4 царства составляют группу эукариотических (ядерных) организмов. Царство Протисты объединяет разнообразные одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы с клеточным уровнем организации. По типу питания протисты подразделяются на три группы: гетеротрофные, автотрофные и автогетеротрофные. Гетеротрофных протистов традиционно называли простейшими и рассматривали вместе с животными. Автотрофные и автогетеротрофные протисты способные к фотосинтезу, и их традиционно называли водорослями, рассматривая эти организмы в курсе ботаники. Отдавая дань традиции сведения об этих организмах в данной книге приводятся в соответствующих разделах.



126

Каковы особенности строения и жизнедеятельности бактерий и цианобактерий?

Бактерии — первые организмы, населившие нашу планету. Это мельчайшие прокариотические организмы, имеющие клеточное строение. Размеры бактерий колеблются от нескольких

десятих микрона до 10—13 мкм. Они содержатся в воздухе (на высоте до 40 000 м), почве, воде, снегах полярных областей и горячих источниках с температурой около 90°С. Особенно много их в почве — от 200—500 млн до 2 млрд и более особей в 1 г, в зависимости от типа почв.

По форме и особенностям объединения клеток различают несколько морфологических групп бактерий: шаровидные, называемые кокками, прямые палочковидные — бациллы, изогнутые — вибрионы, спирально изогнутые — спириллы. Кокки, сцепленные попарно, получили название *диплококки*, соединенные в виде цепочки — *стрептококки*, в виде гроздей — *стафилококки* и др. Реже встречаются нитчатые формы (рис. 40).

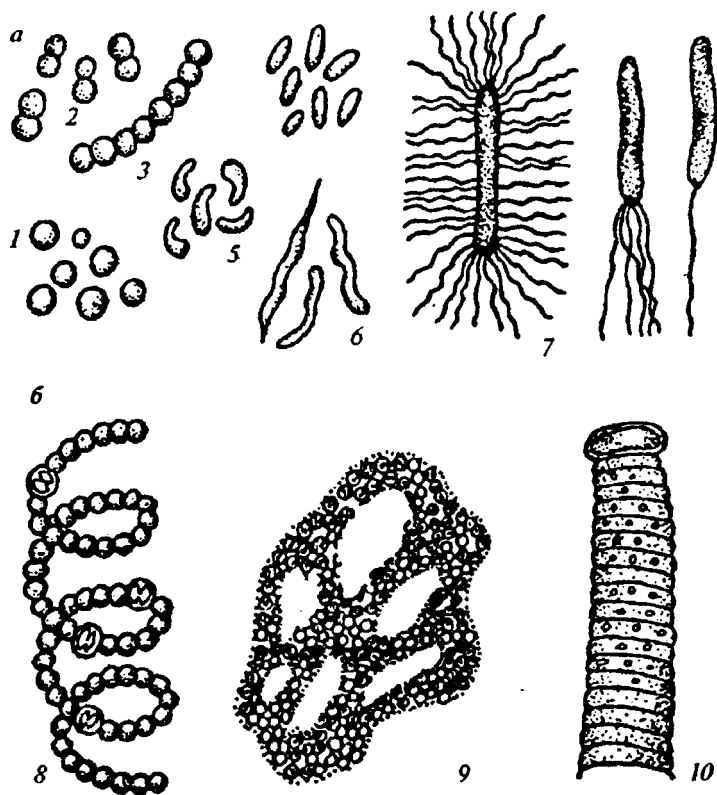


Рисунок 40. Бактерии (а) и цианобактерии (б): 1 — монококки; 2 — диплококки; 3 — стрептококки; 4 — бациллы; 5 — вибрионы; 6 — спириллы; 7 — бактерии со жгутиками; 8 — нить анабены; 9 — колония микроцистиса; 10 — нить осциллятории

Некоторые бактерии имеют органоиды движения — жгутики (от 1 до 50), которые состоят из особого белка — флагеллина. У ряда бактерий они расположены на одном конце клетки, у других — на двух или по всей поверхности. Способ расположения жгутиков является одним из признаков при классификации подвижных бактерий.

Тонкая и эластичная клеточная оболочка, в состав которой входит муреин, придает бактериальной клетке определенную форму, защищает ее содержимое от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды и выполняет ряд других функций. Многие виды бактерий окружены слизистой капсулой.

Плазматическая мембрана способна образовывать выпячивания внутрь цитоплазмы, называемые *мезосомами*. На мембранах мезосом располагаются окислительно-восстановительные ферменты, а у фотосинтезирующих бактерий — и соответствующие пигменты, благодаря чему мезосомы способны выполнять функции митохондрий, хлоропластов и других органелл.

В центральной части клетки находится одна кольцевая молекула ДНК — геном, состоящий примерно из 5 млн пар нуклеотидов. Многие бактерии имеют также мелкие кольцевые молекулы ДНК, называемые плазмидами. Митохондрии, хлоропласты, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи и другие мембранные структуры, характерные для всех эукариотических клеток у бактерий отсутствуют. Однако в цитоплазме имеется до 20 тыс. мелких рибосом (рис. 41).

У некоторых лишенных жгутиков водных и почвенных бактерий в цитоплазме имеются *газовые вакуоли*. Регулируя количество газов в вакуолях, водные бактерии могут погружаться в толщу воды или подниматься на ее поверхность, а почвенные — передвигаться в капиллярах почвы. *Запасные вещества* бактериальной клетки — полисахариды (крахмал, гликоген), жиры, полифосфаты, сера.

Бактерии бесцветны (в их цитоплазме нет *пигментов*), за исключением зеленых и пурпурных серных.

Размножение бактерий происходит путем простого бинарного деления клетки. Этому предшествует самоудвоение (репликация) молекулы ДНК. Почкование встречается как исключение.

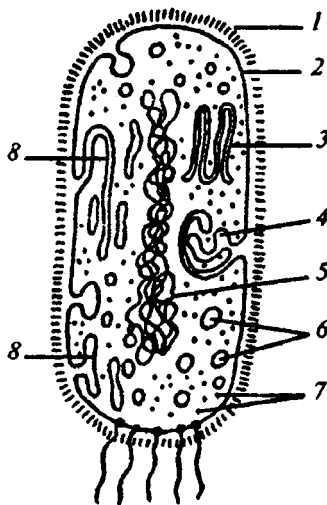


Рисунок 41. Схема строения прокариотической клетки: 1 — клеточная оболочка; 2 — цитоплазматическая мембрана; 3 — стопки мембран, в которых осуществляется фотосинтез; 4 — мезосома; 5 — кольцевая молекула ДНК; 6 — газовые вакуоли; 7 — рибосомы; 8 — впячивание цитоплазматической мембраны

У некоторых бактерий обнаружены упрощенные формы полового процесса (например, у кишечной палочки). Половой процесс напоминает конъюгацию, при которой происходит передача генетического материала из одной клетки в другую при их непосредственном контакте. После этого клетки разъединяются. Количество особей в результате полового процесса остается прежним, но происходит обмен наследственным материалом, т.е. осуществляется генетическая рекомбинация.

Спорообразование свойственно только небольшой группе бактерий — бациллам, клостридиуму. В виде спор бактерии переносят неблагоприятные условия. Они выдерживают длительное высыхание, нагревание свыше 100°C и охлаждение почти до абсолютного нуля. В обычном же состоянии бактерии неустойчивы при высушивании, воздействии прямых солнечных лучей, повышении температуры до $65\text{--}80^{\circ}\text{C}$ и т.д. В благоприятных условиях споры набухают и прорастают.

По типу питания бактерии делятся на две группы: автотрофные и гетеротрофные. *Автотрофные бактерии* синтезируют органические вещества из неорганических. В зависимости

от используемой энергии автотрофами различают *фото-* (зеленые и пурпурные) и *хемосинтезирующие* бактерии (нитрифицирующие, железобактерии, серобактерии и др.). *Гетеротрофные* бактерии питаются готовыми органическими веществами мертвых остатков (сапротрофы) или живых растений, животных и человека (паразиты).

К сапротрофам относятся бактерии гниения и брожения. Первые расщепляют азотсодержащие, вторые — углеродсодержащие соединения. В обоих случаях выделяется энергия, необходимая для их жизнедеятельности.

Роль бактерий в биосфере достаточно велика. Благодаря их жизнедеятельности происходит разложение и минерализация органических веществ, отмерших растений и животных. Образовавшиеся при этом простые неорганические соединения (аммиак, сероводород, диоксид углерода и др.) вовлекаются в общий круговорот веществ. Бактерии вместе с грибами и лишайниками участвуют в начальных стадиях почвообразовательных процессов.

Особую роль в природе играют азотфиксирующие бактерии. Населяя почву, такие бактерии обогащают ее азотом. К ним относятся свободноживущий азотобактер и клубеньковые бактерии, поселяющиеся на корнях бобовых и мимозовых растений.

Бактерии играют положительную роль в хозяйственной деятельности человека. Молочнокислые бактерии используются в приготовлении разнообразных пищевых продуктов из молока: сметаны, простокваши, кефира, масла, сыра.

Патогенные бактерии — возбудители опасных болезней у человека и животных: чумы, туляремии, сибирской язвы, пневмонии, дизентерии, туберкулеза и др.

Поражают бактерии и растения, вызывая у них так называемые бактериозы (пятнистость, увядание, ожоги, мокрые гнили, опухоли и др.).

Сапротрофные бактерии играют не только положительную роль, обеспечивая круговорот веществ в природе, но и отрицательную, вызывая гниение продуктов питания.

Широко распространенными *методами борьбы* с гнилостными бактериями являются: высушивание плодов, грибов, мяса, рыбы, зерна; их охлаждение и замораживание в холодильниках и ледниках; маринование продуктов в уксусной

кислоте; высокая концентрация сахара, например, при изготовлении варенья, что вызывает плазмолиз в клетках бактерий и нарушает их жизнедеятельность; засолка.

Для уничтожения вегетативных форм бактерий и сохранения молока, вина, фруктовых соков и других продуктов применяется метод *пастеризации* — нагревание до 65°C в течение 10—20 мин., а для освобождения среды от спорообразующих бактерий наибольший эффект дает метод *стерилизации* — кипячение при повышенном давлении в автоклавах. В медицине, пищевой промышленности, сельском хозяйстве используют метод дезинфекции (обработка йодом, перекисью водорода, борной кислотой и т.д.).

Цианобактерии. Они представляют собой древнейшую, уникальную группу организмов. Многие свойства цианобактерий (фиксация азота, прижизненные выделения органических веществ и др.) определяют их чрезвычайно важную роль в биосфере. Отдел включает одноклеточные, колониальные и многоклеточные (нитчатые) организмы различной морфологической структуры: от микроскопических до видимых простым глазом (рис. 40). В цитоплазме расположены фотосинтезирующие ламеллярные структуры и пигменты: хлорофилл *a*, каротиноиды, фикобилины, пигменты, отсутствующие у других фотосинтетиков. Благодаря разнообразию пигментов цианобактерии способны к поглощению света различных длин волн.

Размножаются цианобактерии бесполом путем (одноклеточные — делением клеток, колониальные и нитчатые — распадением на отдельные участки, способные прорасти в новые организмы). Половой процесс и подвижные жгутиковые формы и стадии не выявлены.

Цианобактерии распространены в пресных и соленых водах, на поверхности почвы, на скалах, в горячих источниках, входят в состав лишайников. Они обогащают почву органикой и азотом, являются кормом для зоопланктона и рыб, могут использоваться для получения ряда ценных веществ, продуцируемых ими в процессе жизнедеятельности (аминокислоты, витамин B_{12} , пигменты и др.). Некоторые — носток, спирулина — могут применяться в пищу. В период массового размножения цианобактерий в водоемах (так называемого «цветения воды») происходит процесс их гниения:

вода приобретает неприятный запах и становится непригодной для питья; наблюдается массовая гибель рыбы; на поверхности водоема образуется маслянистая грязно-зеленая пленка, состоящая из отмерших цианобактерий.



127 Что представляют собой вирусы?

Наряду с одно- и многоклеточными организмами в природе существуют и другие формы жизни. Это вирусы, не имеющие клеточного строения. Они представляют собой нуклеопротеиновые частицы. Размер их от 20 до 300 нм.

Вирусы (от лат «virus» — яд) были открыты в 1892 г. русским ученым Д. И. Ивановским при исследовании мозаичной болезни листьев табака.

Вирусы отличает простота организации. Каждая вирусная частица состоит из РНК или ДНК, заключенной в белковую оболочку, которую называют *капсидом*.

В составе вирусов присутствует всегда один тип нуклеиновой кислоты — ДНК или РНК, поэтому их делят на ДНК-содержащие и РНК-содержащие. При этом наряду с двухцепочными ДНК и одноцепочными РНК встречаются одноцепочные ДНК и двухцепочные РНК. ДНК может иметь линейную и кольцевую структуру, а РНК, как правило, линейную. Подавляющее большинство вирусов относится к РНК-типу.

Вирусы способны жить и размножаться только в клетках других организмов. Вне клеток организмов они не проявляют никаких признаков жизни. В связи с этим вирусы представляют собой либо внеклеточную покоящуюся форму (вирион), либо внутриклеточную реплицирующуюся. В пораженной клетке по программе нуклеиновой кислоты вируса на рибосомах хозяина синтезируются специфические вирусные белки и осуществляется процесс самосборки этих белков с нуклеиновой кислотой в новые вирусные частицы. Клетка при этом истощается и погибает. При поражении некоторыми вирусами клетки не разрушаются, а начинают усиленно делиться, часто образуя у животных, в том числе и у человека, злокачественные опухоли.

Хорошо изучен вирус табачной мозаики, имеющий палочковидную форму и представляющий собой полый цилиндр. Стенка цилиндра образована молекулами белка, а в полости расположена спираль РНК (рис. 42). Белковая оболочка защищает нуклеиновую кислоту от неблагоприятных условий внешней среды, а также препятствует проникновению ферментов клеток к РНК и ее расщеплению.

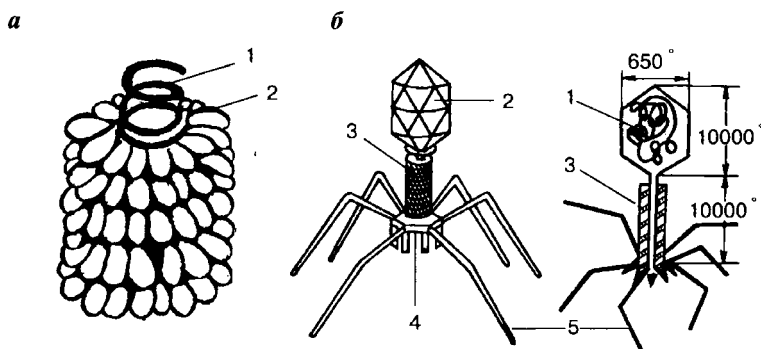


Рисунок 42. Схема строения вируса (а) и бактериофага (б): 1 — нуклеиновая кислота; 2 — белковая оболочка; 3 — полый стержень; 4 — базальная пластинка; 5 — отростки (нити)

Особую группу представляют вирусы бактерий — *бактериофаги*, или *фаги*, которые способны проникать в бактериальную клетку и разрушать ее.

Тело фага кишечной палочки состоит из головки, от которой отходит полый стержень, окруженный чехлом из сократительного белка. Стержень заканчивается базальной пластинкой, на которой закреплены 6 нитей (см. рис. 42). Внутри головки находится ДНК. Бактериофаг при помощи отростков прикрепляется к поверхности кишечной палочки и в месте соприкосновения с ней растворяет с помощью фермента клеточную стенку. После этого за счет сокращения головки молекула ДНК фага впрыскивается через канал стержня в клетку. Примерно через 10—15 мин. под действием этой ДНК перестраивается весь метаболизм бактериальной клетки, и она начинает синтезировать ДНК бактериофага, а не собственную ДНК. При этом синтезируется и фаговый белок. Завершается этот процесс появлением 200—1000 новых фаговых частиц, в результате чего клетка бактерии погибает.

Бактериофаги, образующие в зараженных клетках новое поколение фаговых частиц, что приводит к лизису (разрушению) бактериальной клетки, называются *вирулентными фагами*.

Некоторые бактериофаги внутри клетки хозяина не реплицируются. Вместо этого их нуклеиновая кислота включается в ДНК хозяина, образуя с ней единую молекулу, способную к репликации. Такие фаги получили название *умеренных фагов*, или *профагов*. Поселяясь в клетках живых организмов, вирусы вызывают многие опасные заболевания сельскохозяйственных растений (мозаичная болезнь табака, томатов, огурцов; скручивание листьев, карликовость, желтуха и др.) и домашних животных (ящур, чума свиней и птиц, инфекционная анемия лошадей, рак и др.). Указанные вирусные болезни резко снижают урожайность культур и приводят к массовой гибели животных.

Вирусы вызывают также многие опасные заболевания человека: грипп, корь, оспу, полиомиелит, свинку, бешенство, желтую лихорадку и др. В последние годы к ним прибавилось еще одно страшное заболевание — СПИД (см. вопрос 128).

Происхождение вирусов в процессе эволюции пока неясно. Их зависимость от других организмов, в клетках которых они могут расти и размножаться, дает основание считать, что они не могли появиться раньше клеточных организмов. Предполагается, что вирусы представляют собой сильно дегенерировавшие клетки или их фрагменты, которые в процессе приспособления к паразитизму вторично утратили клеточное строение.



128 Что такое СПИД и каковы меры его профилактики?

СПИД — *синдром приобретенного иммунодефицита* — вирусное эпидемическое заболевание человека, поражающее преимущественно его иммунную систему. Повреждение системы клеточного иммунитета проявляется развитием инфекционных заболеваний и злокачественных новообразований, организм становится беззащитным к микробам, которые в обычных условиях не вызывают болезни.

Возбудитель болезни — *вирус иммунодефицита человека* (ВИЧ). Геном ВИЧ представлен двумя идентичными молекулами РНК, состоящими примерно из 10 тыс. пар оснований.

ВИЧ обладает уникальной изменчивостью, которая в 5 раз превышает изменчивость вируса гриппа. Генетическая и антигенная изменчивость вируса в человеческой популяции приводит к появлению новых вирионов ВИЧ, что резко усложняет проблему получения вакцины и затрудняет проведение специфической профилактики СПИДа.

ВИЧ наиболее часто находят в крови и сперме инфицированных людей. Одним из главных путей передачи ВИЧ и распространения СПИДа являются половые контакты, особенно между лицами одного пола.

Другой путь инфицирования — использование нестерильных шприцов, которыми зачастую пользуются наркоманы. Возможна также передача инфекции при переливании крови и ее препаратов, при пересадке органов и тканей, использовании донорской спермы и др. Заражение может происходить и при вынашивании плода, во время рождения ребенка или в период его грудного вскармливания матерью, инфицированной ВИЧ или больной СПИДом.

Гарантией безопасности от СПИДа является здоровый образ жизни, крепость брачных уз и семьи, негативное отношение к половым извращениям и распушенности, случайным половым связям. В качестве особой меры профилактики следует выделить использование физических контрацептивов — презервативов. Лица, склонные к гомосексуальным связям и наркомании, должны понять, что такого рода привычки крайне пагубны не только для их здоровья, но и для жизни окружающих.



129

Каковы особенности строения и жизнедеятельности грибов и их значение в биосфере и народном хозяйстве?

Грибы — особая группа гетеротрофных организмов, сочетающих признаки растений и животных. С растениями их сближает: а) наличие хорошо выраженной клеточной стенки, б) неподвижность в вегетативном состоянии, в) размножение

спорами, г) способность к синтезу витаминов, д) поглощение пищи путем всасывания (адсорбции). С животными их сближает: а) гетеротрофность, б) наличие в клеточной стенке хитина, в) отсутствие в клетке хлоропластов и фотосинтезирующих пигментов, г) накопление гликогена как запасного вещества, д) образование и выделение продукта обмена веществ — мочевины. Эти анатомо-морфологические и физиолого-биохимические особенности грибов позволяют считать их одной из самых древних групп эукариотических организмов. Возможно, они произошли от бесцветных жгутиковых простейших, обитающих в воде. Грибы возникли в ордовикском периоде палеозойской эры (450—500 млн лет назад).

К настоящему времени известно более 100 тыс. видов грибов.

Вегетативное тело подавляющего большинства видов грибов — это *мицелий* (грибница), состоящий из тонких бесцветных нитей, или *гиф*, с неограниченным верхушечным ростом и боковым ветвлением. Кроме того, мицелий дифференцируется на две функционально различные части: субстратный, служащий для прикрепления к субстрату, поглощения и транспортировки воды и растворенных в ней минеральных веществ, и воздушный, поднимающийся над субстратом и образующий органы размножения.

Грибы размножаются бесполом и половым путем. Вегетативное размножение происходит частями мицелия или распадом его на отдельные клетки, покрытые толстой буроватой оболочкой, которые дают начало новому мицелию. Дрожжевые грибы, сумкоспоры у голосумчатых грибов и базидиоспоры некоторых головневых способны размножаться почкованием.

Собственно бесполое размножение осуществляется посредством эндо- и экзогенных спор. Эндогенные споры образуются внутри специализированных клеток — спорангиев. Экзогенные споры, или конидии, возникают открыто на концах особых специализированных выростов мицелия, называемых конидиеносцами. Попав в благоприятные условия, спора прорастает, и из нее формируется новый мицелий.

Половое размножение у грибов особенно многообразно. У некоторых групп грибов половой процесс происходит путем слияния содержимого двух клеток на концах гиф. У сумчатых

грибов при половом процессе наблюдается слияние содержимого антеридия и женского органа полового размножения (архикарпа), не дифференцированного на гаметы, а у базидиальных грибов — слияние содержимого двух вегетативных клеток, которое часто происходит путем образования между ними выростов, или анастомозов. Гаметы имеют одинаковые размеры, т.е. грибы изогамны. Мейоз у всех грибов происходит сразу после образования зиготы. В жизненном цикле многих грибов происходит смена гаплоидной и диплоидной фаз.

По способу питания различают две основные группы грибов: сапротрофы и симбионты.

К *грибам-сапротрофам* относятся шляпочные грибы, которые живут на богатой перегноем лесной почве, на полях и лугах, встречаются на гниющей древесине. Их вегетативное тело состоит из гиф, образующих в субстрате разветвленную грибницу, с помощью которой гифы поглощают из почвы воду и растворенные в ней питательные вещества. Пища всасывается после частичного ее переваривания ферментами, выделяемыми клетками наружу. В процессе развития на грибнице формируются органы спороношения — плодовые тела, состоящие из ножки и шляпки.

Ножка и шляпка образованы плотными пучками гиф. В шляпке можно различить два слоя: плотный верхний, часто окрашенный, покрытый кожицей, и нижний. У других грибов нижний слой шляпки состоит из радиально расположенных пластинок: сыроежки, грузди, шампиньоны — это пластинчатые грибы. У белого гриба, подберезовика, подосиновика, масленка он состоит из многочисленных трубочек, поэтому их называют трубчатыми. На пластинках, в трубочках, а у некоторых представителей на шипиках или иголочках образуются десятки миллионов спор. После созревания они высыпаются, подхватываются и разносятся ветром, водой, насекомыми и другими животными, способствуя тем самым широкому распространению грибов.

Среди шляпочных грибов есть как съедобные, так и ядовитые. Свежие съедобные грибы на 84—94 % состоят из воды. В сухом веществе плодового тела содержится в среднем 20—40 % белка, 17—60 % — углеводов, 1,5—10 % — липидов, 6—25 % — минеральных элементов (К, Р, Са, Fe), органических кислот, витаминов (А, В₁, В₂, D, РР), эфирных масел,

придающих грибам своеобразный запах и вкус. Поэтому грибы являются ценным пищевым продуктом. Наиболее ценные *съедобные грибы* — белый, рыжик, груздь настоящий, подберезовик, подосиновик, масленок, шампиньон.

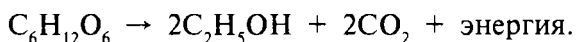
Ядовитые грибы, такие как бледная поганка, многие мухоморы, ложные опята, некоторые виды грибов-зонтиков, говорушек, рядовок и др., попадая в пищу, могут вызывать серьезные, а иногда и смертельные отравления. Следует помнить, что белки грибов довольно быстро разлагаются с образованием ядовитых азотистых оснований, поэтому отравление может быть вызвано и неядовитыми, но несвежими грибами.

Плесневые грибы развиваются сапротрофно в почве, на увлажненных продуктах, плодах и овощах, на животных и растительных остатках, образуя пушистые или паутинистые налеты (плесень) серого, зеленого, черного, сизого цвета. Плесневые грибы есть среди зигомицетов (например, мукор), сумчатых и несовершенных грибов. Среди плесневых грибов встречаются и паразитические виды, которые вызывают болезни человека и животных (аспергиллез, бластомикоз, пневмомикоз) и растений (альтернариоз, фузариоз и др.).

Известным представителем плесневых грибов является пеницилл. Его мицелий состоит из разветвленных нитей, разделенных перегородками на клетки, и напоминает кисточку. На концах разветвленных нитей образуются цепочки конидий, с помощью которых пеницилл размножается. Этот гриб встречается в виде плесени зеленого, сизого, голубого цвета на почве и продуктах растительного происхождения (на плодах, овощах, варенье, томатной пасте и др.) и делает их непригодными к употреблению. Некоторые виды пеницилла используются для приготовления пенициллина — одного из основных антибиотиков.

Дрожжи (отдел Сумчатые грибы) не имеют мицелия и представляют собой неподвижные организмы овальной формы, размером 8—10 мкм. Размножаются дрожжи почкованием, некоторые виды — путем деления.

Дрожжи, развиваясь на сахаристых средах, вызывают спиртовое брожение, в результате которого выделяется этиловый спирт и диоксид углерода:



Наибольшее практическое значение имеют пивные и винные дрожжи. Пивные дрожжи, известные только в культуре, применяются в пивоварении, хлебопечении, производстве спирта. Винные дрожжи встречаются в природе на поверхности плодов (например, винограда) и используются в виноделии.

Среди сумчатых грибов встречаются съедобные виды (сморчки, строчки, трюфели) и паразиты, возбудители болезней растений (мучнистая роса, спорынья), животных и человека.

Грибы-паразиты поражают преимущественно растения, причиняя значительный ущерб сельскохозяйственному производству за счет снижения урожайности многих культур. У большинства фитопатогенных грибов мицелий развивается внутри тканей корня, стебля, листа и плода, у некоторых (например, мучнисторосяных) — на поверхности органов растения.

Мучнисторосяные грибы поражают сотни видов культурных и дикорастущих растений. На поверхности пораженных органов развивается беловатый мицелий, образуя характерный налет («мучнистая роса»). Затем мицелий темнеет и становится коричневым.

Мучнисторосяные грибы — опасные паразиты пшеницы, ржи, люпина, виноградной лозы, сеянцев дуба, крыжовника и многих других растений.

Спорыньевые грибы паразитируют на 250 видах культурных и дикорастущих злаков, но преимущественно на ржи. К моменту созревания зерна в колосе на месте пораженной завязи пестика мицелий уплотняется и превращается в склероции, которые зимуют в почве или зернохранилище, а весной прорастают.

Практическое значение спорыньи определяется токсическим действием алкалоидов, содержащихся в склероциях. Склероции, попавшие после размолла в муку, могут вызывать тяжелые заболевания (токсикозы) у людей, проявляющиеся в виде конвульсий или в гангренозной форме. В настоящее время случаи отравления людей крайне редки. Алкалоиды спорыньи широко применяют в медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний, в акушерстве и гинекологии.

На однодольных (хлебные злаки, овощные, декоративные) и двудольных (плодово-ягодные, кормовые, масличные,

пряжильные) растениях часто паразитируют также головневые и ржавчинные грибы. Известны и многие другие заболевания растений, вызываемые грибами-паразитами: парша плодовых деревьев, плодовая гниль (монилиоз) яблони и груши, фузариоз льна, аскохитоз гороха и др.

Трутовые грибы приносят большой вред лесному хозяйству. Споры трутовиков попадают на раны в коре деревьев, где прорастают в грибницу, которая проникает в древесину и питается органическими веществами ее клеток. Пораженные деревья становятся хрупкими, и срок их жизни значительно сокращается.

Около тысячи видов грибов паразитируют также на животных и человеке, вызывая различные заболевания кожи, ногтей, волос (бластомикозы, молочница, парша, стригущий лишай и др.).

Грибы-мутуалисты. Примером мутуализма могут быть лишайники, микориза. *Микориза* — это взаимовыгодное сожительство гриба с корнями растений. При этом мицелий гриба оплетает корни растений и проникает только под эпидермис или в клетки паренхимы корня, где может образовывать клубки. Микоризный гриб увеличивает всасывающую поверхность корня в 10—14 раз, лучше поглощает фосфор, выделяет витамины и ростовые вещества, которые стимулируют развитие корня. От растения гриб получает безазотистые соединения (углеводы) и корневые выделения, способствующие прорастанию спор. Микориза обнаружена у большинства растений (кроме водных).

Грибы наряду с бактериями играют важную роль в общем круговороте веществ в биосфере. Разлагая с помощью ферментов органические вещества отмерших растений и животных, они делают их доступными для автотрофных организмов, участвуют в образовании плодородного слоя почвы — гумуса, выполняют большую санитарную работу по очистке среды.

Грибы широко используются в народном хозяйстве для получения белка, лимонной кислоты, ферментов, витаминов, антибиотиков, ростовых веществ.

Велика и отрицательная роль грибов. Паразитируя на растениях и животных, а также развиваясь сапротрофно на пищевых продуктах, промышленных материалах и изделиях

из кожи, дерева, бумаги, пластмассы, произведениях искусства, грибы вызывают их порчу и наносят большой ущерб народному хозяйству.



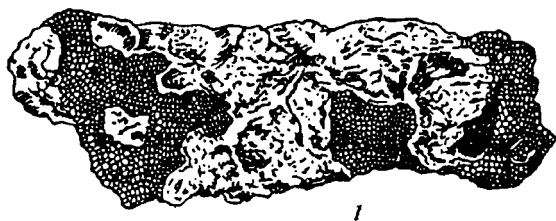
130

Каковы особенности строения и жизнедеятельности лишайников как симбиотических организмов?

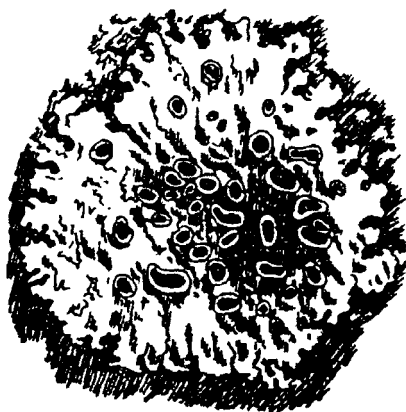
Лишайники — группа живых организмов; тело которых образовано двумя организмами — грибом (микобионтом) и водорослью или цианобактерией (фотобионтом, или фикобионтом), находящимися в симбиозе. Фотобионт снабжает гриб созданными им в процессе фотосинтеза органическими веществами, а получает от него воду с растворенными минеральными солями. Кроме того, гриб защищает фотобионт от высыхания. Комплексная природа лишайников позволяет им получать питание из воздуха, атмосферных осадков, влаги росы и туманов, частиц пыли, оседающей на слоевище. Поэтому лишайники обладают уникальной способностью существовать в крайне неблагоприятных условиях, часто совершенно непригодных для других организмов, — на голых скалах и камнях, крышах домов, коре деревьев и даже на стекле.

Тела лишайников — слоевища обычно серого, светлого или темно-бурого цвета. Возраст их достигает десятков и даже сотен лет, а антарктических корковых лишайников — как минимум 10 000 лет. В силу крайне малой скорости накопления органических веществ ежегодный прирост слоевища невелик и составляет в среднем 0,5—7 мм в год. По внешнему виду талломы лишайников делятся на накипные, листоватые и кустистые (рис. 43).

Наиболее распространены *накипные лишайники* (около 80 % видов), имеющие таллом в виде тонкой корочки, прочно срастающей с субстратом и неотделимой от него. Более высокоорганизованные *листоватые лишайники* имеют вид чешуек или пластинок, прикрепляющихся к субстрату пучками гиф, называемыми ризинами. *Кустистые лишайники* представляют собой кустики, образованные тонкими ветвящимися нитями или стволиками, прикрепленными к субстрату лишь основаниями.



1



2



3



4



5

Рисунок 43. Лишайники: 1 — накипной; 2 — листоватый (пармелия); 3—5 — кустистые (кладония, цетрария, или ягель, и уснея соответственно)

Размножаются лишайники главным образом вегетативным способом — частями слоевища, а также особыми специализированными образованиями — *соредиями и изидиями*, состоящими из гиф гриба, оплетающих несколько клеток фотобионта.

Лишайники являются настолько своеобразной группой живых организмов, что у исследователей до сих пор нет единого мнения об их положении в системе органического мира. Согласно одной точке зрения, лишайники — это самостоятельный таксон, согласно другой — это биологическая, а не систематическая группа.

Известно около 26 тыс. видов лишайников. Они широко распространены в природе, за исключением мест, где воздух сильно загрязнен вредными газами. Лишайники весьма чувствительны к загрязнению воздуха, и поэтому большинство из них быстро погибают в крупных городах, а также вблизи заводов и фабрик. По этой причине они могут служить индикаторами загрязненности воздуха вредными веществами.

Будучи автотрофными организмами, лишайники аккумулируют солнечную энергию и создают органические вещества в местах, не доступных другим организмам, а также разлагают органические вещества, участвуя в общем круговороте веществ в биосфере. Лишайники играют существенную роль в почвообразовательном процессе, так как они постепенно растворяют и разрушают горные породы, на которых поселяются, а за счет разложения их слоевищ происходит формирование почвенного гумуса. Таким образом, лишайники вместе с бактериями, цианобактериями, грибами и некоторыми водорослями создают условия для других, более совершенных организмов, в том числе для наземных растений и животных.

В хозяйственной деятельности человека важную роль играют прежде всего кормовые лишайники, такие как ягель, которые поедаются не только северными оленями, но и маралами, косулями, лосями. Некоторые виды лишайников используют в пищу, в парфюмерной промышленности — для получения ароматических веществ и др.

Глава восьмая

Растения



131

Каковы основные особенности растений и их классификации?

Растительный мир — составная и важнейшая часть биосферы. Будучи автотрофными фотосинтезирующими организмами, растения накапливают в своих органах огромное количество органических веществ и обогащают среду обитания (атмосферу, воду и почву) кислородом. В биогеоценозах они представляют важнейший трофический уровень — продуцентов органического вещества, потребляемого гетеротрофными консументами.

Отличительными признаками растений являются также наличие плотных клеточных стенок, состоящих преимущественно из целлюлозы, поглощение пищи путем всасывания, размножение спорами или семенами; крахмал в виде запасного вещества. Другие характерные черты растений (прикрепленный образ жизни, неограниченный рост, своеобразные циклы развития, способы закладки органов и т.п.) не являются общими для всех групп растений, однако весь комплекс признаков в целом позволяет легко отличить растения от представителей других царств.

Изучением растений, их строения, жизнедеятельности, распространения, взаимосвязи друг с другом и с окружающей средой занимается биологическая наука *ботаника*.

Растительный мир богат и разнообразен. В настоящее время насчитывается более 300 тыс. видов растений, которые произрастают на всех континентах земного шара. Среди них есть и гиганты высотой 120—150 м (секвойи, эвкалипты, баобаб) и организмы, имеющие микроскопические размеры (крупка весенняя).

Для растений характерна дифференцировка тела на вегетативные органы и наличие тканей, выполняющих определенные функции.

В жизненном цикле растений происходит закономерная смена способов размножения — полового и бесполого и закономерное чередование поколений: полового (гаметофита) и бесполого (спорофита). Переход от гаплоидного состояния к диплоидному происходит при оплодотворении. Спорофит развивается из диплоидной зиготы. Органы полового и бесполого размножения многоклеточные. У преобладающего большинства растений доминирующим поколением является спорофит.

Царство Растения делится на восемь отделов, из них отдел Риниофиты полностью исчез еще в девонский период, остальные существуют и в настоящее время.

Растения делят на две группы — споровые (отделы Моховидные, Плауновидные, Псилотовидные, Хвощевидные, Папоротниковидные) и семенные растения (отделы Голосеменные и Покрытосеменные). У споровых растений процессы споро- и гаметогенеза разобщены во времени и в пространстве: спорофиты (образуют споры) и гаметофиты (формируют гаметы) являются самостоятельными организмами. Гаметофит редуцирован и, как правило, является придатком спорофита. Размножаются эти растения спорами.

У семенных растений споро- и гаметогенез тесно сопряжены (см. вопросы 144, 150), размножение осуществляется семенами.

Как мы уже отмечали, вместе с растениями часто рассматриваются водоросли, которые до недавнего времени считались низшими растениями.

Характерной особенностью всех водорослей является то, что их тело не расчленено на вегетативные органы (корень, стебель, лист), а представлено *талломом*, или *слоевищем*. По этой причине их называют талломными, или слоевищными организмами. В отличие от растений у них отсутствуют ткани, а органы полового и бесполого размножения, как правило, одноклеточные.

Известно около 40 тыс. видов водорослей, которые объединяются в два полцарства — Красные, или Багрянки, и Настоящие водоросли. Последние подразделяются на несколько обособленных отделов (Зеленые, Харовые, Бурые и др.),

отличающихся друг от друга по ряду таких важнейших систематических признаков, как структуре таллома, набору фотосинтезирующих пигментов и запасных питательных веществ, особенностям размножения и цикла развития, местообитанию и др.



132

Каковы особенности строения и жизнедеятельности водорослей в связи с преимущественно водным образом жизни?

Водоросли отличаются значительным морфологическим разнообразием. Они бывают одноклеточными, колониальными и многоклеточными (нитчатыми, разнонитчатыми, пластинчатыми и др.).

Размеры водорослей в пределах каждой из этих форм отличаются широким диапазоном — от микроскопических до нескольких десятков метров (некоторые бурые). Например, бурая водоросль макроцистис грушenosный вырастает за день на 45 см и достигает длины 160 м.

Организация клеток у водорослей практически не отличается от таковой у растений. Клеточная стенка состоит из целлюлозы и пектиновых веществ. В цитоплазме из органелл особенно заметны хлоропласты, которые в отличие от аналогичных органоидов растений разнообразны по строению, форме, числу, местоположению в клетке и набору пигментов.

В хлоропластах, имеющих пластинчатую, цилиндрическую, лентовидную, дисковидную и др. формы, сосредоточены фотосинтезирующие пигменты: хлорофиллы и каротиноиды (каротины и ксантофиллы), а у красных — и фикобилины (фикоцианин, фикоэритрин, аллофикоцианин) и др. В матриксе хлоропластов находятся рибосомы, ДНК, РНК, липидные гранулы и особые включения — пиреноиды, которых нет в клетках высших растений. Установлено, что пиреноиды являются не только местом скопления запасных питательных веществ (крахмал, масло, волютин, водорастворимый полисахарид ламинарии и др.), но и зоной, в которой или при участии которой наиболее активно осуществляется их синтез.

Чтобы облегчить свое существование в жестких условиях водной среды обитания, водоросли должны обладать рядом морфологических и физиологических особенностей:

1. Целлюлозно-пектиновая оболочка удачно сочетает защитную и опорную функции с возможностью ростовых процессов и проницаемостью. Толщина оболочки варьирует даже в пределах одного вида в зависимости от возраста клетки, ее функционального состояния и условий окружающей среды. Оболочки значительно утолщаются при дефиците влаги. Иногда оболочка интенсивно пропитывается (инкрустируется) карбонатом кальция (у харовых), органическими соединениями — лигнином и кутином, секретлируемыми протопластом клетки. Причем кутин выполняет помимо опорной еще и защитную функцию, поскольку задерживает губительные ультрафиолетовые лучи и предохраняет клетки от излишней потери воды в период отлива. Пектиновый слой защищает клетку от вредного воздействия различных кислот и других столь же сильных реагентов.

2. Слоевидие морских бентосных водорослей прочно прикреплено к грунту ризоидами или базальным диском, поэтому водоросли сравнительно редко отрываются от субстрата в случаях прибоев и ударов волн.

3. Таллом водоросли, как правило, не сплошной, а расчлененный. Он дихотомически ветвится в одной плоскости, и это позволяет свести к минимуму сопротивление толщине воды. К тому же он прочный и упругий.

4. У некоторых водорослей имеются специальные воздухоносные пузыри, которые удерживают слоевище у поверхности воды, где есть возможность максимального улавливания света для фотосинтеза.

5. Водорослям приходится адаптироваться не только к недостатку света на разных глубинах водоема, но и к изменению его спектрального состава путем генетически обусловленной выработки дополнительных фотосинтезирующих пигментов. В мелководных зонах, где растениям еще доступны красные лучи, в наибольшей степени поглощаемые хлорофиллом, преобладают зеленые водоросли. В более глубоких зонах, куда проникает синий свет, встречаются бурые водоросли, содержащие, кроме хлорофилла, бурый пигмент фукоксантин. Еще глубже (до 268 м) обитают красные водоросли,

имеющие пигменты группы фикобилинов — фикозеритрин, фикоцианин и аллофикоцианин, хорошо приспособленные к поглощению зеленых, фиолетовых и синих лучей.

6. Глубоководные виды имеют более крупные хлоропласты с высоким содержанием пигментов.

7. Таллом выделяет много слизи, которая заполняет внутренние полости многих водорослей и выделяется наружу. Слизь помогает лучше удерживать воду и препятствует обезвоживанию.

8. Осмотическое давление в клетках намного выше, чем в морской воде, поэтому осмотических потерь воды не наблюдается.

9. Выход спор и гамет у морских водорослей совпадает с приливом. В этот период из репродуктивных органов освобождаются споры, мужские и женские гаметы, которые, как правило, обладают таксисами, определяющими направления их движения в зависимости от света, температуры, химических веществ, содержащихся в воде, и др. У спор, лишенных жгутиков, наблюдается амебоидное движение. Развитие зиготы происходит сразу же после оплодотворения, чтобы не оказаться унесенной в океан.

Размножение водорослей происходит бесполом и половым путем. Бесполое размножение осуществляется фрагментами таллома или спорами.

Половой процесс у водорослей отличается многообразием: *изогамия* — слияние одинаковых по строению и величине подвижных гамет, *гетерогамия* — слияние подвижных гамет разных размеров (более крупную считают женской), *оогамия* — слияние крупной неподвижной яйцеклетки со сперматозоидом, *конъюгация* — слияние содержимого двух неспециализированных клеток.

У одних водорослей каждая особь способна формировать и споры, и гаметы в зависимости от времени года и условий среды, у других функции бесполого и полового размножения выполняют разные особи — спорофиты и гаметофиты. У многих водорослей в цикле развития наблюдается строгое *чередование поколений* — спорофита и гаметофита (красные, бурые, некоторые зеленые).

Водоросли чрезвычайно широко используются в различных отраслях народного хозяйства, в том числе в пищевой, фармацевтической и парфюмерной промышленности. Их

возделывают в больших масштабах с целью получения биомассы как дополнительного источника белка, витаминов и биостимуляторов для животноводства. Так, в морских водорослях установлено наличие витаминов А, В₁, В₂, В₁₂, С и D, соединений йода, брома и других веществ. Многие водоросли используются в пищу человека. Наибольшей известностью как пищевое, лечебное и профилактическое средство пользуется морская капуста (некоторые виды ламинарий и порфиры), применяемая против желудочно-кишечных расстройств, при заболеваниях склероза, зоба, рахита и ряда других болезней. Водоросли служат сырьем для получения ценных органических веществ: спиртов, аммиака, органических кислот, йода, брома (бурые), агар-агара (красные). Агар-агар находит широкое применение в лабораторных биологических работах как твердая среда, на которой с добавлением определенных питательных веществ культивируют бактерии, протесты, грибы. В больших количествах его используют в пищевой промышленности для изготовления мармелада, пастилы, мороженого и других изделий.



133

Каковы особенности строения, размножения и жизнедеятельности растений в связи с выходом на сушу?

Существует предположение, что растения произошли от древних зеленых водорослей. Для такого предположения имеются веские основания: 1) у водорослей и растений главный фотосинтезирующий пигмент — хлорофилл а и каротиноиды; 2) основной запасной углеводов — крахмал, который откладывается в хлоропластах, а не в цитоплазме, как у других фотосинтезирующих эукариот; 3) целлюлоза является важнейшим компонентом их клеточной стенки; 4) у водорослей и некоторых растений (мхи) в матриксе хлоропласта имеются особые включения — пиреноиды; 5) есть сходство в клеточном делении растений и некоторых водорослей.

Растения появились на суше примерно 430 млн лет назад в виде небольших по размеру и примитивных по строению риниофитов и псилофитов. В дальнейшем их эволюция

неразрывно связана с постепенным завоеванием суши. Оказавшись в совершенно новой воздушной среде, они постепенно адаптировались к необычной обстановке и на протяжении многих миллионов лет дали большое разнообразие наземных растений.

Самой большой трудностью, которую надо было преодолеть первым наземным растениям, была проблема обезвоживания. Как известно, у водорослей мужские гаметы, участвующие в половом размножении, имеют возможность приблизиться к яйцеклеткам только в водной среде. На суше такая возможность крайне ограничена. Одним из ключевых событий раннего этапа выхода растений на сушу явилось появление *спор* с прочными оболочками, позволяющими переносить засушливые условия. В процессе дальнейшего приспособления к наземным условиям существования у растений сформировались вегетативные органы — *корень*, *стебель* и *лист*, как результат разделения функций между различными участками тела. Корни обеспечивают закрепление растений в субстрате и водно-минеральное питание, листья — фотосинтез, стебли — транспорт веществ (восходящий и нисходящий токи). Расчленение тела растений на органы явилось следствием развития у них разнообразных тканей — покровной, проводящей, механической и др.

Развитие у сосудистых растений эффективной проводящей системы, состоящей из *ксилемы* и *флоэмы*, решило проблему передвижения воды, минеральных и органических веществ в условиях суши. От высыхания растения защищены покровной тканью — эпидермисом, перидермой или коркой. В свою очередь развитие эпидермиса привело к формированию устьиц — высокоспециализированных образований, регулирующих газообмен и испарение воды растением.

У растений наблюдается усиление механической устойчивости стебля вследствие утолщения клеточной стенки и пропитывания ее *лигнином*, придающим жесткость целлюлозному остову клеточной оболочки. Многие ученые полагают, что появление способности к синтезу лигнина оказалось поворотным моментом в эволюции наземных растений.

Параллельно шла эволюция органов полового и бесполого размножения. Из одноклеточных, характерных для подавляющего большинства водорослей, антеридии и архегонии

становятся многоклеточными, их стенки надежнее защищают гаметы и споры от высыхания.

В жизненном цикле растений наблюдается закономерное чередование полового и бесполого поколений. Это значит, что в ходе жизненного цикла (т.е. цикла от зиготы одного поколения до зиготы следующего поколения) один тип организмов сменяется другим. Схема такого цикла изображена на рис. 44.

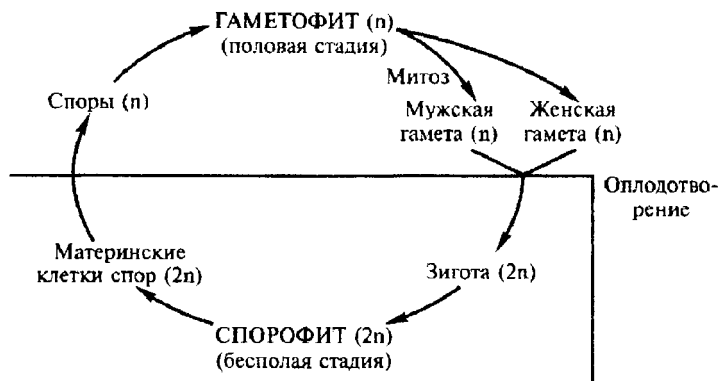


Рисунок 44. Обобщенная схема жизненного цикла растения, у которого наблюдается чередование поколений

Гаплоидное поколение называется *гаматофитом*, оно способно к половому размножению и образует гаметы. Гаметы формируются в многоклеточных органах полового размножения — антеридиях и архегониях.

Антеридии — небольшие овальные тельца, внешняя стенка которых образована одним, реже — несколькими слоями стерильных клеток. В антеридиях формируются подвижные мужские гаметы — сперматозоиды, которые выходят из созревшего антеридия наружу и активно передвигаются только в воде.

Архегонии — небольшие колбообразные тельца, состоящие из нижней расширенной части, называемой брюшком, и верхней удлинённой — шейки. Снаружи архегонии окружают бесплодные клетки, защищающие их от высыхания. В брюшке находится неподвижная женская гамета — *яйцеклетка*. Над яйцеклеткой располагается брюшная канальцевая клетка, а внутри шейки — ряд шейковых канальцевых клеток.

При созревании яйцеклетки брюшная и шейковые канальцевые клетки расплываются в слизь, и архегоний вскрывается на верхушке. По каналу шейки, заполненному слизью, сперматозоиды проникают в брюшко, и один из них сливается с яйцеклеткой, т.е. происходит оплодотворение. В результате образуется диплоидная зигота, из которой вырастает диплоидный *спорофит*. Он называется спорофитом, так как способен к бесполому размножению с образованием гаплоидных спор. Последние дают начало гаметофитному поколению.

Одно из этих двух поколений всегда преобладает над другим, и на его долю приходится большая часть жизненного цикла.

В отличие от других растений в жизненном цикле моховидных преобладает гаметофит — небольшое, преимущественно листостебельное растение, которое осуществляет функции фотосинтеза, водоснабжения и минерального питания. Спорофит у них развивается из оплодотворенной яйцеклетки внутри архегония и постоянно связан с гаметофитом не только морфологически, но и физиологически, являясь его придатком. Для размножения мхов необходима вода, иначе сперматозоиды не смогут подплыть к архегониям. Кроме того, только в достаточно влажной среде у них лопаются антеридии и высвобождаются сперматозоиды. Поэтому не случайно большинство моховидных приурочены к сырым и затененным местам.

Развитие моховидных по пути возрастания самостоятельности гаметофита и упрощения спорофита привело к эволюционному тупику.

В эволюции сосудистых растений происходит постепенная редукция (уменьшение и упрощение) гаметофита и преобладание в жизненном цикле спорофита, который не нуждается для образования и распространения спор в капельно-жидкой среде. Так, у плауновидных, хвощевидных и папоротниковидных гаметофит представлен маленьким (от нескольких миллиметров до 3 см) заростком, не расчлененным на органы, живущим несколько недель (у плаунов — несколько лет) независимо от спорофита. На заростках в антеридиях развиваются сперматозоиды, которые, плавая в каплях воды, достигают архегония и сливаются с яйцеклеткой. Благодаря крошечным размерам гаметофитов оплодотворение у хвощей, плаунов и папоротников может происходить даже при

ничтожно малых количествах воды в виде капелек росы, тумана и др.

У голо- и покрытосеменных растений гаметофит полностью утратил способность к самостоятельному образу жизни. Все его развитие протекает на спорофите внутри макроспорангия (или семязачатка).

У голосеменных женский гаметофит — многоклеточный гаплоидный эндосперм с двумя (у сосны) или несколькими (у других голосеменных) архегониями; у покрытосеменных он редуцирован обычно до семи клеток, архегониев не имеет и называется зародышевым мешком. В зародышевом мешке образуются яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух клеток-синергид, вторичное (диплоидное) ядро и клетки-антиподы.

Мужской гаметофит семенных растений развивается из микроспоры и представляет собой пыльцевое зерно (пыльцу). Оно содержит клетку, прорастающую в пыльцевую трубку, и еще генеративную, образующую два спермия. При этом впервые в эволюции растений процесс оплодотворения становится независимым от наличия капельно-жидкой среды; спермии доставляются к яйцеклеткам пыльцевой трубкой, что является важнейшим приспособлением к наземному образу жизни.



134

Каковы особенности строения корня в связи с выполняемыми функциями?

Корень — один из основных вегетативных органов листостебельных растений, служащий для прикрепления растения к субстрату, поглощения из него воды и минеральных веществ. Кроме того, в корнях синтезируются различные органические вещества (аминокислоты, гормоны роста, алкалоиды и др.), которые затем перемещаются в другие органы растений или остаются в самом корне в качестве запасных питательных веществ. У многих растений корень выполняет функцию вегетативного размножения.

Корень, развивающийся из зародышевого корешка семени, является *главным*. От него отходят *боковые корни*, способные к ветвлению. Корни, формирующиеся из надземных

частей растений — стебля или листьев, называются *придаточными*. Совокупность всех корней растения составляет *корневую систему*.

Различают два основных типа корневых систем: *стержневую*, имеющую хорошо развитый главный корень, который длиннее и толще других, и *мочковатую*, в которой главный корень отсутствует или не выделяется среди многочисленных придаточных корней. Стержневая корневая система характерна главным образом для двудольных растений, мочковатая — для большинства однодольных.

Корень растет в длину за счет деления клеток верхушечной (апикальной) меристемы. Кончик корня покрыт в виде наперстка *корневым чехликом*, он непрерывно обновляется и защищает нежные клетки апикальной меристемы от механических повреждений, способствует продвижению корня в почве. Клетки чехлика продуцируют слизь, которая облегчает скольжение корня между частицами почвы и создает благоприятные условия для поселения бактерий.

На продольном разрезе кончика корня за чехликом можно выделить несколько зон: зону деления, зону роста, или растяжения, зону всасывания и зону проведения (рис. 45). *Зона деления* находится под чехликом и представлена клетками апикальной меристемы. Ее длина около 1 мм, клетки постоянно делятся митотически. За зоной деления расположена *зона роста* длиной обычно всего несколько миллиметров. Рост клеток в этой зоне обеспечивает основное удлинение органа. *Зона всасывания* (зона корневых волосков) длиной до нескольких сантиметров начинается над зоной растяжения. Она состоит из *эпibleмы*, *первичной коры* и *осевого цилиндра*. Переход от одной зоны к другой происходит постепенно, без резких границ. Некоторые клетки начинают удлиняться и дифференцироваться еще в зоне деления, в то время как другие достигают зрелости в зоне растяжения, например, первые элементы флоэмы и ксилемы.

Чем больше поверхность эпibleмы, тем лучше корень будет выполнять свою основную, всасывающую функцию. Именно в связи с этой функцией часть клеток эпibleмы вытянута в *корневые волоски* длиной 0,1—8 мм. Почти всю клетку корневого волоска занимает вакуоль, окруженная тонким слоем цитоплазмы. Ядро находится в цитоплазме возле верхушки

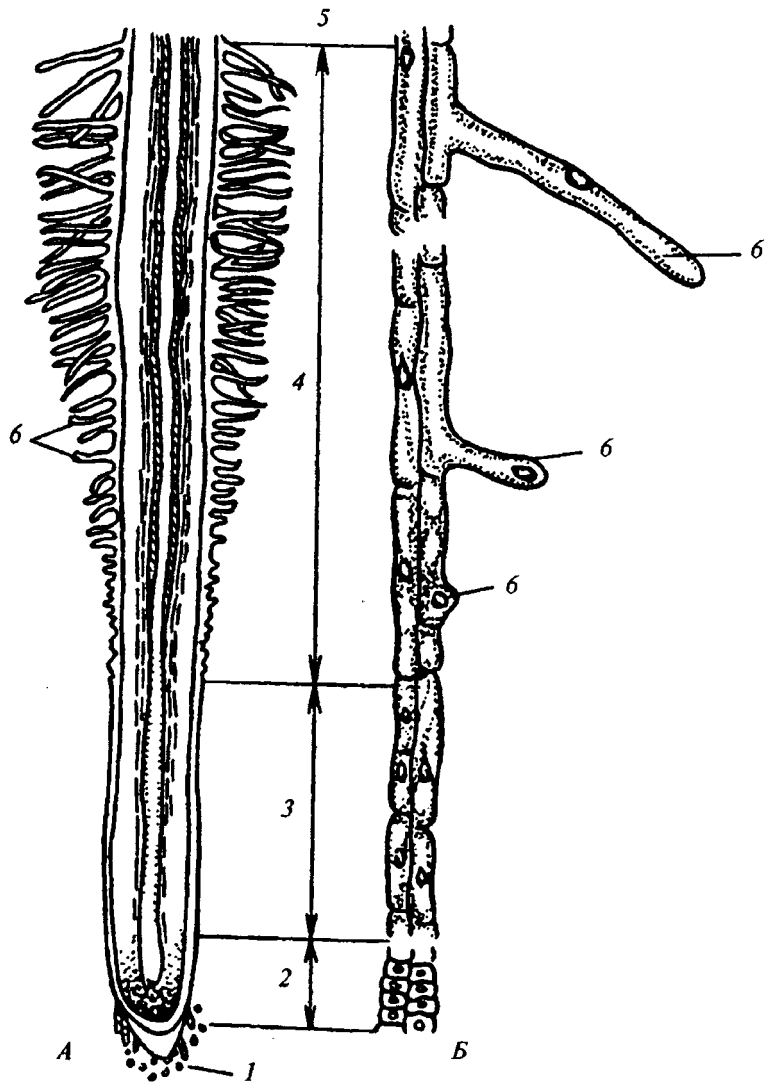


Рисунок 45. Строение корня на продольном разрезе: А — зоны корня; Б — периферические клетки отдельных зон: 1 — корневой чехлик; 2 — зона деления; 3 — зона растяжения клеток; 4, 5 — зоны корневых волосков (или зона всасывания) и проведения; 6 — корневые волоски

волоска. Корневые волоски способны охватывать частички почвы, как будто срастаться с ними, что облегчает поглощение из почвы воды и минеральных веществ. Поглощению способствует также выделение корневыми волосками различных

кислот (угольной, яблочной, лимонной, щавелевой), которые растворяют частички почвы.

Функционируют корневые волоски недолго — обычно 10—20 дней. На смену отмершим волоскам в более нижней части корня развиваются новые волоски, и таким образом наиболее деятельная, всасывающая зона корней все время перемещается вглубь и в стороны вслед за растущими кончиками разветвленной корневой системы. При этом общая всасывающая поверхность корней все время увеличивается.

Внутренняя структура корня, по сравнению с таковой у стебля, относительно проста (рис. 46). Это связано прежде всего с отсутствием здесь листьев и соответственно узлов и междоузлий. На первичной стадии роста корня легко выделить на поперечном срезе три системы тканей: эпиблему (систему покровной ткани), первичную кору (систему основной ткани) и центральный осевой цилиндр (систему проводящих тканей).

Первичная кора состоит из живых клеток с тонкими стенками. Оболочки клеток внешних слоев первичной коры (*экзодермы*) способны утолщаться. После отмирания эпіблемы эти слои коры выполняют защитную функцию. Утолщенные оболочки имеет и внутренний слой коры — *эндодерма*.

Осевой цилиндр состоит из проводящей системы, снаружи окруженной кольцом живых клеток *перицикла*, способного к меристематической деятельности. За счет деления клеток перицикла образуются боковые корни. Внутрь от перицикла идет основная *паренхимная ткань* центрального цилиндра, в которой размещается сложный проводящий пучок радиального строения: радиально расположенные участки *ксилемы* чередуются с участками *флоэмы*. По сосудам ксилемы снизу вверх передвигается вода с растворенными минеральными солями, а сверху вниз по ситовидным трубкам флоэмы — растворы органических веществ, необходимых для роста и развития корня.

В процессе приспособления растений к условиям среды корни приобрели помимо основных некоторые дополнительные функции. Утолщенный в результате откладывания питательных веществ главный корень называется *корнеплодом*. Корнеплоды образуются у двулетних растений (морковь, свекла, редис, брюква и др.). Утолщения боковых или придаточных корней (чистяк, георгин и др.) называются *корневыми клубнями*. Запасные питательные вещества корнеплодов

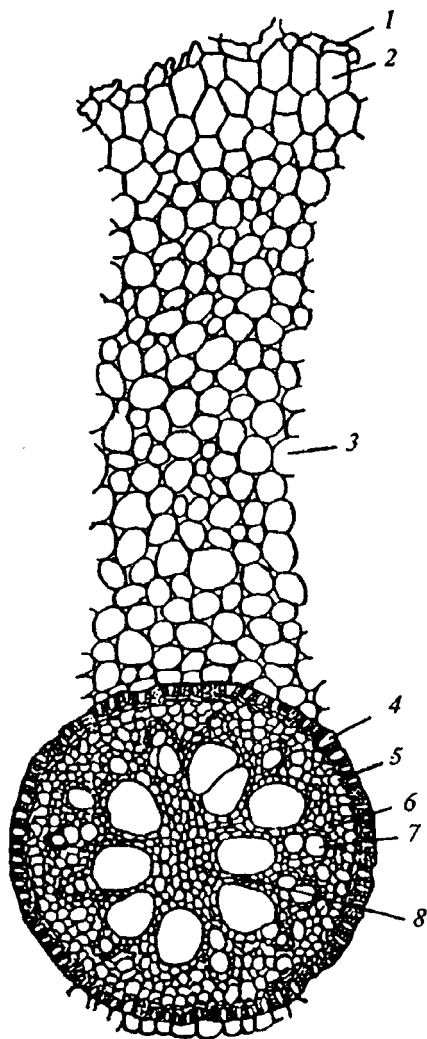


Рисунок 46. Первичное анатомическое строение корня (ириса):
 1 — эпиблема; 2 — экзодерма; 3 — паренхима первичной коры;
 4 — эндодерма; 5 — перицикл; 6 — флоэма; 7 — ксилема; 8 — сердцевина

и корневых клубней расходятся на образование и рост вегетативных и генеративных органов растений.

У многих растений развиваются *сократительные, воздушные, ходульные* и другие видоизменения корней.

Сократительные, или втягивающие, корни способны значительно сокращаться в продольном направлении. При этом они втягивают нижнюю часть стебля с почками возобновления,

клубни, луковицы глубоко в почву и таким образом обеспечивают перенесение неблагоприятного холодного периода. Такие корни имеются у тюльпана, нарцисса, гладиолуса и др.

У тропических растений придаточные *воздушные корни* (орхидеи) способны улавливать атмосферную влагу, а мощные ветвистые *ходульные корни* на стволах мангровых деревьев обеспечивают сопротивляемость растений прибойным волнам. Во время отлива деревья возвышаются на корнях, как на ходулях.

Растения, произрастающие на болоте или почвах, бедных кислородом, образуют *дыхательные корни*. Это отростки боковых корней, растущих вертикально вверх или возвышающиеся над водой или почвой. Они богаты воздухоносной тканью — аэренхимой — с крупными межклеточными пространствами, через которые атмосферный воздух поступает в подземные части корней.



135

Каковы особенности строения стебля в связи с выполняемыми функциями?

Стебель — осевая часть побега растений, состоящая из узлов и междоузлий. Он выполняет главным образом опорную (механическую) и проводящую функции, обеспечивая наиболее благоприятное для фотосинтеза расположение листьев и передвижение веществ. В многолетних стеблях могут откладываться запасные питательные вещества. Молодые стебли активно участвуют в фотосинтезе. По характеру и направлению роста стебли бывают *прямостоячие* (сосна, ель, береза, пшеница и др.), *стелющиеся* (клюква, горец птичий), *лазящие* (горошек мышиный, плющ обыкновенный), *вьющиеся* (хмель, фасоль многоцветная и др.).

Стебель растет в высоту (длину) за счет деления и роста клеток конуса нарастания верхушечной почки.

Анатомическое строение стебля соответствует его главным функциям. В нем развита система проводящих тканей, которая связывает воедино все органы растения. С помощью

механических тканей стебель поддерживает все надземные органы и выносит листья в благоприятные условия освещения. В стебле имеется система меристем, поддерживающих нарастание тканей в длину и толщину. Нарастание стебля в толщину обеспечивается вторичной образовательной тканью — камбием. У древесных семенных растений камбиальное утолщение может продолжаться долгие годы. Гигантская секвойя образует ствол толщиной свыше 10 м. Кроме того, камбий, расположенный в стебле в виде кольца, обеспечивает определенное постоянство в расположении и составе откладываемых им элементов разных тканей.

Стебель липы имеет типичное для древесных растений строение (рис. 47). В центре расположен небольшой участок живых тонкостенных клеток *сердцевины*, в которых накапливаются запасные питательные вещества. Сердцевина окружена толстым слоем *древесины (вторичной ксилемы)*, составляющей около 90 % всего объема стебля. В состав древесины входят *водопроводящие элементы (сосуды)*, *механическая ткань (склеренхима)*, *паренхима*.

В древесине видны разной ширины *годовые кольца*, или кольца прироста. Каждое такое кольцо образуется за счет развития *камбия* в течение одного вегетационного периода. Работа камбия периодична. Наивысшей активностью он обладает весной, когда в большом количестве образуются сосуды большого диаметра и крупные клетки паренхимы. К осени сосудов образуется меньше и они более узкие, клетки паренхимы становятся меньших размеров. Помимо этого осенью формируется много древесинных волокон. В осенне-зимний период деятельность камбия прекращается, а весной вновь возобновляется. Наличие различных клеток в раннем и более позднем приростах позволяет обнаружить границу между годовыми кольцами. Этим пользуются для установления возраста стебля по поперечным срезам (спилам), подсчитывая число годовых колец. По их ширине можно судить о погодных условиях в разные годы. У тропических растений, которые растут непрерывно в течение года, годовые кольца практически незаметны.

Снаружи от камбия расположен комплекс тканей — *вторичная кора*. В ее состав входят вторичная флоэма (луб), остатки первичной флоэмы и первичной коры, а также

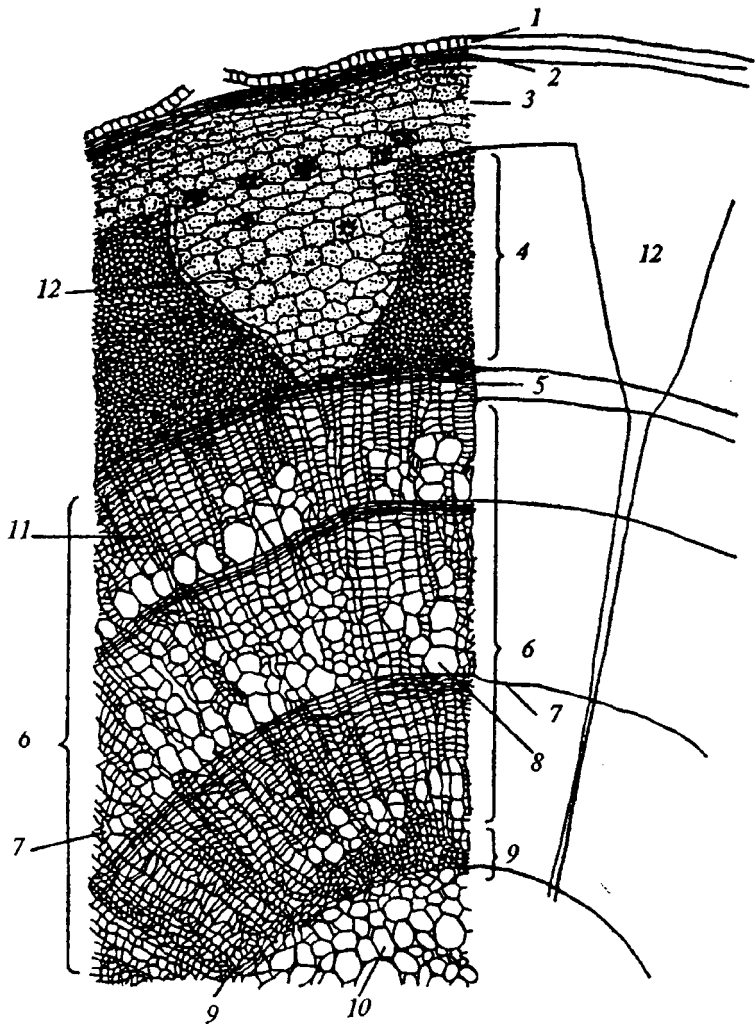


Рисунок 47. Строение стебля липы (возраст — 3 года): 1 — эпидерма; 2 — перидерма; 3 — первичная кора; 4 — луб; 5 — камбий; 6 — три годичных слоя древесины; 7 — граница между годичными кольцами; 8 — крупные сосуды; 9 — первичная древесина; 10 — сердцевина; 11, 12 — соответственно вторичный и первичный сердцевинные лучи

вторичная покровная ткань — перидерма, образованная на поверхности ствола на смену эпидерме. Позднее первичная кора становится неразличимой, а из наружных слоев вторичной коры на третий-пятый год у большинства древесных растений формируется третичная покровная ткань — *корка*.

Луб состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами вертикальных тяжей лубяной паренхимы и лубяных волокон. По ситовидным трубкам осуществляется передвижение со скоростью 1 м/ч органических веществ (растворов сахара, аминокислот, нуклеотидов, органических кислот и др.), синтезированных в листьях, к другим органам растения.

Лубяные волокна чаще всего залегают в виде прослоек так называемого твердого луба, между которыми и под их защитой находятся живые тонкостенные элементы мягкого луба — *лубяная* паренхима, играющая роль запасующей ткани. С возрастом живые элементы луба и древесины отмирают, в результате чего луб обычно через год теряет способность к массовому транспорту веществ; в древесине этот процесс идет медленнее.



136 Что представляет собой побег и как он развивается?

Надземная часть растения представляет собой *побег* или *систему побегов*. Побег — это единый орган высшего растения, все части которого формируются из конуса нарастания, скрытого в почке, и обладают единой проводящей системой.

Побег состоит из стебля и расположенных на нем листьев и почек. Место прикрепления листа к стеблю называется *узлом*, а участок между двумя соседними узлами — *междоузлием*. Угол между стеблем и листом именуется *пазухой листа*.

Почка — это зачаточный побег с очень укороченными междоузлиями. Центральную часть в почке занимает зачаточный стебель, на верхушке которого находится *конус нарастания*, представляющий собой образовательную ткань. На стебле расположены зачаточные листья. Почка со всех сторон покрыта чешуйками, предохраняющими зачаточные листья и конус нарастания от низких и высоких температур. Для выполнения защитной функции у почечных чешуй формируется пробковый камбий, образуется густое опушение, выделяются смолистые вещества и т.п.

Весной почки деревьев и кустарников набухают, меристематические клетки конуса нарастания начинают интенсивно делиться, стебель растет, почечные чешуйки раздвигаются, между ними появляются кончики зеленых листьев.

Одновременно разрастаются и листья, в результате чего формируется побег. Побег, развивающийся из почки в течение одного вегетационного периода, называется годичным побегом.

По строению различают *почки вегетативные* и *генеративные*, или *цветочные*. В вегетативной почке расположены укороченный стебель и зачаточные листья. В цветочных почках, кроме стебля и листьев, имеются зачатки цветков или одного цветка.

Генеративные почки многих растений можно отличить от вегетативных и по внешнему виду: они более крупные, на верхушке — округлые.

По расположению на стебле различают верхушечные, боковые и пазушные почки. *Верхушечные почки*, расположенные на верхушке побега, обеспечивают нарастание стебля в высоту (длину). *Боковые почки* закладываются в пазухах листьев и развиваются в боковые побеги. В результате происходит ветвление стебля и формируется надземная часть растения.



137

Каковы особенности строения листа в связи с выполняемыми функциями?

Лист — один из основных органов растений, занимающий боковое положение на стебле и выполняющий функции фотосинтеза, транспирации (испарение воды растением) и газообмена (доставка к тканям и выведение из них диоксида углерода и кислорода).

Листья весьма разнообразны по форме и внутреннему строению. У двудольных они обычно состоят из плоской расширенной части — *пластинки* и *стеблевидного черешка*. У основания некоторых листьев образуются мелкие, чешуевидные или листовидные структуры, называемые *прилистниками*. Многие листья лишены черешков, их называют *сидячими*. У большинства однодольных их основание расширено в охватывающее стебель *влагалище*. У ряда злаков влагалища закрывают все междоузлие.

Расположение листьев на стебле может быть *спиральным* (очередным), *супротивным* (попарным) или *мутовчатым* (по три или больше листьев в узле).

Различают листья *простые* (с одной пластинкой) и *сложные* (с несколькими пластинками). Листовые пластинки могут быть линейными, округлыми, яйцевидными, почковидными, копьевидными, стреловидными и др.

Типичное анатомическое строение листовой пластинки отражает ее приспособленность к выполняемым функциям (рис. 48).

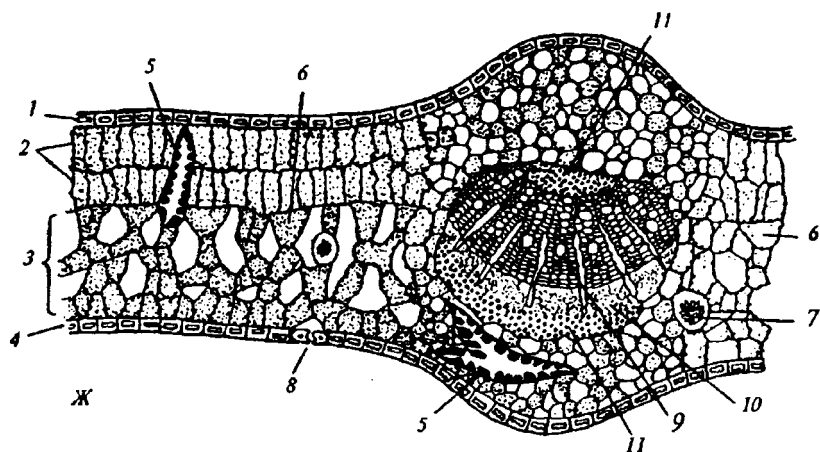


Рисунок 48. Анатомическое строение листа (камелия японская): 1 — верхний эпидермис; 2, 3 — столбчатая и губчатая паренхима соответственно; 4 — нижний эпидермис; 5, 6 — опорные и собирательные клетки; 7 — клетка с друзами; 8 — устьице; 9 — ксилема; 10 — флоэма; 11 — склеренхима

С обеих сторон она покрыта *кожицей* (*эпидермисом*). В клетках кожицы, как правило, нет хлоропластов, поэтому они беспрепятственно пропускают свет к основным тканям листа. Наружные стенки клетки кожицы, особенно с верхней стороны листа, утолщены и покрыты защитным слоем воска или воскоподобного вещества.

Особенности анатомического строения листа определяются его главной функцией — фотосинтетической. Поэтому важнейшей тканью листа является *хлорофиллоносная паренхима* (*хлоренхима*). Эта ткань образует мякоть листа, или *мезофилл*, в клетках которого сосредоточены хлоропласты и происходит фотосинтез. Остальные ткани обеспечивают нормальную работу мезофилла. Покровная ткань — эпидермис — регулирует газообмен и транспирацию. Система разветвленных проводящих

пучков, которые пронизывают листовую пластинку во всех направлениях (жилкование листа), снабжает лист водой и обеспечивает отток органических веществ к другим органам растения. Механические ткани (склеренхима, колленхима) совместно с живыми клетками мезофилла и эпидермиса обеспечивают определенную структуру и высокую прочность листовой пластинки. Поэтому сравнительно тонкие и нежные листья способны занимать в пространстве такое положение, при котором создаются наилучшие условия освещения и газообмена.

Мезофилл чаще всего дифференцирован на *палисадную (столбчатую) и губчатую паренхиму*. Обычно палисадная паренхима располагается на верхней стороне листа, а губчатая — на нижней (см. рис. 48). У ксерофитов (растения засушливых местообитаний) первая часто находится с обеих сторон листа, а у кукурузы и других злаков различия между двумя типами паренхимы практически отсутствуют.

Клетки палисадного мезофилла вытянуты перпендикулярно поверхности листа и расположены в один или несколько слоев. В губчатом мезофилле клетки соединены более рыхло, и межклетники в этой ткани бывают очень большими по сравнению с объемом самих клеток.

Палисадная паренхима содержит примерно 75—80 % всех хлоропластов листа и выполняет основную работу по ассимиляции диоксида углерода.

В губчатой ткани интенсивность фотосинтеза ниже, чем в столбчатой, но зато здесь активно идут процессы транспирации и газообмена.

Расположение устьиц преимущественно на нижней стороне листа имеет важное экологическое значение. Во-первых, нижняя сторона листа меньше нагревается на свету, чем верхняя, поэтому потеря воды листом в процессе транспирации происходит медленнее через устьица, расположенные в нижнем, а не в верхнем эпидермисе. Во-вторых, главным источником диоксида углерода в атмосфере является «почвенное дыхание», т.е. выделение CO_2 в результате жизнедеятельности почвенных микроорганизмов (бактерий, цианобактерий, грибов и др.) и дыхания корней растений. Поэтому припочвенный слой воздуха обычно обогащен углекислым газом, который по градиенту концентрации диффундирует вверх и проникает в устьица в ткани листьев.

Анатомическая структура листа чрезвычайно пластична и реагирует на меняющиеся условия среды, особенно на водный и световой режим.



138

Что такое видоизмененные побеги, каково их строение и функции?

У растений нередко развиваются *видоизмененные побеги*. Они выполняют ряд функций: опорную, отложение запасных питательных веществ и воды, вегетативное размножение, защищают их от поедания, образуют цветки и соцветия.

Видоизмененные побеги бывают как *подземные*, так и *надземные*. Типичными подземными побегами являются: корневище, клубень, луковица и клубнелуковица. Все они имеют сходные черты строения: узлы, междоузлия, верхушечные и боковые почки, видоизмененные листья.

Корневище — подземный побег многолетних трав, полукустарников и кустарников. Внешне корневище похоже на корень, но от истинного корня отличается обычно горизонтальным расположением в почве, наличием чешуевидных листьев, рубцов от опавших листьев, почек и придаточных корней, отсутствием корневого чехлика. Внутреннее строение корневища типично стеблевое. Из почек корневища ежегодно развиваются надземные побеги, отмирающие осенью. Старые части корневища тоже постепенно отмирают, связь между отдельными группами побегов нарушается, в результате чего со временем из одного растения с разветвленным корневищем развивается несколько новых (пырей ползучий, мать-и-мачеха, сныть, ландыш, купена и др.).

Таким образом, корневища являются запасными органами и обеспечивают возможность вегетативного размножения и расселения растений.

Клубень — видоизмененный побег с сильно утолщенным стеблем, в котором накапливаются запасные питательные вещества.

Клубни бывают подземные и надземные. *Подземные клубни* возникают как утолщения на тонком безлистном подземном побеге — stolone (картофель, топинамбур). Место

прикрепления клубня к столону является основанием клубня. На клубне развиваются верхушечные и боковые почки-*глазки*.

Надземные клубни развиваются у капусты кольраби, некоторых орхидных.

Луковица — подземный укороченный побег с сочными листьями (запасующими питательные вещества), прикрепленными к короткому стеблю, называемому *донцем*. На верхушке донца располагается верхушечная почка, а в пазухах сочных чешуй — боковые почки, дающие начало молодым луковицам-деткам (лук репчатый, чеснок). Снаружи луковица у многих растений покрыта сухими чешуями, выполняющими защитную функцию. Луковицы могут возникать как видоизменения не только подземных, но и надземных побегов. Например, маленькие луковицы (бульбочки) развиваются в пазухах листа (у некоторых лилий) или в соцветиях (у некоторых видов лука).

Клубнелуковица внешне похожа на луковицу, но отличается от нее сильно разросшимся донцем. Клубнелуковицы образуются у безвременника, гладиолуса, шафрана. Для многих растений характерны видоизмененные надземные побеги. При этом видоизменяются как отдельные части побега (стебель, листья, почки), так и побег в целом. У обыкновенной, или кочанной, капусты образуется *кочан*, состоящий из короткого стебля с многочисленными толстыми, перекрывающими друг друга листьями, почти лишенными хлоропластов. Кочан по существу представляет собой метаморфизированную гигантскую почку, т.е. зачаточный побег.

Растения с видоизмененными побегами наиболее часто встречаются в засушливых районах, где они испытывают недостаток влаги, поэтому у вегетативных органов растений начинает преобладать функция запасания воды. Растения с такими побегами называют *суккулентами*. У суккулентов вода может запасаться в листьях (листовые суккуленты) и в стеблях (стеблевые суккуленты). Листовыми суккулентами являются многочисленные виды очитков, молодило, агава, алоэ, а среди стеблевых наиболее известны кактусы, молочаи.

Довольно распространенными видоизменениями частей побега являются *колючки*. У некоторых растений в колючки превращаются листья (у барбариса, кактусов), прилистники (у белой акации) или черешок листа после опадения листовой пластинки (у астрагалов). У боярышника, жостера, дикой

яблони, дикой груши в колючку превращается стебель некоторых боковых побегов. У гороха, горошков и других лазающих растений верхняя часть сложного листа, а у винограда побеги превращаются в *усики*.



139

Каковы особенности строения и размножения мхов как наиболее примитивных растений?

Моховидные — это самая примитивная, обособленная группа растений. У них отсутствуют корни; прикрепление к субстрату и всасывание воды с растворенными минеральными солями у них осуществляют одно- или многоклеточные ризоиды — выросты эпидермы. У большинства моховидных тело расчленено на стебель и листья, но встречаются и талломные, или слоевищные, формы.

подавляющее большинство моховидных — многолетние растения размером от 1 мм до нескольких сантиметров. Вегетативные органы листостебельных мхов включают ассимиляционную, проводящую, запасную и покровную ткани. Однако в отличие от других растений у них отсутствуют ксилема и флоэма.

Это единственная группа растительного мира, чья эволюция связана с регрессивным развитием спорофита и преобладанием в жизненном цикле гаметофита (см. вопрос 132). Спорофит моховидных состоит из коробочки и ножки, которая внедряется в ткань гаметофита (взрослого мха) и доставляет спорофиту воду и питательные вещества. Спорофит лишился самостоятельности и полностью зависит от гаметофита.

Основная функция спорофита — образование гаплоидных спор, которые в благоприятных условиях прорастают. С момента прорастания споры начинается развитие полового поколения моховидных. Прежде всего развивается разветвленная нитчатая (у большинства мхов) или пластинчатая (у сфагнума) протонема, на которой закладываются почки. У одних мхов из почек протонемы развиваются гаметофиты в виде пластинчатого слоевища, у других — в виде листостебельных побегов.

На гаметофитах развиваются антеридии и архегонии.

Современные моховидные представлены примерно 15 000 видов. Особенно широко распространены они в северном полушарии. Заселив на больших площадях многие влажные местообитания (на болотах, иногда в лесах), они издавна прочно заняли свое особое место в биосфере и сохранили его несмотря на резкие, иногда продолжительные изменения климата, почв и растительного покрова. Мхи способны впитывать и удерживать большое количество воды, благодаря чему играют значительную роль в регулировании водного баланса ландшафтов. Кроме того, они обеспечивают равномерный перевод поверхностного стока вод в подземный, предохраняя тем самым почвы от эрозии. *Сфагновым мхам* принадлежит ведущая роль в образовании торфа, который широко используется в качестве топлива и органических удобрений, сырья для получения ряда ценных веществ (этилового и метилового спиртов, воска, уксусной кислоты и т.п.).



140 Каково строение и размножение папоротников?

Папоротниковидные возникли вместе с хвощевидными, древнейшие ископаемые формы которых известны с девона. В карбоне крупные древовидные папоротники наравне с другими споровыми растениями составляли обширные влажные леса, остатки которых дают теперь залежи каменного угля. К нашему времени сохранилось примерно 12 000 видов папоротников, распространенных по всему земному шару, особенно во влажных тропических лесах, где встречаются древовидные формы, достигающие в высоту 20—25 м.

Большинство современных папоротниковидных — наземные многолетние растения, однако есть и водные формы, а в тропических лесах немало эпифитов, растущих на стволах и ветвях деревьев. Папоротники умеренной зоны Северного полушария растут в сырых тенистых лесах, по кустарникам, лесным оврагам, сырым лугам, на кочках по болотам и даже в сухих сосняках (например, орляк обыкновенный).

Листья папоротников (часто их называют вайями) крупные, с перисто-рассеченной листовой пластинкой, с хорошо

развитой проводящей системой. Общий черешок листа прикрепляется к подземному стеблю, представляющему собой корневище. Корни у папоротников придаточные.

Листья папоротников, возникшие в результате уплощения крупных ветвей, растут подобно стеблям своей верхушкой, образуя при этом характерную разворачивающуюся «улитку». Размеры листьев колеблются от 1—2 мм до 10 м в длину и более.

У некоторых папоротников (например, у страусника) листья дифференцированы на стерильные (фотосинтезирующие) и фертильные (несущие спорангии). Однако у большинства представителей листья выполняют не только функцию фотосинтеза, но и спорообразования. На нижней стороне листьев летом образуются спорангии, расположенные одиночно или группами.

При созревании спорангии вскрываются, и споры высыпаются, подхватываются и переносятся ветром на огромные расстояния от материнского организма. Споры папоротников гаплоидны. В благоприятных условиях они прорастают в заростки (гаметофиты).

Большинство папоротников — равноспоровые растения; из одинаковых спор развиваются двуполые гаметофиты. У разноспоровых формируются споры двух типов: макро- и микроспоры, из которых развиваются соответственно женские и мужские гаметофиты.

Гаметофиты разноспоровых обычно мелкие, не более 0,5 см в поперечнике, различной формы. Наземные формы зеленые или бесхлорофилльные, подземные вступают в симбиоз с грибами.

Гаметофиты разноспоровых — микроскопических размеров, сильно редуцированы, развиваются на поверхности влажной почвы. К почве гаметофит прикреплен ризоидами. На нижней стороне гаметофита образуются архегонии (с яйцеклеткой) и антеридии, в которых формируются сперматозоиды. Оплодотворение происходит только при наличии воды, обеспечивающей активное движение сперматозоидов к архегонию. Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) дает начало диплоидному зародышу, развивающемуся во взрослое растение.

Папоротниковидные играют значительную роль в природе, являясь важными компонентами многих растительных сообществ, особенно тропических и субтропических лесов.

Некоторые папоротники (нефролепие, адриантум, аспле- ниум и др.) используются как декоративные растения; другие употребляются человеком в пищу (молодые побеги) и для получения лекарств.



141

Каковы особенности строения и размножения голосе- менных?

Голосеменные — древняя группа высших растений. Первые голосеменные растения появились в конце девонского периода, около 350 млн лет назад, вероятно, они произошли от древних папоротниковидных, вымерших в начале каменноугольного периода. В мезозойскую эру — эпоху горообразования, поднятия материков и иссушения климата — голосеменные достигли своего расцвета, но уже с середины мелового периода уступили свое господствующее положение покрытосеменным.

Голосеменные делятся на шесть классов, два из которых (семенные папоротники и беннеттитовые) полностью вымерли, а остальные к настоящему времени значительно сократили свой видовой состав. Отдел современных голосеменных насчитывает более 900 видов. Несмотря на относительно малую численность видов, голосеменные широко распространены по всему земному шару. В умеренных широтах Северного полушария они образуют на огромных пространствах хвойные леса, называемые тайгой.

Современные голосеменные представлены преимущественно деревьями, значительно реже кустарниками и очень редко лианами, травянистых растений среди них нет. Листья голосеменных значительно отличаются от других групп растений не только по форме и размерам, но и по морфологии и анатомии. У большинства видов они игловидные, называемые хвоей, или чешуевидные; у отдельных представителей листья крупные (например, у вельвичии удивительной они достигают 2—3 м в длину), перисторассеченные, двулопастные и др. Они располагаются поодиночке, по два или несколько в пучках.

Водопроводящая система (ксилема) голосеменных состоит преимущественно из трахеид, и лишь у некоторых групп имеются настоящие сосуды.

Подавляющее большинство голосеменных — вечнозеленые, одно- или двудомные растения с хорошо развитыми стеблем и корневой системой, образованной главным и боковыми корнями. Размножаются семенами, которые формируются из семязачатков. Семязачатки голые (отсюда название отдела), расположены на мегаспорофиллах или на семенных чешуях, собранных в мегастробилы. У разноспоровых голосеменных стробилы дифференцированы на микростробилы (мужские шишки), образованные только микроспорофиллами, и мегастробилы (женские шишки), состоящие из мегаспорофиллов. У хвойных мегаспорофиллы практически не различимы в общей слитной структуре семенной чешуи. Стробилы бывают одиночными, но чаще всего они соединяются в группы, аналогичные соцветиям покрытосеменных растений.

В цикле развития голосеменных наблюдается последовательная смена двух поколений — спорофита и гаметофита — с господством спорофита. Гаметофиты сильно редуцированы, причем мужские гаметофиты не имеют антеридиев.

Чередование поколений у голосеменных целесообразно рассмотреть у *однодомного* растения — сосны обыкновенной (рис. 49).

В мае у основания молодых побегов сосны образуются пучки зеленовато-желтых мужских шишек длиной 4—6 мм и диаметром 3—4 мм. На оси такой шишки расположены многослойные чешуйчатые листочки, или микроспорофиллы. На нижней поверхности микроспорофиллов находятся два микроспорангия — *пыльцевых мешка*, в которых образуется пыльца. Каждое пыльцевое зерно снабжено двумя воздушными мешками, что облегчает перенос пыльцы ветром. В пыльцевом зерне имеются две клетки, одна из которых впоследствии при попадании на семязачаток формирует пыльцевую трубку, другая после деления образует два спермия.

На других побегах того же растения образуются женские шишки красноватого цвета. На их главной оси располагаются мелкие прозрачные крошечные чешуйки, в пазухах которых сидят крупные толстые, впоследствии одревесневающие чешуи. На верхней стороне этих чешуй расположены по два семязачатка, в каждом из которых развивается *эндосперм* — *женский гаметофит*, а также два очень упрощенных архегония



Рисунок 49. Схема цикла развития сосны обыкновенной: 1 — ветка спорофита с женскими и мужскими шишками; 2 — женская шишка первого года жизни (а — общий вид, б — в разрезе, в — зрелая женская шишка); 3 — семенная чешуя с семязачатками; 4 — семязачаток в продольном разрезе; 5 — мужская шишка; 6 — мужская шишка в разрезе; 7 — микроспорангий; 8 — пыльцевое зерно; 9 — семя (продольный разрез); 10 — семенная чешуя с семенем; 11—14 — прорастание семени

с крупной яйцеклеткой в каждом из них. На верхушке семязачатка имеется отверстие — пыльцевход.

Поздней весной или в начале лета созревшая пыльца разносится ветром и попадает на семязачаток (опыление). Через пыльцевход пыльца втягивается внутрь семязачатка, где и прорастает в пыльцевую трубку, которая проникает к архегониям. Образовавшиеся к тому времени два спермия по пыльцевой трубке попадают внутрь семязачатков. Затем один из спермиев сливается с яйцеклеткой, другой отмирает. Из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) формируется зародыш семени, а семязачаток превращается в семя. Семена у сосны созревают на второй год, высыпаются из шишек и, подхваченные животными или ветром, переносятся на значительные расстояния.

По своему значению в биосфере и в хозяйственной деятельности человека хвойные занимают второе место после покрытосеменных, далеко превосходя все остальные группы высших растений. Это самая многочисленная группа голосеменных, которая насчитывает в настоящее время не менее 560 видов, образующих леса на обширных пространствах Северной Евразии и Северной Америки. Наибольшее число видов сосны, ели, лиственницы встречается у побережий Тихого океана.

Хвойные имеют огромное водоохранное и ландшафтное значение, служат важнейшим источником древесины, сырья для получения канифоли, скипидара, спирта, бальзамов, эфирных масел для парфюмерной промышленности, лекарственных и других ценных веществ. Некоторые хвойные культивируются как декоративные (пихты, туи, кипарисы, кедры и др.). Семена некоторых сосен (сибирской, корейской, итальянской) употребляются в пищу; из них также получают масло.

Представители других классов голосеменных (саговниковые, гнетовые, гинкговые) встречаются значительно реже и менее известны, чем хвойные. Однако почти все виды саговниковых декоративны и пользуются широкой популярностью у садовников. Вечнозеленые безлистные невысокие кустарники эфедры (класс гнетовых) служат источником сырья для получения алкалоида эфедрина, который применяется как средство, возбуждающее центральную нервную систему, а также при лечении заболеваний аллергического характера.



Покрытосеменные, или цветковые, растения составляют наиболее совершенную и обширную группу высших растений. Отдел включает более 500 семейств, около 13 тыс. родов и примерно 250 тыс. видов, распространенных по всему земному шару, особенно во влажных тропиках.

Предполагают, что покрытосеменные произошли от голосеменных в начале мелового периода мезозойской эры (около 125 млн лет назад). К концу мелового периода они занимают господствующее положение в растительном мире благодаря высокой эволюционной пластичности по сравнению с другими высшими растениями.

Важнейший признак покрытосеменных — наличие цветка — видоизмененного спороносного побега, приспособленного для семенного размножения. Появление цветка сыграло исключительно важную роль в их эволюции.

Семязчатки (семяпочки) у цветковых растений заключены (в отличие от голосеменных) в полость завязи пестика и тем самым защищены.

Пыльца цветковых растений попадает сначала на рыльце пестика, предназначенного для улавливания пыльцы, а далее — в пыльцевход семязчатка, что является важной отличительной чертой цветковых от голосеменных.

Гаметофиты (женский — зародышевый мешок, мужской — пыльцевое зерно) крайне упрощены и развиваются значительно быстрее, чем у голосеменных, в связи с чем они утратили гаметангии — антеридии и архегонии. Кроме того, гаметофиты полностью зависят от спорофита и всегда находятся под его защитой.

Для цветковых растений характерно *двойное оплодотворение*: один спермий сливается с яйцеклеткой с образованием зиготы, из которой развивается зародыш; второй спермий — с центральным диплоидным ядром или двумя полярными ядрами, образуя триплоидную клетку, из которой впоследствии формируется эндосперм с большим запасом питательных веществ.

Спорофит покрытосеменных устроен чрезвычайно разнообразно и представлен различными жизненными формами:

деревья, кустарники, полукустарники, лианы, одно- и многолетние травы.

Покрытосеменные имеют высокоорганизованную проводящую систему: в состав ксилемы входят более совершенные проводящие элементы — настоящие сосуды, в то время как у голосеменных они представлены трахеидами. Помимо этого в отличие от всех остальных растений они имеют ситовидные трубки флоэмы с клетками-спутницами. Их появление повысило эффективность перемещения продуктов фотосинтеза от листьев к стеблю и корню (нисходящий ток), а по сосудам, которые значительно шире трахеид, осуществляется более быстрое передвижение воды и растворенных минеральных солей от корня к стеблю и листьям (восходящий ток).

Первые семенные растения — голосеменные — опылялись пассивно. Их пыльца разносилась ветром и лишь случайно оказывалась около семязачатков. Эволюционный успех цветковых растений в значительной степени был обусловлен параллельным развитием различных групп животных. Яркая окраска цветков, душистый аромат, съедобная пыльца и нектар — все это *средства для привлечения животных-опылителей*. Адаптация цветка, как правило, была направлена на максимальное увеличение шансов для переноса пыльцы насекомыми. Этот процесс более надежен, чем опыление ветром. В частности, растениям, опыляемым насекомыми, не нужны такие большие количества пыльцы, как при опылении ветром.

Признаком успеха покрытосеменных и увеличения их разнообразия является *биохимическая коэволюция*. В некоторых группах покрытосеменных выработалась способность образовывать вторичные метаболиты (алкалоиды, хиноны, эфирные масла, флавоноиды, кристаллы оксалата кальция и др.) — ядовитые для животных вещества, защищающие растения от большинства фитофагов (вредителей).

В результате возникновения разнообразных жизненных форм (деревья, кустарники, травы и др.) покрытосеменные — единственная группа растений, образующая сложные многоярусные сообщества, или *фитоценозы*. Это способствовало более полному и интенсивному использованию ресурсов среды и освоению новых местообитаний.



Цветок — это видоизмененный укороченный побег, приспособленный для размножения покрытосеменных (цветковых) растений. Исключительная роль цветка связана с тем, что в нем совмещены все процессы бесполого и полового размножения, в то время как у водорослей и многих растений они разобщены. В обоеполом цветке осуществляются микро- и мегаспорогенез, микро- и мегагаметогенез, опыление, оплодотворение, образование семян и плодов. Особенности строения цветка позволяют осуществлять перечисленные выше функции с минимальными затратами пластических веществ и энергии.

Цветки отличаются большим разнообразием по деталям строения, окраске и размерам. Крошечные цветки рясковых — около 1 мм в диаметре, а самые крупные цветки (диаметром от 60 см до 1 м и массой 6 кг) — у тропического растения-паразита — раффлезии Арнольди.

Центральной частью цветка, его осью является *цветоложе*, к которому прикрепляются все прочие компоненты цветка. Цветоложе может быть плоским (у пиона), выпуклым (у лютика) или вогнутым (у сливы). Участок побега, несущий на себе цветок, называется *цветоножкой*.

Цветки, не имеющие цветоножки, прикрепляются основанием цветоложа и называются *сидячими* (волчье лыко). У некоторых растений на цветоножке имеются один или два маленьких листика, называемых *прицветничками*.

Наружными элементами цветка являются зеленые (редко ярко окрашенные) *чашелистики*, образующие *чашечку*. Внутри чашечки располагаются *лепестки*, в совокупности составляющие *венчик* (рис. 50).

И чашелистики, и лепестки могут быть свободными (лютик) или сросшимися (картофель, тыква). Чашечка и венчик составляют вместе *околоцветник*. Околоцветник бывает *двойным* (имеется чашечка и венчик), *простым венчиковидным* (тюльпан, ландыш), *простым чашечковидным* (свекла, конопля, крапива). Существуют цветки и без околоцветника (ясень). Околоцветник защищает внутренние части цветка от неблагоприятных условий, а также привлекает своей яркой окраской насекомых-опылителей.

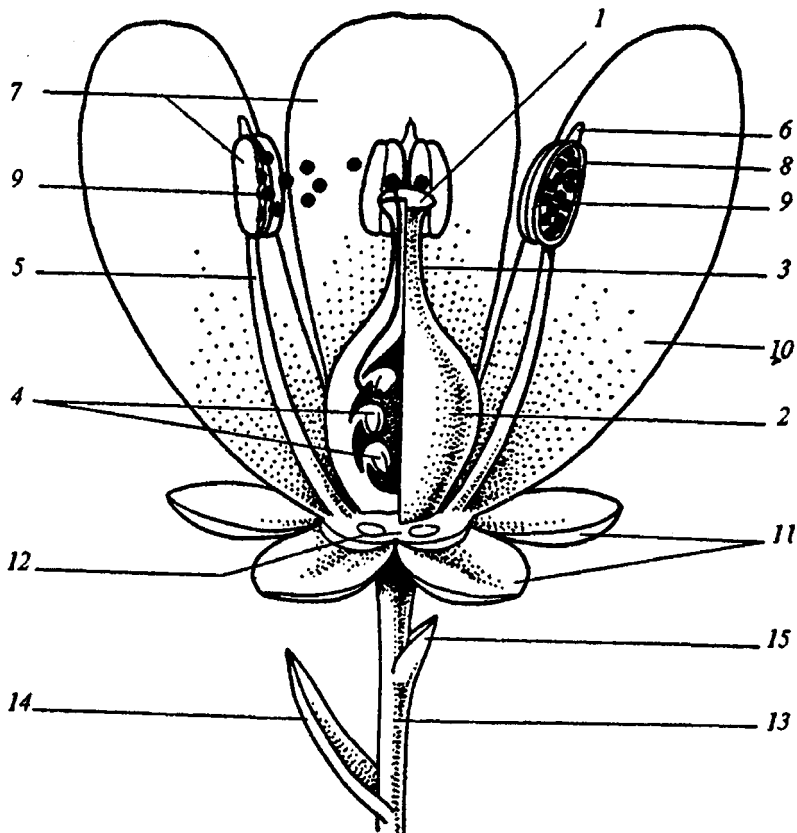


Рисунок 50. Обобщенная схема строения цветка: 1 — рыльце; 2 — завязь; 3 — столбик; 4 — семязачаток; 5 — тычиночная нить; 6 — связник; 7 — пыльник; 8 — пыльник в разрезе; 9 — пыльцевые зерна; 10 — лепесток; 11 — чашелистик; 12 — цветоложе; 13 — цветоножка; 14 — прицветник; 15 — прицветничек

Внутри цветка располагаются *тычинки* (от двух до нескольких десятков), состоящие из тычиночных нитей и пыльников, в которых образуется пыльца.

В самом центре цветка находится один или несколько пестиков. *Пестик* состоит из *завязи* (нижняя расширенная часть), *столбика* и *рыльца*, расположенного на верхушке столбика. У некоторых растений (мак) столбик отсутствует, и тогда рыльце называется сидячим. Рыльце служит для улавливания пыльцы, столбик приподнимает рыльце над завязью, что облегчает улавливание пыльцы, а в завязи расположены семязачатки.

Цветки, имеющие тычинки и пестики, называются *обоеполыми* (картофель, тюльпан, лютик, яблоня). Некоторые цветки имеют только тычинки — их называют *тычиночными* (мужскими), или только пестики, тогда их называют *пестичными*, или женскими. Такие однополые, или раздельнополые, цветки имеются у тополя, кукурузы, огурца и др.

Растения с раздельнополыми цветками могут быть однодомными и двудомными. У однодомных растений мужские и женские цветки размещаются на одном и том же растении (кукуруза, тыква, огурец), у двудомных — на разных особях (облепиха, тополь, конопля).

Столь большое разнообразие в строении цветка связано с возникшими в процессе эволюции различиями в способах опыления.

Для выяснения функционирования цветка необходимо проследить, какие процессы происходят в тычинках и пестиках. Как сказано выше, тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Каждый пыльник образован двумя половинками, в которых развивается по две пыльцевые камеры — спорангии. В них имеются диплоидные клетки, материнские клетки микроспор. Каждая из таких клеток претерпевает мейоз и образует четыре *микроспоры*. Это означает, что в тычинке происходит процесс собственно бесполого размножения, завершающийся образованием громадного количества микроспор. Каждая из микроспор увеличивается в размерах, ядро ее делится митотически, и образуется два ядра — вегетативное и генеративное. На поверхности бывшей микроспоры образуется прочная целлюлозная оболочка с несколькими округлыми порами. В результате каждая микроспора превращается в *пыльцевое зерно* (пыльцу) — *мужской гаметофит* цветковых растений.

У однодольных растений в пыльце, находящейся в пыльнике, генеративное ядро делится митотически с последующим образованием двух неподвижных мужских гамет — спермиев. У двудольных растений образование спермиев происходит позже, когда пыльца попадает на рыльце пестика. Таким образом, зрелое пыльцевое зерно состоит из двух (*вегетативной и генеративной*) или из трех (*вегетативной и двух спермиев*) клеток.

Образование *женского гаметофита* происходит в семязачатке (семяпочке), находящейся внутри завязи пестика. В *семязачатке*

развивается единственный диплоидный мегаспороцит. После мейотического деления из мегаспороцита образуются четыре гаплоидные макроспоры. Три макроспоры разрушаются, а четвертая развивается в зародышевый мешок. Последний растет, его ядро трижды делится митотически, образуя восемь дочерних ядер. Они располагаются по четыре двумя группами вблизи пыльцевхода и на противоположном полюсе. Два полярных ядра перемещаются к центру зародышевого мешка и сливаются, превращаясь в одно диплоидное ядро (в некоторых случаях их слияние происходит позднее, при оплодотворении). Остальные шесть ядер, по три на каждом полюсе, разделяются тонкими клеточными стенками. При этом на полюсе у пыльцевхода образуется яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух клеток-синергид. На противоположном полюсе возникают три клетки-антиподы. Такая восьмиядерная семиклеточная структура — зародышевый мешок — и является зрелым женским гаметофитом, готовым к оплодотворению.

Образование пыльцы и зародышевого мешка у большинства растений завершается одновременно.



144 Что такое соцветия и каково их биологическое значение?

Цветки на побеге располагаются поодиночке или группами. Однако немногие растения имеют одиночно расположенные на концах побегов (маки, тюльпаны) или на стволах и ветвях (гледичия каспийская) крупные яркие цветки. У подавляющего большинства растений цветки собраны в группы, называемые соцветиями.

Соцветие — это побег или система видоизмененных побегов, несущих цветки. Количество цветков в соцветии сильно варьирует — от 1—3 (у гороха) до 600 000 (у некоторых пальм). Размеры соцветий также очень различны: от 2—3 мм до 5 м в диаметре.

Соцветия бывают простыми и сложными (рис. 51). *Простые соцветия* имеют одну ось, на которой на цветоножках или без них располагаются цветки. У *сложных соцветий* от главной оси отходят оси второго порядка (боковые) с расположенными на них цветками.

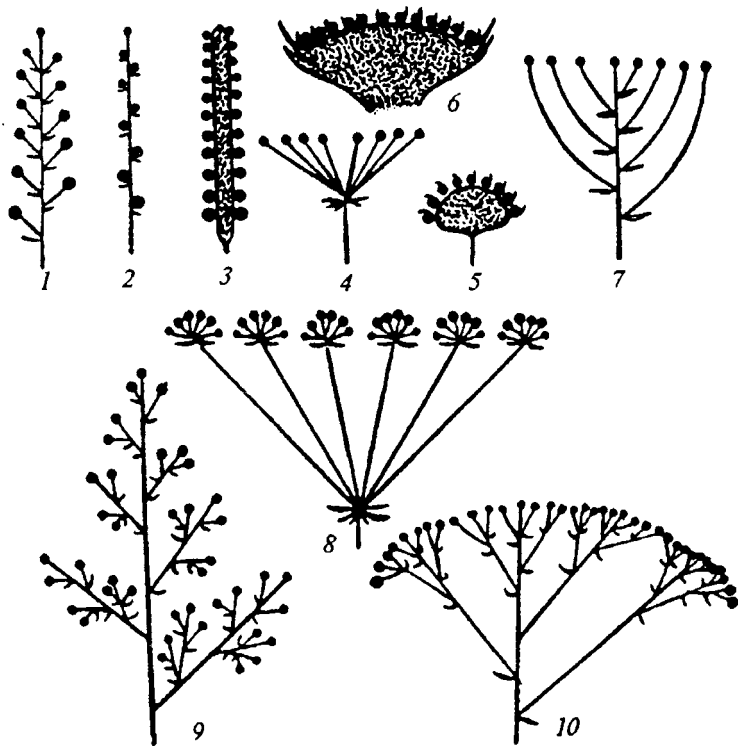


Рисунок 51. Типы соцветий: 1 — кисть; 2 — простой колос; 3 — початок; 4 — зонтик; 5 — головка; 6 — корзинка; 7 — шиток; 8 — сложный зонтик; 9 — метелка; 10 — сложный шиток

В природе наиболее распространены следующие типы простых соцветий:

кисть — соцветие, в котором многочисленные цветки прикрепляются к оси при помощи цветоножек (черемуха, ландыш);

простой колос — сидячие цветки располагаются на длинной оси (подорожник);

початок — в отличие от простого колоса имеет сильно утолщенную ось (кукуруза);

головка — имеет укороченную и утолщенную ось, а цветки располагаются на коротких цветоножках или сидячие (клевер);

корзинка — многочисленные мелкие сидячие цветки располагаются на утолщенном расширенном цветоложе (подсолнечник, ромашка);

простой зонтик — цветки с одинаковой длиной цветоножки отходят от одной точки оси (вишня);

щиток — цветки расположены почти в одной плоскости, а цветоножки имеют различную длину и отходят от оси из разных точек (груша).

Сложные соцветия состоят из простых, расположенных на главной оси. По общему плану строения они сходны с простыми соцветиями и носят одноименные с ними названия — *сложная кисть, сложный колос, сложный зонтик, сложный щиток*. Сложная кисть у таких злаков, как овес, мятлик, называется *метелкой*.

Возникновение соцветий имеет важное биологическое значение, поскольку обеспечивает большую вероятность опыления; маленькие, часто невзрачные цветки в группах становятся более заметными для насекомых-опылителей. У ветроопыляемых растений в соцветиях, находящихся обычно на концах ветвей и не прикрытых листьями, лучше происходит отдача и улавливание пыльцы, разносимой воздушными потоками.



145 Как происходит опыление и оплодотворение у цветковых растений?

Опыление — это перенос пыльцы из пыльников тычинок на рыльце пестика. Различают два типа опыления: *самоопыление* и *перекрестное опыление*. При самоопылении пыльцевые зерна переносятся на рыльце пестика того же цветка (горох, тюльпан). У перекрестноопыляющихся растений осуществляется перенос пыльцы из тычинок цветков одного растения на рыльце пестика другого.

Наиболее часто перекрестное опыление осуществляется насекомыми и значительно реже — ветром (береза, осоки), птицами, водой (водные растения).

В процессе длительной эволюции приспособление цветка к опылению насекомыми привело к формированию ярких, хорошо заметных, часто с приятным запахом цветков с нектарниками, вырабатывающими сладкую сахаристую жидкость. Кроме того, у таких растений образуется много пыльцы, которая служит кормом для ряда насекомых. Привлеченные

яркой окраской или запахом цветка, насекомые, извлекая нектар из глубины цветка, касаются липкой или шероховатой поверхности пыльцевых зерен, которые прилипают к их телу. Перелетев на другой цветок, насекомое переносит часть пыльцы на рыльце пестика.

У некоторых растений цветки приспособлены к опылению определенными насекомыми. Так, цветки душистого табака опыляются только ночными бабочками, клевер ползучий — пчелами, клевер луговой — шмелями.

У цветков ветроопыляемых растений околоцветник отсутствует или плохо развит и не препятствует движению ветра; тычинки длинные, свисающие; пыльца сухая и мелкая, образуется в большом количестве; рыльца пестиков длинные, часто перистые. Большинство ветроопыляемых растений цветет до появления листьев, что облегчает опыление.

При перекрестном опылении, в отличие от самоопыления, у растений повышается уровень гетерозиготности потомства, что позволяет ему легче адаптироваться к постоянному изменению условий среды. В то же время самоопыление имеет одно существенное преимущество в сравнении с перекрестным: оно не зависит от погодных условий и посредников, поэтому осуществляется при любых условиях.

Оплодотворение. Попав на рыльце пестика, пыльцевое зерно начинает прорастать (рис. 52). Из вегетативной клетки развивается длинная пыльцевая трубка (ее рост стимулируют ауксины пестика), которая по тканям столбика дорастает до завязи и далее до семязачатка. Из генеративной клетки к этому моменту образуются два спермия, которые спускаются в пыльцевую трубку.

Пыльцевая трубка входит в семязпочку через пыльцевход, ее ядро дегенерирует, а кончик трубки разрывается, освобождая мужские гаметы. Спермии проникают в зародышевый мешок.

Один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку с образованием зиготы. Из диплоидной зиготы формируется зародыш нового растительного организма. Второй спермий сливается с центральным диплоидным ядром или с двумя полярными ядрами, образуя триплоидную клетку, из которой впоследствии возникает питательная ткань — *эндосперм*. В его клетках содержится запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша растения.

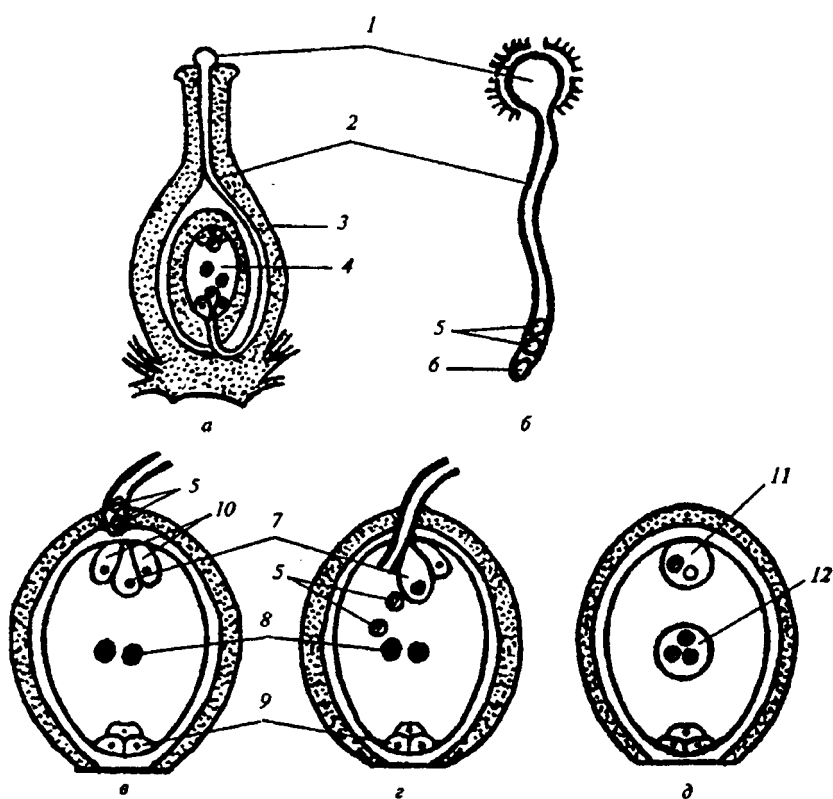


Рисунок 52. Схема двойного оплодотворения у цветковых растений: *а* — продольный разрез пестика; *б* — прорастание пыльцевого зерна; *в* — проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок; *г* — излияние содержимого пыльцевой трубки (двух спермиев) в зародышевый мешок; *д* — зародышевый мешок после оплодотворения: 1 — прорастающее пыльцевое зерно; 2 — пыльцевая трубка; 3 — завязь; 4 — зрелый зародышевый мешок; 5 — спермии; 6 — вегетативное ядро; 7 — яйцеклетка; 8 — полярные ядра; 9 — антиподы; 10 — синергиды; 11 — зигота; 12 — триплоидное ядро эндосперма

Слияние одного спермия с яйцеклеткой, а другого с полярными ядрами — двойное оплодотворение — представляет собой уникальную особенность покрытосеменных. Такой способ оплодотворения был открыт в 1898 г. русским цитологом и эмбриологом С. Г. Навашиным.

После оплодотворения семязпочка разрастается и превращается в семя, а в результате разрастания завязи пестика

формируется плод. Стенки завязи становятся стенкой плода — околоплодником, внутри которого находятся семена.

Благодаря двойному оплодотворению происходит быстрое образование питательной ткани. Двойное оплодотворение ускоряет процесс формирования семени.



146

Что такое плод? Какие типы плодов наиболее распространены в природе?

В результате двойного оплодотворения из семязачатка формируется семя, а завязь превращается в плод. У многих растений в образовании плода участвуют и другие части цветка: разросшееся цветоложе, основания чашелистиков, лепестков (такие плоды называются ложными).

Плод состоит из околоплодника и семян. Околоплодник представляет собой разросшуюся и сильно видоизмененную стенку завязи.

Плод обеспечивает формирование семян, их защиту от неблагоприятных факторов и распространение.

Плоды у растений чрезвычайно разнообразны по консистенции околоплодника (сухие и сочные), числу семян (одни и многосеменные), особенностям вскрывания (вскрывающиеся и невскрывающиеся), наличию приспособлений для распространения, химическому составу. Примеры сухих плодов даны на рис. 53.

У цветковых растений сформировались различные приспособления для распространения семян и плодов. У многих растений плоды распространяются *ветром*. Они имеют небольшие размеры, легкие, часто снабжены крыловидными придатками (береза, клен) или летучками (одуванчик, бодяк).

Плоды некоторых растений распространяются *водой* (ольха, кувшинка, кокосовая пальма). Сочные плоды с яркой окраской и ароматным запахом поедаются многими видами животных. Семена этих плодов не перевариваются и вместе с экскрементами попадают в почву. У сухих плодов развиваются различные прицепки, крючочки, которые цепляются за шерсть животных, одежду человека и переносятся ими (лопух, череда). У некоторых растений созревшие плоды

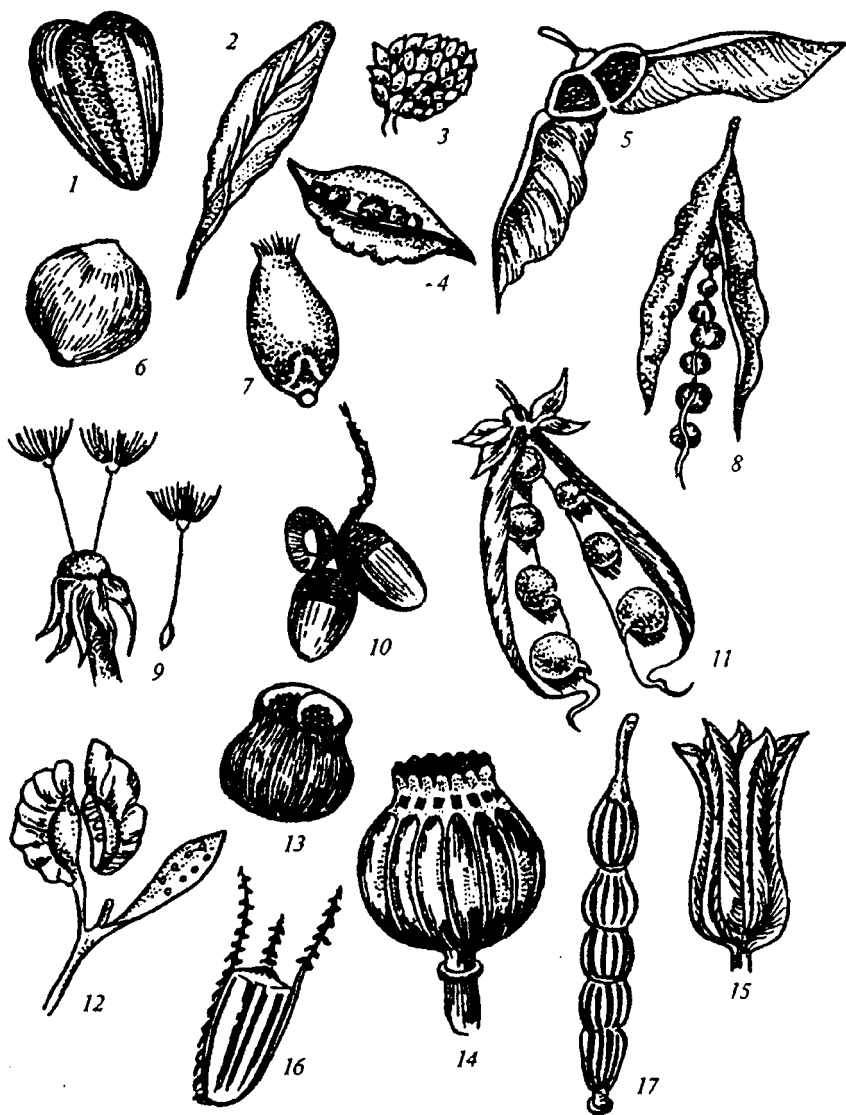


Рисунок 53. Сухие плоды: 1 — семянка; 2 — крылатка; 3 — сборный орешек; 4 — листовка; 5 — двухкрылатка; 6 — орех; 7 — зерновка; 8 — стручок; 9 — семянка с зонтиком; 10 — желудь; 11 — боб; 12 — стручочек; 13, 14 — коробочка; 15 — сборная листовка; 16 — семянка с прицепками; 17 — членистый стручок

растрескиваются, и раскручивающиеся створки околоплодника отбрасывают семена иногда на значительное расстояние (недотрога, бешеный огурец).

Семена и плоды многих растений широко используются как пищевые и кормовые продукты, а также как ценное техническое и лекарственное сырье.



147

Что представляет собой семя и каков его химический состав? Каковы особенности строения семян однодольных и двудольных растений?

После оплодотворения семязачаток покрытосеменных превращается в семя — *орган (в функциональном отношении) расселения растений*.

В типичном случае семя состоит из зачаточного дочернего растения (зародыша) и специализированной запасавшей ткани (эндосперма), окруженных семенной кожурой.

Семенная кожура образуется из покровов семязачатка. Она предохраняет зародыш от механических повреждений, проникновения патогенных микроорганизмов, излишней потери воды. Семена многих растений имеют различные приспособления для распространения — волоски (ивы, тополя), мясистые придатки (для привлечения животных).

Зародыш — это зачаток новой особи, миниатюрный спорофит. У большинства цветковых растений ось зародыша состоит из зародышевого корешка и стебелька, к верхней части которого прикрепляются семядольные листья (*семядоли*). При этом у двудольных растений закладываются две семядоли, у однодольных — одна. Единственная семядоля зародыша злаков называется *щитком*. Она расположена на границе с эндоспермом и при прорастании зерновки способствует поступлению растворенных питательных веществ из эндосперма к зародышу.

Эндосперм — ткань, содержащая питательные вещества. Она формируется не только у однодольных растений, но и у ряда двудольных (лен, укроп, морковь и др.). В триплоидных клетках эндосперма, а также в семядолях зародыша

содержится значительный запас питательных веществ (крахмал, белки, жиры и др.), необходимых для развития зародыша и формирования проростка.

Содержание органических веществ в семенах культурных растений зависит от ряда причин — от биологических свойств вида и сорта, от возраста, условий питания, водоснабжения, температуры, освещения и т.д. По количеству органических веществ в семенах оценивается качество урожая. В зерновых культурах качество зерна определяется прежде всего содержанием белков и крахмала. Наибольшее количество белков содержится в зерне пшеницы и наименьшее — в зерне пивоваренного ячменя. Хлебопекарные качества пшеницы определяются содержанием в ней клейковины.

Бобовые культуры содержат белков в зерне значительно больше, чем зерновые, но уступают им по количеству крахмала. Масличные культуры (подсолнечник и лен) оцениваются по содержанию жиров в семенах. Следует отметить, что качество растительных жиров (масел) определяется соотношением в них насыщенных и ненасыщенных жирных кислот. Данные о содержании органических веществ в семенах (зерне) наиболее распространенных и важных растений представлены в таблице 8.

Таблица 8

Средний химический состав семян
некоторых сельскохозяйственных культур, %

Культура	Вода	Белки	Крахмал, сахара	Целлюлоза	Жиры	Зола
Пшеница	14	16	62	2,5	2,0	2,0
Рожь	14	12	67	2,0	2,0	2,0
Ячмень	14	9	65	5,5	2,0	3,0
Гречиха	14	9	60	9,0	3,0	2,0
Горох	14	20	53	5,5	1,5	3,0
Лен	12	23	16	8,0	3,5	4,0



148

Какие условия необходимы для прорастания семян и как происходит питание и рост проростков?

Прорастание семян — это переход их от состояния покоя к вегетативному росту зародыша и формирующегося из него

проростка. Оно начинается при оптимальном для каждого вида и сорта растения сочетании внутренних и внешних (экологических) факторов — влажности, тепла и свободного доступа кислорода. Кроме того, для прорастания мелких семян, например, у салата, мятликов, многих сорняков, обычно требуется воздействие света.

Зрелые семена в большинстве случаев крайне сухие (их влажность обычно 5—20 %), вследствие чего прорастание невозможно до тех пор, пока они не впитают определенное количество воды, необходимое для метаболической активности. Потребность в воде для набухания зависит от состава семян. Семена с высоким содержанием жиров поглощают воду в количестве 30—40 % от их массы, богатые крахмалом — 50—70, а с большим количеством белка — около 90 % и более.

При набухании семян в клеточных органеллах активизируются окислительно-восстановительные ферменты, усиливающие дыхание и гидролиз белков, углеводов, жиров и других органических соединений, запасующих тканей эндосперма, перисперма и (или) семядолей зародыша. В результате образуются простые водорастворимые соединения, доступные для поглощения клетками развивающегося зародыша. Кроме того, набухание семян сопровождается активированием фитогормонов, регулирующих их прорастание, а также освобождением энергии, которая используется в биохимических процессах зародыша и проростка (синтез пластических веществ, формирование клеточных органелл, деление клеток и др.).

На ранних стадиях прорастание может быть полностью анаэробным, но как только семенная кожура лопается, оно становится аэробным и нуждается в кислороде. *Свободный доступ кислорода* усиливает интенсивность дыхания прорастающих семян в сотни раз. Если почва пересыщена водой, доступное семенам количество кислорода может оказаться недостаточным для такого дыхания, и прорастание станет невозможным. Только у немногих растений (рис, тимофеевка) семена могут прорасти при пониженной аэрации. Оптимальная температура для прорастания семян большинства растений — 25—30°C, а минимальная, при которой семена могут прорасти, колеблется в широких пределах — от 0°C до 15—18°C. Обычно семена растений южного происхождения

прорастают при более высокой температуре, чем семена растений северных и умеренных широт.

При прорастании семени первым появляется *корешок*, или зародышевый корень, который быстро растет и укрепляется в почве, всасывает из нее воду и растворенные минеральные вещества и поставляет их зародышу. Затем начинает расти зародышевый стебелек, который выносит из почвы почечку и семядоли. Из почечки развивается надземная часть растения — стебель с листьями. Такое прорастание называется надземным (огурец, морковь). В том случае, когда семядоли на поверхность почвы не выносятся, а остаются в оболочке семени (горох, пшеница), — прорастание подземное.

Молодые растеньица, которые развиваются из зародыша семени, называются *проростками*. В начальный период своего развития проростки питаются запасными веществами семени, а после образования настоящих листьев переходят на фототрофный способ питания.

Знание особенностей строения, состава и условий прорастания семян различных видов и сортов растений имеет важное значение для подготовки их к посеву и уходу за всходами.

Сроки посева, норма высева и глубина заделки семян зависят от вида и сорта растений, механического состава почвы, ее влажности, климатических условий местности и т.п. Чем тяжелее и влажнее почва, тем на меньшую глубину нужно заделывать семена. Например, посев зерновых (пшеница, рожь) и зернобобовых (горох, люпин) начинают, если почва прогреется до 6—10°C. При этом глубина заделки семян на тяжелых почвах составляет 3—4 см, на легких и средних — 5—8 см. Норма высева для пшеницы и овса — 6,0—7,0; для ячменя — 5,6—6,0; для гороха — 0,8—1,2 млн всхожих семян на 1 га.



149

Каковы отличительные признаки одно- и двудольных растений?

Отдел Покрытосеменные подразделяют на два класса: Двудольные и Однодольные. Представители этих классов растений

различаются прежде всего строением семян: зародыш семени двудольных имеет две семядоли, однодольных — одну (отсюда и название). Другие различия между ними представлены в таблице 9.

Таблица 9

Отличительные признаки
одно- и двудольных растений

Признаки	Однодольные	Двудольные
Корневая система	Мочковатая, главный корень рано отмирает	Стержневая, хорошо развит главный корень
Стебель	Травянистый, не способен к вторичному утолщению, ветвится редко. Проводящие пучки без камбия, разбросаны по всему стеблю	Травянистый или деревянистый, способен к вторичному утолщению, ветвится. Проводящие пучки, имеющие камбий расположены одним большим массивом в центре стебля или имеют вид кольца
Листья	Простые, цельнокрайние, обычно без черешка и прилистников, часто с влагалищем, параллельным или дуговидным жилкованием. Расположение листьев двурядное	Простые или сложные, края рассеченные или зубчатые, часто с черешком, прилистниками, сетчатым или пальчатым жилкованием. Расположение листьев очередное, супротивное
Цветок	Трехчленный, реже двух- или четырехчленный	Пяти-, реже четырехчленный
Опыление	Большинство растений ветроопыляемые	Большинство растений опыляются насекомыми

Среди одно- и двудольных встречаются растения, у которых отдельные признаки не совпадают с перечисленными в таблице. Так, например, у вороньего глаза (класс Однодольные) жилкование листа перистое, а у подорожника (класс Двудольные) — дуговидное и мочковатая корневая система. В этой связи судить о принадлежности растения к тому или иному классу можно только по совокупности признаков.



Класс Двудольные включает более 418 семейств, около 10 тыс. родов и свыше 190 тыс. видов, что составляет примерно 75 % видов цветковых растений. К этому классу принадлежат важнейшие плодово-ягодные (яблоня, груша, вишня, виноград, малина, земляника, цитрусовые), кормовые (турнепс, брюква, клевер, люцерна), прядильные (лен, хлопчатник, конопля), масличные (подсолнечник, клещевина), декоративные (розы, хризантемы, георгины, астры) растения.

Класс Однодольные объединяет около 122 семейств, свыше 3 тыс. родов и около 63 тыс. видов. К ним принадлежат хлебные злаки (пшеница, рис, рожь, ячмень, овес, кукуруза, просо и др.), некоторые овощные (лук, чеснок, спаржа), декоративные (лилии, тюльпаны, гиацинты, орхидеи) растения. Основную массу сенокосов и пастбищ в средней полосе составляют дикорастущие злаки (тимофеевка, лихостов, полевица, мятлик).

Растения каждого семейства имеют общие признаки. У покрытосеменных основными признаками являются строение цветка и плода, тип соцветий, а также особенности внешнего и внутреннего строения вегетативных органов. Сравнительная характеристика некоторых семейств двудольных (крестоцветные, розоцветные, бобовые, пасленовые, сложноцветные) и однодольных (злаки) представлена в таблице 10.

Основные признаки некоторых семейств

Семейство	Формула цветка	Плод
Крестоцветные, или Капустные (более 3,2 тыс. видов)	$*C_4 L_4 T_{2+4} P_1$	Стручок или стручочек
Розоцветные (около 3 тыс. видов)	$*C_5 L_5 T_{\infty} P_{\infty}$ $*C_5 L_5 T_{\infty} P_1$	Сборный орешек Сборная костянка Костянка Яблоко
Бобовые, или Мотыльковые (около 12 тыс. видов)	$\uparrow C_{(5)} L_{(5)} T_{(9)+1} P_1$	Боб
Пасленовые (около 2,9 тыс. видов)	$*C_{(5)} L_{(5)} T_5 P_1$	Ягода Коробочка
Сложноцветные, или Астровые (более 20 тыс. видов)	$*C_0 L_{(5)} T_{(5)} P_1$ (Чашечка превратилась в волоски или отсутствует)	Семянка
Злаки, или Мятликовые (более 10 тыс. видов)	$\uparrow O_{(2)+2} T_3 P_1$	Зерновка

Условные обозначения для составления формулы цветка: * — цветок правильный, \uparrow — цветок неправильный; O — околоцветник простой, состоящий из одних чашелистиков или из одних лепестков; () — срастание частей цветка; ∞ — неопределенно большое число частей цветка; C — чашелистики, L — лепестки; T — тычинки; P — пестики.

одно- и двудольных растений

Соцветие	Примеры
Кисть, реже щиток или метелка	Капуста, брюква, репа, редька, редис, хрен, турнепс, редька дикая, пастушья сумка, ярутка полевая
Одиночные цветки Кисть Зонтик Кисть Одиночные цветки Зонтик или щиток	Шиповник, земляника Малина, ежевика Вишня Черемуха Слива, персик, абрикос Яблоня, груша, айва, рябина
Головка Кисть	Клевер Люпин, люцерна, горох, фасоль, соя, арахис, донник
Кисть или завиток Кисть Одиночные цветки	Паслен, помидор, картофель Табак, белена Дурман
Корзинка: Все цветки трубчатые; все цветки язычковые; цветки в центре трубчатые, по краям воронковидные; цветки в центре трубчатые, по краям ложноязычковые	Бодяк Одуванчик, цикорий Василек Подсолнечник
Сложный колос Метелка Початок	Пшеница, рожь, ячмень Мятлик, полевица, овес, мужское соцветие кукурузы Кукуруза

Глава девятая

Животные



151

Каковы характерные черты организации простейших (гетеротрофных протистов)?

К *простейшим* принадлежит 39 тыс. видов, обитающих на дне, в толще воды морских и пресных водоемов, влажной почве. Более 3,5 тыс. видов являются паразитами человека, животных и растений. Размеры тела простейших в основном микроскопически малые (несколько микрометров), но есть и более крупные (несколько мм и даже см). Общими чертами организации являются:

1. Преимущественно *одноклеточные*, реже *колониальные организмы*. Обмен веществ, раздражимость, размножение и др. функции осуществляются при участии органоидов общего (ядро, ЭПС, АГ, лизосомы, митохондрии, рибосомы и др.) и специального назначения (пищеварительные и сократительные вакуоли, жгутики, реснички). Согласованно функционируя, они обеспечивают возможность существования клетки как целостного самостоятельного организма.

2. Покровы — либо только *плазматическая мембрана* (у амебы), либо еще и ее уплотненный и эластичный слой — *пелликула* (у эвглены, инфузорий). Морские придонные одноклеточные фораминиферы имеют наружный скелет — известковую раковину; планктонные организмы океана — лучевики — внутренний скелет из сернокислого стронция; у пресноводных раковинных амеб наружный скелет состоит из органического вещества.

3. Органоиды движения у корненожек — *ложноножки* (псевдоподии), у жгутиковых — один или несколько *жгутиков*, у инфузорий — многочисленные короткие *реснички*.

4. Они — *гетеротрофы*, питающиеся бактериями, частицами разлагающихся отмерших растений и животных (детритом), а *паразитические формы* — соками, тканью или кровью

хозяина, в котором они обитают. Встречаются миксотрофы, способные к фотосинтезу (эвглена зеленая). Переваривание пищи осуществляется в пищеварительных вакуолях под действием ферментов лизосом. Растворенные питательные вещества поступают в цитоплазму, а непереваренные остатки удаляются из клетки.

5. У пресноводных одноклеточных имеется 1—2 *сократительные вакуоли*, основная функция которых — поддержание постоянства осмотического давления за счет периодического удаления избытка воды, проникающей в цитоплазму простейшего. Побочная функция — выведение некоторых продуктов жизнедеятельности, газообмен.

6. *Газообмен* осуществляется всей *поверхностью клетки*.

7. Размножаются *бесполом и половым способом*. После митотического деления ядра следует деление клетки надвое (амеба, эвглена, инфузория). У малярийного плазмодия делению клетки предшествует многократное деление ядра, после которого плазмодий распадается на множество особей (шизогония). Для всех инфузорий характерен половой процесс — *конъюгация*, при котором две конъюгирующие особи обмениваются наследственной информацией, после чего расходятся. Увеличения числа особей при этом не происходит. У некоторых одноклеточных, в том числе и у малярийного плазмодия, кроме бесполого — шизогонии — происходит и половое размножение.

8. Большинство простейших обладают способностью переносить неблагоприятные условия в состоянии *цисты* — покоящейся стадии. При этом клетка округляется, сжимается; исчезают органоиды движения; клетка покрывается плотной защитной оболочкой. Стадия цисты дает возможность простейшему не только пережить неблагоприятные условия, но и расселяться. Попав в благоприятные условия, протист покидает оболочку цисты и начинает питаться и размножаться.



152

Каковы основные характерные черты организации животных?

Животные образуют самую многочисленную группу живых организмов планеты, насчитывающую более 1,5 млн ныне

живущих видов. Ведя свое происхождение от одноклеточных организмов, они претерпели существенные преобразования, связанные с усложнением организации.

Одной из важнейших черт их организации является морфологическое и функциональное различие клеток тела. В ходе эволюции сходные клетки в теле многоклеточных животных специализировались на выполнении определенных функций и, объединившись, образовали т к а н и. Так произошло «разделение труда» между группами клеток, что позволило им более эффективно выполнять свои функции.

Разные ткани объединились в о р г а н ы, а органы — в соответствующие с и с т е м ы о р г а н о в. Для осуществления взаимосвязи между ними и координации их работы образовались р е г у л я т о р н ы е с и с т е м ы — нервная и гуморальная. Благодаря нервной и гуморальной регуляции деятельности всех систем многоклеточный организм животного работает как единое целое.

Прцветание животных связано с усложнением их анатомического строения и физиологических функций в процессе эволюции. Так, увеличение *размеров тела* животных привело к развитию пищеварительного канала, что позволило им питаться крупным пищевым материалом, поставляющим большое количество энергии для осуществления процессов роста и развития. Развившаяся мышечная и скелетная системы обеспечили передвижение организмов, поддержание определенной формы тела, защиту и опору для органов. Благодаря приобретенной способности к активному передвижению животные получили возможность осуществлять поиск пищи, находить укрытия и расселяться.

С увеличением размеров тела животных возникла необходимость в появлении с п е ц и а л ь н ы х т р а н с п о р т н ы х ц и р к у л я т о р н ы х с и с т е м, доставляющих удаленным от поверхности тела тканям и органам средства жизнеобеспечения — питательные вещества, кислород и ряд других необходимых веществ, а также удаляющих ненужные организму конечные продукты обмена веществ. Такой циркуляторной транспортной системой стала жидкая ткань — кровь.

Параллельно осуществлялось прогрессивное развитие *нервной системы и органов чувств*. Произошло перемещение центральных отделов нервной системы и органов чувств в передний

конец тела животного, в результате чего обособился головной отдел. Такое строение передней части тела животного позволяло ему получать информацию об изменениях в окружающей среде и адекватно реагировать на них.

Половой способ как основной способ размножения животных позволяет поддерживать высокий уровень комбинативной изменчивости, гетерогенность популяций и способствует прогрессивной эволюции.

По отсутствию или наличию внутреннего скелета животные подразделяются на *беспозвоночных* и *позвоночных*. К последним относится тип Хордовые.

Выделяют также две группы животных в зависимости от происхождения ротового отверстия у взрослого организма. Группа *первичноротых* объединяет животных, у которых первичный рот зародыша на стадии гастролы — бластопор — остается ртом взрослого организма. К этой группе относятся животные всех типов, кроме Иглокожих и Хордовых. У последних первичный рот зародыша превращается в анальное отверстие, а истинный рот закладывается вторично в виде эктодермального кармана. Они называются *вторичноротыми* животными.

В зависимости от типа симметрии тела также выделяют две группы животных. Типы Губки, Кишечнополостные и Иглокожие принадлежат к *лучистым*, или *радиально-симметричным животным*, все остальные типы многоклеточных животных — к *двусторонне-симметричным*.

Существует также разделение животных на *двуслойных* и *трехслойных*. Двуслойные животные (Губки и Кишечнополостные) не имеют мезодермы, у них присутствует только экто- и энтодерма. Все остальные типы животных, начиная с типа Плоские черви, имеют три зародышевых листка — экто-, энто- и мезодерму.

Животные играют важную и многообразную роль в природе. Все они — гетеротрофы, питаются готовыми органическими веществами растительного либо животного происхождения. Они образуют обязательный структурно-функциональный блок (трофический уровень) каждого биогеоценоза — консументы. Своей деятельностью они ускоряют биологический круговорот веществ. Велика роль животных и в хозяйственной деятельности человека.



Полостью тела называется пространство, в котором расположены внутренние органы. Эта полость у более низкоорганизованных трехслойных животных является остатком полости бластулы, и производные мезодермы развиваются внутри нее. Поскольку такая полость возникла в онтогенезе впервые, она получила название *первичной*. Единственный тип животных, у которых она сохранилась во взрослом состоянии, — это Круглые черви.

Высшие трехслойные (кольчатые черви, моллюски, хордовые) обладают *вторичной* полостью тела, называемой *целомом*. Целом всегда выстлан эпителием мезодермального происхождения. Во время закладки целома у кольчатых червей мезодермальные клетки, лежащие в первичной полости, делятся, раздвигаются и образуют мезодермальный пузырь, который, увеличиваясь в размерах, вытесняет первичную полость. Образовавшаяся внутри пузыря полость называется вторичной, так как в онтогенезе она возникла после первичной.

Есть животные, лишенные полости тела. Это плоские черви. У них пространство между кожно-мускульным мешком и внутренними органами заполнено клетками паренхимы.

У животных, принадлежащих к типу Членистоногие, в эмбриогенезе развиваются зачатки вторичной полости тела. Однако процесс не доходит до образования развитого целома, его зачатки сливаются с еще существующей у них первичной полостью тела. Поэтому полость тела у членистоногих смешанная.

Функции полости тела разнообразны. Прежде всего она обеспечивает свободное расположение органов. Все виды полостей тела выполняют опорную функцию. Полостная жидкость придает тургор телу кольчатых и в особенности круглых червей. У последних полостная жидкость оказывает сильное давление изнутри на кожно-мускульный мешок, благодаря чему тело напряжено, как струна (функция гидроскелета). У членистоногих в связи с наличием плотной хитинизированной кутикулы полость тела не выполняет опорной функции.

Функцией полости тела является также транспорт питательных веществ и продуктов обмена веществ.

Под мезодермальным эпителием целома у многощетинковых кольчатых червей созревают половые клетки и затем, после разрыва эпителия, выпадают в полость тела (половая функция целома).



154 Кто такие экто- и эндотермные животные?

Все животные получают тепло из двух источников — непосредственно из внешней среды и за счет расщепления органических веществ пищи. В зависимости от того, какой из источников является преобладающим, животные подразделяются на две группы — эктотермных и эндотермных.

Э к т о т е р м н ы м и (пойкилотермными, холоднокровными) называют животных, которые получают тепло преимущественно из внешней среды. Температура тела таких животных близка к температуре внешней среды. Они лишены способности поддерживать температуру тела в узких границах, так как не обладают собственными механизмами образования и сохранения тепла. Активность эктотермных животных зависит от температуры окружающей среды. К этой группе принадлежат беспозвоночные и хордовые животные, за исключением птиц и млекопитающих.

Не следует, однако, считать, что эктотермные животные совершенно лишены способности к терморегуляции. Средством такой регуляции могут служить поведенческие реакции, в частности, соответствующая ориентация животного по отношению к источнику тепла. Многие виды пресмыкающихся способны поддерживать температуру тела в определенных пределах, изменяя свою активность, прячась в тени, закапываясь в песок или вылезая на солнце. Ряд животных способны изменять интенсивность пигментации эпидермиса в зависимости от температуры.

Некоторые животные развили способность повышать температуру тела за счет активизации мышечных движений. Так, за счет дрожи летательных мышц образуется тепло у многих видов насекомых, что позволяет им поддерживать относительно

постоянный уровень активности в определенных температурных границах. Активно плывущие тунцы способны поддерживать температуру тела на несколько градусов выше температуры воды.

Низкие температуры для большинства эктотермных организмов являются ограничивающим фактором. Способом выживания для большинства из них при наступлении периодов с низкими температурами является снижение жизненной активности (оцепенение, спячка). Места обитания с постоянно низкими температурами освоены лишь теми эктотермными организмами, которые в ходе длительной эволюции приобрели ряд адаптаций, препятствующих замерзанию межклеточной воды, денатурации белков и изменению физического состояния липидов. Устойчивость к замораживанию у них достигается механизмами, понижающими точку замерзания жидкостей, например, повышением концентрации солей в крови арктических рыб, замещением части воды органическими растворителями (антифризами), например, глицерином и др.

В наземной среде низкие температуры успешнее переносят животные с мелкими размерами тела (насекомые, клещи, круглые черви и т.п.), благодаря которым они, обитая в ограниченных пространствах, способны использовать малейшие преимущества микроклимата.

При низких температурах преимуществом для эктотермных животных является снижение энергозатрат, а следовательно, резкое снижение потребления пищи. При высоких температурах эктотермные животные избегают излишних потерь воды путем изменения уровня активности и мест локализации. Особенно четко это проявляется у обитателей пустынь и полупустынь.

Вторая группа животных — **эндотермные** (гомойотермные, теплокровные) — приобрела способность поддерживать температуру своего тела на постоянном уровне вне зависимости от температуры внешней среды за счет тепла, образуемого самим организмом в ходе метаболических процессов. К ним принадлежат птицы и млекопитающие. Ферментные системы эндотермных животных адаптированы к функционированию в узком диапазоне температур.

Эндотермные организмы выработали разнообразные приспособления для терморегуляции. Так, снижение теплоотдачи

достигается у них развитым перьевым или волосяным покровом, жировым слоем в подкожной клетчатке, сужением кровеносных капиллярных сосудов кожи. Увеличение теплоотдачи происходит путем потоотделения, расширения капилляров кожи, повышения частоты дыхания и др. Увеличение теплопродукции достигается также повышением потребления пищи, окислением бурого жира, который служит исключительно источником тепла.

Благодаря высокой интенсивности окислительных процессов и наличию комплекса терморегуляционных механизмов эндотермные животные освоили разнообразные географические зоны планеты. Ограничивающим фактором в холодных районах для них является не температура, а пища.

Таким образом, у животных приведенных двух групп разная стратегия освоения жизненного пространства: у эктотермных — пассивный путь, т.е. подчинение жизненных функций ходу внешних температур, у эндотермных — активный путь, связанный с большой затратой энергии, который позволяет им заселять разнообразные места обитания.

155 Каковы особенности дыхания у животных разных групп?

Совокупность процессов, обеспечивающих в организме потребление O_2 и выделение CO_2 , называется дыханием. Различают процессы внешнего и внутреннего дыхания. Внешнее дыхание обеспечивает обмен газов между организмом и внешней средой, внутреннее дыхание — потребление O_2 и выделение CO_2 клетками организма.

Фактором, обеспечивающим диффузию газов через дыхательные поверхности, является разность их концентраций. Движение растворенных газов происходит в направлении из области с их высокой концентрацией в область низкой концентрации.

У мелких организмов газообмен, как правило, осуществляется диффузно всей поверхностью тела. У более крупных животных газы транспортируются к тканям либо непосредственно (трахейная система насекомых), либо с помощью специальных транспортных средств (кровь, гемолимфа).

Количество кислорода, поступающее в ткани животного, зависит от площади газообменной поверхности и разности концентрации кислорода на них. Поэтому во всех органах дыхания наблюдается разрастание дыхательного эпителия. Для поддержания же высокого градиента диффузии кислорода на обменной мембране необходимо движение среды (вентиляция). Оно обеспечивается дыхательными ритмическими движениями всего тела животного (малощетинковый червь трубочник, пиявки), либо определенных его участков (ракообразные), а также работой ресничного эпителия (моллюски, ланцетник).

Ряд достаточно крупных животных не имеет специализированных органов дыхания. У них газообмен осуществляется через влажные кожные покровы, снабженные обильной сетью кровеносных сосудов (дождевой червь). Кожное дыхание в качестве дополнительного характерно для животных, обладающих специализированными органами дыхания. Например, у угрей, имеющих жабры, потребность в кислороде на 60 % обеспечивается за счет кожного дыхания, у лягушек, имеющих легкие, эта величина составляет более 50 %.

Органами дыхания в водной среде являются жабры, в наземно-воздушной — легкие и трахеи.

Жабры представляют собой органы, расположенные вне полости тела в виде эпителиальных поверхностей, пронизанных густой сетью кровеносных капилляров. Жаберное дыхание свойственно многощетинковым кольчатым червям, большинству моллюсков, ракообразным, рыбам, личинкам земноводных. Наиболее эффективно жаберное дыхание у рыб. В его основе лежит явление *противотока*: кровь в капиллярах жаберных лепестков течет в направлении, противоположном току воды, омывающей жабры.

Легкие, как правило, являются внутренними органами и защищены от высыхания. Они представляют собой 1—2 полых мешка. У наземных позвоночных легкие имеют складки, увеличивающие их газообменную поверхность. Различают два их типа: *диффузионные* и *вентиляционные*. В легких первого типа газообмен осуществляется только путем диффузии. Такие легкие имеют относительно небольшие животные: легочные моллюски, скорпионы, пауки. Вентиляционные легкие имеют только наземные позвоночные.

Усложнение строения легких в ряду от земноводных к млекопитающим связано с возрастанием площади дыхательного

эпителия. Так, у земноводных 1 см³ легочной ткани имеет газообменную поверхность 20 см². Аналогичный показатель для эпителия легких человека равен 300 см².

Одновременно с увеличением газообменной поверхности происходит совершенствование механизма вентиляции легких, которая, начиная с пресмыкающихся, осуществляется за счет изменения объема грудной клетки, а у млекопитающих — и с участием мышц диафрагмы. Эти приспособления позволили теплокровным (птицам и млекопитающим) резко повысить интенсивность метаболизма.

Третий тип органов дыхания — *трахеи*. Они представляют собой заполненные воздухом тонкостенные, ветвящиеся неспадающиеся трубчатые впячивания внутрь тела. Трахеи сообщаются с наружной средой отверстиями в кутикуле — дыхальцами. У насекомых их чаще всего 12 пар: 3 пары на груди и 9 пар на брюшке. Дыхальца могут закрываться либо открываться в зависимости от количества кислорода. При высокой степени развития трахейной системы (у насекомых) ее многочисленные разветвления оплетают все внутренние органы и непосредственно обеспечивают газообмен в тканях. Принципиальное отличие трахейного дыхания от легочного и жаберного заключается в том, что оно не нуждается в участии крови как транспортного посредника в газообмене.

Трахейная система способна поддерживать достаточно высокий уровень тканевого дыхания, обеспечивая тем самым высокую физиологическую активность насекомого.

Вентиляция трахей у насекомых в отсутствие полета осуществляется чаще всего ритмическими сокращениями брюшка, а при полете усиливается движениями груди.

Водные личинки некоторых насекомых дышат при помощи *трахейных жабер*. В этом случае трахейная система лишена дыхалец, т.е. она замкнута и заполнена воздухом. Ветви замкнутой трахейной системы заходят в «жабры» — придатки с большой поверхностью и тонкой кутикулой, позволяющей осуществлять газообмен между водой и воздухом трахейной системы. Такие трахейные жабры есть, например, у личинок поденок. У личинок некоторых стрекоз трахейные жабры расположены в полости задней кишки, и насекомое вентилирует их, набирая воду внутрь кишки и выталкивая ее обратно.



156

Какие типы кровеносной системы характерны для животных и в чем их отличия?

У животных встречаются два типа кровеносной системы — замкнутый и открытый (незамкнутый).

В замкнутой кровеносной системе кровь циркулирует в замкнутом контуре, т.е. разносится от сердца по сосудам к органам и тканям и затем по сосудам возвращается к сердцу. Такая система кровообращения имеется у кольчатых червей, головоногих моллюсков, иглокожих и хордовых животных. Ее основными отличительными чертами являются наличие механизмов поддержания высокого давления крови и равномерное ее распределение между внутренними органами, быстрое возвращение крови к сердцу.

В незамкнутой кровеносной системе кровеносные сосуды, идущие от сердца, прерываются, поэтому кровь, прежде чем вернуться к сердцу, течет между органами и тканями. Такая система кровообращения характерна для большинства членистоногих, моллюсков (кроме головоногих).

Особенностью незамкнутой системы кровообращения являются невысокое давление крови, неравномерное ее распределение в органах и медленное возвращение к сердцу.

Незамкнутая система кровообращения имеет свои преимущества. Так, благодаря непосредственному контакту крови с клетками эффективность обмена достаточно высока. Смешивание крови с тканевой и полостной жидкостями увеличивает объем циркулирующей гемолимфы, которая выполняет функцию гидростатического скелета. Так, например, движение беззубки было бы невозможным без периодического нагнетания в щели тканей ноги гемолимфы; у пауков давление гемолимфы обеспечивает разгибание члеников конечностей и т.д.



157

Какие морфологические типы строения сердца существуют у животных?

Движение крови обеспечивается работой сердца, нагнетающего кровь в сосудистую систему. Действие сердца как насоса

основано на способности мышц сокращаться и расслабляться, что приводит к изменению его объема. Все разнообразие в строении таких «насосов» можно свести к трем типам.

Пульсирующие сосуды существуют у кольчатых червей. Кровь в них движется благодаря сокращениям продольного спинного, а нередко и передних кольцевых сосудов. Наличие клапанов в спинном сосуде обеспечивает движение крови только в направлении сзади наперед.

Трубнообразное сердце (рис. 54) имеется у большинства членистоногих. Задний конец трубки слепо замкнут, а полость поделена перегородками, несущими клапанные отверстия, на несколько камер (чаще на 8). Каждая камера снабжена парой боковых щелевидных отверстий — *остий*. Сердечные камеры сокращаются последовательно одна за другой, начиная от заднего конца сердца к переднему. В момент расширения (диастолы) клапаны данной камеры открыты, и кровь поступает в нее как из позади лежащей камеры, так и через остии из полости тела. Во время сокращения (систолы) стенок данной камеры под давлением крови клапаны закрываются, и кровь может двигаться только вперед, в следующую камеру, которая в это время находится в состоянии диастолы. Таким образом, по сердцу проходит волна сокращений от заднего конца к переднему, и кровь движется в головную аорту. Из аорты кровь поступает в полость тела, омывает внутренние органы и ткани, а затем вновь возвращается в сердце.

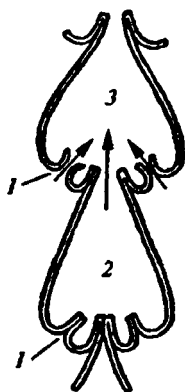


Рисунок 54. Схема работы трубнообразного сердца насекомого: 1 — остии; 2 — камера сердца; 3 — камера сердца в состоянии диастолы

Аналогично устроено сердце у ракообразных, хотя у некоторых из них оно укорочено (содержит меньшее число камер).

Наиболее совершенным является **камерное сердце** моллюсков и позвоночных. У моллюсков сердце имеет чаще всего одно-два предсердия и один желудочек. В желудочке на входе и выходе крови расположены клапаны, обеспечивающие одностороннее ее движение.

С выходом организмов на сушу возникает добавочный круг кровообращения — малый, или легочный. У высших хордовых формируется межжелудочковая перегородка. Поскольку структура четырехкамерного сердца и всей сердечно-сосудистой системы является наиболее совершенной, она рассмотрена более подробно в разделе «Человек и его здоровье» (см. вопрос 199).



158

Каковы особенности строения и функционирования органов выделения у различных групп животных?

Роль органов выделения состоит в удалении из организма продуктов обмена веществ и направлена на обеспечение постоянства внутренней среды организма.

При всем разнообразии органов выделения в основе их функционирования лежат два основных процесса: ультрафильтрация и активный транспорт.

При *ультрафильтрации* жидкость под давлением проходит через полупроницаемую мембрану, которая задерживает белки и другие крупные молекулы, но пропускает воду и низкомолекулярные растворенные вещества.

Активный транспорт представляет собой мембранный транспорт веществ, идущий с затратами энергии.

Все разнообразие органов выделения животных сводят к трем типам: нефридии беспозвоночных, мальпигиевы сосуды насекомых, почки позвоночных. Продуктом их экскреции является моча.

Протонефридии встречаются у плоских червей, не имеющих полости тела (рис. 55, а). Они представляют собой систему ветвящихся каналов, открывающихся наружу отверстием или отверстиями. Внутренние концы канальцев замыкаются конечной,

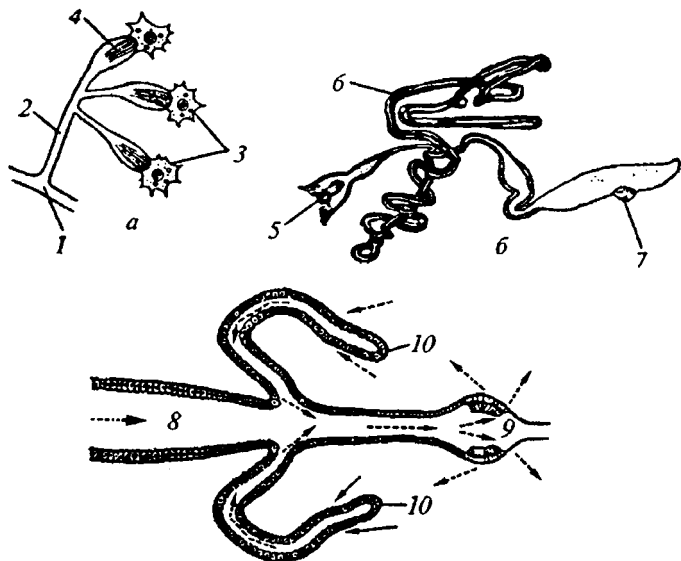


Рисунок 55. Схема строения органов выделения (*а* — протонефридий; *б* — метанефридий; *в* — мальпигиевы сосуды): 1 — главный продольный выделительный канал; 2 — разветвления канальцев; 3 — концевые звездчатые клетки; 4 — пучок ресничек (мерцающее «пламя»); 5 — реснитчатая воронка метанефридия; 6 — каналец метанефридия; 7 — выделительная пора; 8 — средняя кишка; 9 — задняя кишка; 10 — мальпигиевы сосуды

расширенной в виде луковицы или звезды, клеткой с ресничками, выступающими в полость канала. Клетку с одной ресничкой называют *соленоцитом*, с пучком — *пламенной клеткой*, так как биение пучка ресничек напоминает мерцающее пламя свечи. В начальный участок канальца просачивается жидкость с конечными продуктами обмена веществ из окружающей его ткани и выводится из канала наружу биением ресничек.

Метанефридии имеются у животных, обладающих вторичной полостью тела (целомом). Канал неветвящийся. На внутреннем конце он открывается воронкой, обращенной в полость целома (рис. 55, *б*). Как прото-, так и метанефридий функционируют по принципу фильтрации-реабсорбции. Различие заключается в том, что вещества для выведения протонефридиями поступают в канал непосредственно из окружающих тканей, а в метанефридий — из целомической жидкости.

Парные компактные почки моллюсков и ракообразных сходны по строению с метанефридиями и удаляют продукты

обмена из полостной жидкости. Помимо фильтрационно-абсорбционных процессов осуществляется активная секреция в мочевые каналцы некоторых веществ.

Мальпигиевы сосуды насекомых и паукообразных состоят из трубочек, количеством от двух до нескольких сотен (рис. 55, в). Каждый сосуд открывается в кишечник на границе средней и задней кишок, а другой его конец слепо замкнут и омывается гемолимфой.

В механизме функционирования мальпигиевых сосудов отсутствует начальная ультрафильтрация. В просвет сосуда активно транспортируется калий, а за ним под влиянием осмотических сил пассивно следует вода. Жидкость, богатая калием, переходит в заднюю кишку. Там ряд веществ и значительная часть воды реабсорбируются, а мочева кислота выпадает в осадок и затем удаляется из кишечника в смеси с остатками непереваренной пищи.

Почки позвоночных животных функционируют по принципу фильтрации-реабсорбции. Некоторые вещества выводятся путем секреции в каналцах. Фильтрационно-реабсорбционная почка способна перерабатывать большие количества жидкости. При этом часто более 99 % фильтрата реабсорбируется и лишь менее 1 % выводится в виде мочи. При помощи фильтрационной почки из организма легко, без дополнительных механизмов, удаляются все вновь поступившие вещества (если не происходит их реабсорбции).

Строение почек и механизм образования мочи у всех позвоночных животных сходны. Детально они рассмотрены на примере почки человека (см. вопрос 209).



159

Какие виды конечных продуктов азотистого обмена вырабатываются у животных разных групп и в чем причины, определяющие их различия?

При расщеплении белков, нуклеиновых кислот и других азотсодержащих соединений образуются токсичные вещества — аммиак, мочевина и мочева кислота, токсический эффект которых соответственно снижается в приведенном ряду.

В зависимости от того, в какой из этих трех форм преимущественно выделяется азот, животных подразделяют на три группы: *аммониотелические* (выделяющие свободный аммиак), *уреотелические* (выделяющие мочевину) и *урикотелические* (выделяющие мочевую кислоту).

Форма выделения продуктов азотистого обмена тесно связана с условиями жизни животного и обеспеченностью водой. Аммиак весьма токсичен даже в малых концентрациях. Благодаря хорошей растворимости и небольшой молекулярной массе он легко диффундирует через любую поверхность, соприкасающуюся с водой. Аммиак является конечным продуктом азотистого обмена у пресноводных беспозвоночных, костных рыб, личинок и постоянно живущих в воде земноводных.

Наземные животные ограничены в воде: чтобы избежать накопления аммиака в тканях и жидкостях тела, они должны преобразовать его в конечные продукты, нетоксичные для организма. Наземные ресничные черви, взрослые земноводные, млекопитающие выделяют мочевину.

Низкая растворимость мочевой кислоты, выпадение ее в осадок делает ее осмотически неактивной. Для ее выведения из организма вода практически не нужна. Урикотелия в основном характерна для животных, освоивших наземную, в том числе и засушливую, среду (наземные насекомые, чешуйчатые пресмыкающиеся, птицы).



160 Какие типы нервной системы известны у животных?

Выделяют три основных типа структурной организации нервной системы: диффузный, узловой (ганглионарный) и трубчатый.

Д и ф ф у з н а я н е р в н а я с и с т е м а — наиболее древняя, характерна для кишечнорастных. Она представляет собой сетевидное соединение сравнительно равномерно разбросанных по телу нервных клеток. Примитивность такой системы состоит в отсутствии деления ее на центральную и периферическую части, отсутствии длинных проводящих путей. Сеть относительно медленно проводит нервные импульсы

от нейрона к нейрону. Реакции организма на раздражение имеют неточный, расплывчатый характер. Однако множество связей между элементами диффузной нервной системы обеспечивает их широкую взаимозаменяемость и тем самым большую надежность функционирования.

Узловая нервная система типична для кольчатых червей, моллюсков, членистоногих. Для нее характерна концентрация тел нервных клеток с образованием ганглиев (узлов). Тела нейронов, сосредоточенные в ганглиях, образуют центральную часть нервной системы. Резко возрастает роль нервных узлов головного отдела. Происходит дифференцировка нейронов в соответствии с различными выполняемыми функциями. Нейроны, по отросткам которых импульс поступает в нервные центры, называются *центростремительными* (чувствительными), или *афферентными*, а нейроны, по отросткам которых импульс от нервных центров направляется к исполнительным органам (мышцам, железе), — *центробежными* (двигательными), или *эфферентными*. Нервные клетки, воспринимающие возбуждение от одних нейронов и передающие его другим нервным клеткам, называются *вставочными*, или *интернейронами*. Благодаря специализации нейронов нервный импульс стал проводиться по определенным путям, что обеспечило быстроту, точность реакций организма. Такой качественно новый способ ответа организма называется *рефлекторным типом реакции*.

Трубчатая нервная система характерна для хордовых. Такой тип строения нервной системы обеспечивает наибольшую точность, быстроту и локальность ответных реакций. Для него характерна высшая степень концентрации нервных клеток. Центральная нервная система представлена трубчатым спинным и головным мозгом. В процессе эволюции усиливалось развитие головных отделов мозга, возрастала их регулирующая роль. В головном мозге высших позвоночных развился новый отдел — *кора больших полушарий*. Она собирает информацию от всех сенсорных и двигательных систем, осуществляет высший анализ и служит аппаратом условно-рефлекторной деятельности, а у человека — и органом психической деятельности, мышления.

«Платой» за централизацию нервной системы является высокая ее ранимость: повреждение ее отделов приводит, как правило, к нарушению функций организма в целом.



Кишечнополостные — преимущественно морские, радиальносимметричные, свободноплавающие, сидячие или прикрепленные животные, насчитывающие около 10 тыс. видов. Они имеют примитивные черты строения, что дает основание считать уровень их организации низким по сравнению с животными других групп. Главнейшие из них следующие:

— *двуслойный тип строения*: наиболее примитивно устроенные гидроидные полипы по своей организации сходны с гастролой — зародышевой стадией многоклеточных животных. Их мешковидное тело состоит из двух слоев — наружного (эктодермы) и внутреннего (энтодермы), разделенных тонкой неклеточной опорной пластинкой (мезоглеей). Рот ведет в кишечную полость;

— *радиальная симметрия тела*, сформировавшаяся в связи с прикрепленным или малоподвижным образом жизни в водной среде;

— *отсутствие настоящих тканей* у большинства кишечнополостных (кроме коралловых полипов). В состав наружного и внутреннего слоев мешковидного тела входят несколько видов клеток, различных по строению и выполняемым функциям. Так, наружный слой образован эпителиально-мышечными, стрекательными, промежуточными, нервными и пигментными клетками, а внутренний слой — железистыми и пищеварительными клетками. Таким образом, многие процессы жизнедеятельности у кишечнополостных протекают на клеточном уровне;

— *наличие недифференцированных* (промежуточных) клеток, активно делящихся и способных дифференцироваться во все виды постоянных клеток. Этим объясняется большая способность к регенерации — восстановлению утраченных частей тела;

— *диффузный (рассеянный) тип* строения нервной системы, обеспечивающий относительно медленное осуществление только простых рефлексов;

— процесс пищеварения начинается в *кишечной полости* под влиянием ферментов, выделяемых железистыми клетками

внутреннего слоя (как у большинства многоклеточных животных), а заканчивается *внутри пищеварительных клеток* (как у простейших);

— наличие наряду с *половым и бесполого размножения* (почкования), не свойственного подавляющему большинству многоклеточных животных.



162

Каковы характерные черты строения представителей типа Плоские черви?

Известно около 12,5 тыс. видов плоских червей. Свободноживущие черви обитают в морях и пресных водоемах и являются хищниками. Многие виды — паразиты позвоночных животных и человека, вызывающие различные заболевания. Размеры червей — от 1 мм до 10 м.

Тип включает три класса: Ресничные, Сосальщики и Ленточные.

Характерными чертами организации являются:

1. Тело *плоское*, форма — листовидная (у ресничных и сосальщиков) или лентовидная (у ленточных). Впервые в животном мире у представителей данного типа появляется двусторонняя (билатеральная) симметрия тела.

2. В процессе эмбрионального развития у плоских червей закладываются *три зародышевых листка* — эктодерма, энтодерма и мезодерма, т.е. они являются первыми трехслойными животными. Благодаря этому стало возможным развитие тканей и систем органов.

3. Стенку тела образует *кожно-мускульный мешок* — совокупность однослойного эпителия и расположенных под ним нескольких слоев мышц — кольцевых, продольных, косых. Кроме того, от спинной к брюшной стороне идут пучки спинно-брюшных мышц. Движение крупных червей осуществляется при помощи сокращений мускулатуры мешка, а мелких ресничных червей — и за счет биения многочисленных ресничек, расположенных на эпителиальных покровных клетках.

4. *Полость тела отсутствует*. Пространство между стенкой тела и внутренними органами заполнено рыхлой массой

клеток — *паренхимой*. Она выполняет опорную, транспортную функции, а также служит депо запасных питательных веществ.

5. Пищеварительная система состоит из двух отделов: передней кишки (рта и мускулистой глотки, способной у хищных ресничных червей выворачиваться наружу, проникать внутрь жертвы и высасывать ее содержимое) и слепо замкнутой средней кишки. У многих видов от главных участков средней кишки отходят многочисленные слепо замкнутые отростки, проникающие во все участки тела и доставляющие в них растворенные питательные вещества, которые транспортируются диффузно через паренхиму. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот. У паразитов класса Ленточные пищеварительная система отсутствует.

6. Выделительная система *протонефридиального типа* (см. вопрос 167). Через выделительные поры выводятся избыток воды и конечные продукты жизнедеятельности (преимущественно мочевина).

7. Газообмен у свободноживущих ресничных червей осуществляется *поверхностью тела*. У паразитических червей из-за отсутствия кислорода в кишечнике хозяина дыхание анаэробное.

8. Нервная система представлена парными *головными ганглиями* и отходящими от них двумя *продольными стволами*, соединенными между собой. Органами чувств ресничных червей являются светочувствительные глазки, органы осязания, обоняния, равновесия.

9. За редким исключением плоские черви — *гермафродиты*. Оплодотворение внутреннее, перекрестное. Кроме половых желез (яичников и семенников) развита сложная система половых протоков, дополнительных желез, обеспечивающих зародыш питательными веществами и яйцевыми оболочками. Развитие прямое у пресноводных ресничных червей, у морских ресничных червей — с планктонной личиночной стадией. У паразитических червей (сосальщики и ленточные черви) циклы развития сложные, с наличием одной или нескольких личиночных стадий и сменой нескольких хозяев.

Наиболее типичные представители плоских червей: молочно-белая планария (класс Ресничные), печеночный сосальщик, кошачий сосальщик (класс Сосальщики), цепни бычий и свиной, лентец широкий, эхинококк (класс Ленточные).



Известно свыше 20 тыс. видов круглых червей. Свободноживущие виды обитают на дне водоемов и в почве. Многие виды являются паразитами животных, человека и растений. Размеры большинства свободноживущих видов червей небольшие, даже микроскопические, а среди паразитов есть гиганты, достигающие в длину 8 м (паразит китов). Характерные черты строения:

1. Тело тонкое, длинное, цилиндрическое, заостренное на концах и неспособное изменять длину. На поперечном срезе оно *круглое*, что дало название типу.

2. Кожно-мускульный мешок состоит из наружной многослойной, не имеющей клеточного строения кутикулы, выполняющей защитную функцию. Под ней расположен однослойный эпителий. Под эпителием лежит слой продольных мышечных волокон, благодаря сокращениям которых тело может изгибаться.

3. Имеется *первичная полость тела* — пространство между внутренними органами и стенкой тела. Оно заполнено жидкостью, выполняющей роль гидроскелета и придающей телу упругость. Полостная жидкость обеспечивает также транспорт питательных веществ и продуктов жизнедеятельности.

4. Впервые в животном мире пищеварительная система представляет собой *сквозную кишечную трубку*, подразделенную на три отдела — передний, средний и задний. Передний отдел начинается ротовым отверстием, ведущим в ротовую полость и глотку, способную работать как насос. В средней кишке пища переваривается и всасывается. За средней кишкой следует задняя, открывающаяся на брюшной стороне тела анальным отверстием.

5. Выделительная система представлена расположенной по бокам тела *парой продольных выделительных каналов*, объединенных под глоткой в один проток, открывающийся на брюшной стороне тела выделительной порой. Продукты жизнедеятельности накапливаются в полостной жидкости, а из нее поступают в выделительные каналы и выводятся наружу.

6. Нервная система представлена окологлоточным нервным кольцом и отходящими от него несколькими продольными

нервными стволами. Самые крупные нервные стволы расположены в спинном и брюшном утолщениях кожного эпителия.

7. *Органы чувств* развиты слабо. На переднем конце тела в специальных ямках имеются органы вкуса. Чувствительные сосочки — органы осязания — разбросаны по всему телу. У свободноживущих червей имеются светочувствительные глазки.

8. Круглые черви — *раздельнополые животные*, размножающиеся половым способом. Самки и самцы аскариды внешне различимы (половой диморфизм): самцы более мелкие, с крючководно загнутым на брюшную сторону задним концом тела. Половая система имеет трубчатое строение: у самки — парные яичники, яйцеводы, матки и непарное влагалище; у самца — непарные семенник, семяпровод, семяизвергательный канал. Развитие обычно проходит с личиночной стадией.

Наиболее известные представители паразитических круглых червей: человека — аскарида, острица детская, власоглав, трихина; растений — картофельная, свекловичная, земляничная, пшеничная, луковая нематоды.



164

Какой комплекс приспособлений к паразитизму сформирован у червей?

Паразитические черви, или гельминты, принадлежат к нескольким самостоятельным типам червей: Плоским, Круглым, Скребням. Относительно небольшое число видов поселяется на коже и жабрах рыб как эктопаразиты. Большинству гельминтов свойственна строгая приуроченность как к виду хозяина, так и к месту обитания в его организме. Несмотря на значительные морфологические отличия гельминты составляют единую экологическую группу. Все они объединены характером конвергентно возникших у них адаптаций к той своеобразной среде обитания, которую представляет собой живой организм хозяина. Главнейшие из них следующие:

— наличие органов прикрепления (присосок, кутикулярных крючков и др.), обеспечивающих фиксацию паразита в организме хозяина;

— развитие специализированных покровных образований (кутикула и погруженный эпителий), защищающих тело эндопаразитов от воздействия пищеварительных ферментов хозяина;

— способность к анаэробному дыханию, обеспеченному ферментативным расщеплением питательных веществ в отсутствие кислорода. Невысокая эффективность этого типа энергетического обмена компенсируется практически неиссякаемыми запасами углеводов, поставщиком которых является пища хозяина, и отсутствием затрат энергии на движение;

— признаки общей дегенерации: упрощается строение нервной системы и органов чувств, укорачивается кишечник (круглые черви), либо пищеварительная система полностью утрачивается (ленточные черви) и растворенные питательные вещества всасываются всей поверхностью тела;

— интенсивное развитие половой системы и появление возможности размножаться на стадии личинки (например, у печеночного сосальщика) приводят к очень высокой половой продуктивности;

— гермафродитизм (плоские черви) гарантирует размножение при наличии единственной особи;

— эффективная защита оплодотворенных яиц многослойными оболочками и обеспечение питанием развивающегося в яйце зародыша;

— наличие приспособлений для выхода личинок из яйца или тела хозяина во внешнюю среду и проникновения их в организм нового хозяина (железы, выделяющие специальные ферменты, колющие приспособления и т.п.);

— смена хозяев в жизненном цикле паразита: в *основном хозяине* живут взрослые черви, размножающиеся половым способом, в *промежуточном хозяине* развивается личинка и может происходить бесполое размножение. Циклы со сменой хозяев препятствуют чрезмерному накоплению паразитов в организме одного хозяина, что может привести к его гибели, а также способствуют расселению паразитов.



Кольчатые черви — крупный тип (около 9 тыс. видов) высших свободноживущих водных и почвенных животных, обладающих более сложной организацией, чем плоские и круглые черви. Это в первую очередь относится к морским многощетинковым червям, которые являются узловой группой в эволюции высших первичноротых: от них ведут свое начало моллюски и членистоногие.

Кольчатые черви играют важную роль в природе. Они заселяют разнообразные биотопы, часть из них обитает в толще воды, другие приспособились к жизни на дне пресных и морских водоемов, в почве. Они являются важными звеньями цепей питания, с их жизнедеятельностью связано плодородие почвы.

Главнейшие прогрессивные черты организации кольчатых червей следующие:

— наличие сегментации тела, состоящего из многочисленных (5—800) сегментов. Сегментация выражается не только во внешней, но и во внутренней организации, в повторяемости многих внутренних органов, что повышает выживаемость животного при частичном повреждении тела;

— дифференциация сегментов на отделы тела — головной, туловищный и анальную лопасть (многощетинковые). У других кольчатых червей наблюдается однородная сегментация тела (малощетинковые);

— формирование вторичной полости тела — целома, выполняющего функции гидроскелета, распределительную, выделительную и половую;

— наличие органов передвижения — *параподий* — подвижных двулопастных выростов стенок тела, расположенных по бокам туловищных сегментов. Обе лопасти (спинная и брюшная) несут большее или меньшее количество щетинок, помогающих передвижению червя;

— замкнутая кровеносная система, движение крови в которой осуществляется за счет сокращений участков сосудов (спинного, реже кольцевых);

— наличие (у многощетинковых червей) специализированных органов дыхания — *жабр* — наружных кожных выростов спинной лопасти параподий, пронизанных кровеносными капиллярами;

— наличие органов выделения — по сегментно расположенных парных *метанефридиев*, выводящих наружу конечные продукты жизнедеятельности из полостной жидкости;

— развитая нервная система, представленная парными надглоточными ганглиями (головной мозг), парой окологлоточных нервных стволов, соединяющих мозг с *брюшной нервной цепочкой*. Последняя состоит из по сегментно расположенных парных ганглиев, соединенных нервными тяжами друг с другом;

— кольца *раздельнополые* (многощетинковые) и *гермафродитные* (малощетинковые и пиявки) животные.



166 **Каковы особенности строения и жизнедеятельности членистоногих, развившихся в связи с освоением ими наземной среды?**

Членистоногие — самый многочисленный и разнообразный тип царства Животные, объединяющий более 1 млн видов. Членистоногие происходят от древних, вымерших многощетинковых кольцецов. Для них характерны многочисленные адаптации к жизни в разных средах обитания — водной (пресной и морской), наземно-воздушной, почвенной.

К жизни в наземной среде приспособились членистоногие трех классов: Паукообразные, Насекомые и Многоножки. Они являются настоящими наземными животными, широко распространенными в самых различных климатических зонах планеты.

Тело членистоногих покрыто многослойной *кутикулой*, состоящей из хитина и других веществ. Кутикула служит членистоногим **наружным скелетом**. Каждый сегмент их тела состоит из твердых, упругих спинной и брюшной пластинок, соединенных гибкими и растяжимыми боковыми перепонками. Отдельные мышечные пучки прикрепляются к разным участкам кутикулы, обеспечивая движения частей тела. Из-за нерастяжимости кутикулы рост членистоногих сопровождается периодической *линькой*.

Ограничение количества испаряемой воды осуществляется у насекомых с помощью *дыхалец*, которые они открывают только во время дыхательных движений. Например, у саранчи в сухом воздухе вентиляция трахей уменьшается, и потери воды через трахейную дыхательную систему сокращаются соответственно недостатку влаги в среде обитания. Потере телом воды препятствует также кутикула, так как в ее наружном слое содержатся жиро- и воскоподобные соединения, отсутствующие у водных членистоногих (ракообразных). Вода у наземных членистоногих сохраняется также благодаря выведению из организма конечных продуктов азотистого обмена в виде нерастворимых солей мочевой кислоты. Отсутствие самостоятельного выделительного отверстия приводит к тому, что продукты выделения поступают в задний отдел кишечника, где вода отсасывается специальными железами в гемолимфу. В результате выделяются сухие экскреты, и потери воды минимальны.

Органы дыхания приспособлены к извлечению кислорода из атмосферного воздуха и представлены *легочными мешками* и *трахеями*. У паукообразных имеются три варианта органов дыхания: у одних видов — только легочные мешки, у других — только трахеи, у третьих — и те, и другие. У насекомых — исключительно трахейное дыхание.

Конечности членистоногих, эволюционно развившиеся из пароподий многощетинковых червей, подвижно сочленяются с телом и состоят из нескольких *члеников*. Они представляют собой многочленные рычаги, способные к сложным движениям. Конечности обеспечивают членистоногим разнообразные виды движения — ходьбу, бег, прыгание, копание и др. Более того, конечности разных отделов тела специализировались также для выполнения и других, весьма несхожих функций. Например, для захвата и первичной обработки пищи у насекомых развиваются разнообразные типы ротовых аппаратов: грызущий, сосущий, колюще-сосущий, лижущий, лакающий.

У всех наземных членистоногих — *внутреннее оплодотворение*, благодаря которому их существование не зависит от водной среды. Большинство видов откладывают оплодотворенные яйца в наземной среде.

Для некоторых *вторичноводных* членистоногих характерно существование в двух средах: водной (личинки и взрослые особи некоторых видов) и наземной (взрослые особи большинства насекомых-амфибионтов — стрекозы, поденки, комары и др.).



167 **Какие особенности строения, размножения и жизнедеятельности насекомых позволили им стать процветающей группой животных?**

Насекомые — самый многочисленный класс царства Животные, занявший в кайнозойское господствующее положение. По данным разных авторов, число известных видов колеблется от 800 тыс. до 1,2 млн. Распространены насекомые повсеместно от Арктики до Антарктики, встречаются во всех природно-климатических зонах и самых разнообразных местообитаниях: в наземно-воздушной среде, в пресных водоемах, в почве, пещерах, на ледниках и т.д. Среди них много паразитов животных и растений.

Отличительные особенности насекомых следующие:

— Многослойная хитинизированная кутикула с наружным восковым слоем надежно защищает насекомых от избыточного испарения влаги (что очень важно при малых размерах тела), механических повреждений, воздействия химических веществ и ультрафиолетовых лучей. Окраска покровов насекомых позволяет им сливаться с фоном мест обитания, подражать защищенным формам (мимикрия), отпугивать врагов.

— Поперечно-полосатая мускулатура, наружный хитиновый скелет, членистые конечности обеспечили насекомым большую подвижность.

— Способность к полету позволила насекомым быстро заселять новые территории, преодолевать водные пространства и другие преграды.

— *Организация насекомых* очень изменчива в связи с их высокой пластичностью. Разнообразие в строении ротового аппарата и использование в связи с этим различного кормового материала уменьшают конкуренцию за пищу между ними и способствуют поддержанию высокой численности.

— Насекомые имеют хорошо развитую нервную систему, разнообразные и совершенные органы чувств, сложные формы индивидуального и общественного поведения.

— Малые размеры насекомых обеспечивают им возможность выживания и получения необходимых условий для существования даже в очень небольших по размеру пространствах (валуны на ледниках, небольшие обрастания на скалах, щели в коре деревьев и др.).

— Для насекомых характерно большое разнообразие способов размножения. Кроме обоеполого, известны случаи партеногенеза. Нередко наблюдается чередование обоеполого и партеногенетического размножения. Размножение на стадии личинок (педогенез) характерно для отдельных видов двукрылых, жуков и клопов. Полиэмбриония свойственна некоторым паразитическим перепончатокрылым и позволяет им резко увеличивать численность потомков.

— Насекомых отличает высокая плодовитость и способность к массовому размножению. Средняя индивидуальная плодовитость насекомых — 200—300 яиц. Самое большое число яиц откладывает самка царицы термитов — 10 млн за 10 лет. Некоторые насекомые откладывают небольшое число яиц, но дают несколько (до 10 и более) поколений за вегетационный период. Эта особенность вызывает массовое появление многих насекомых (хрущи, мухи, комары, саранча и др.).

— Отличительной чертой насекомых является разнообразие типов постэмбрионального развития: неполный, полный метаморфоз и другие типы превращений. В фазе личинки происходит интенсивное питание, рост и развитие особи, в фазе взрослой особи — размножение и расселение. Неблагоприятные условия они переживают в состоянии диапаузы — временного физиологического покоя.

— Разновременный вылет насекомых позволяет им уменьшить конкуренцию за кормовой материал и места обитания. Среди насекомых есть виды весенние, летние, осенние, активные в ночное или дневное время.

— Высокая выживаемость насекомых обеспечивается способностью быстро приспосабливаться к изменившимся условиям среды обитания, давать устойчивые

к неблагоприятным факторам среды популяции. Таким образом, насекомые обладают высокой адаптивной способностью, что в значительной степени обеспечивается быстрой сменой поколений.



168 Каковы общие характерные черты строения моллюсков?

Моллюски — самый богатый по числу видов (130 тыс.) тип животных после членистоногих. Это преимущественно морские (мидии, устрицы, кальмары, осьминоги) или пресноводные (беззубки, прудовики, живородки) животные, реже — обитатели влажных наземных сред (виноградная улитка, слизни). Размеры тела моллюсков составляют от 2—3 мм до 20 м. Большинство из них малоподвижны, некоторые ведут прикрепленный образ жизни (мидии, устрицы) и только представители класса головоногих моллюсков способны быстро передвигаться реактивным способом.

Тип включает три класса: Брюхоногие, Двустворчатые, Головоногие.

Моллюски характеризуются общими признаками:

1. Тело лишено сегментации, имеет двустороннюю симметрию (двустворчатые) или асимметрично (брюхоногие). Отделами тела являются *голова, туловище и нога*. На голове расположены 1—2 пары щупалец, глаза. У двустворчатых голова редуцирована. Нога — мускулистый вырост тела — служит органом движения. У головоногих нога преобразована в щупальцы с присосками и особую воронку.

2. Тело заключено в *раковину*, защищающую животное и являющуюся местом прикрепления мышц. У брюхоногих моллюсков раковина цельная в виде колпачка или спирально завитой башенки. Раковина двустворчатых состоит из двух створок, соединенных эластичной связкой, зубцами «замка» и расположенными между створками мускулами-замыкателями. У большинства головоногих раковина редуцирована. Раковина состоит из наружного органического слоя, от которого зависит окраска, и двух известковых слоев: среднего — фарфорового и внутреннего — перламутрового.

3. Туловище моллюсков покрыто кожной складкой — *мантией*, эпителий которой образует раковину. Между мантией и телом располагается мантийная полость, которая сообщается с внешней средой у двустворчатых моллюсков двумя щелевидными отверстиями (вводной и выводной сифоны), а у легочных брюхоногих моллюсков — небольшим дыхательным отверстием.

4. Полость тела — *вторичная*, или *целом*. Большая ее часть заполнена рыхлой тканью — паренхимой. Сохраняются только два ее небольших участка: один окружает половую железу, другой — сердце, образуя околосоердечную полость.

5. Моллюски питаются растительной и животной пищей. Брюхоногие и головоногие имеют в глотке *челюсти* и на мускульном язычке — роговую пластинку с многочисленными зубчиками — *терку*. Ею они активно измельчают пищу. Двустворчатые питаются пассивно, отфильтровывая через жабры пищевую взвесь, поступающую в мантийную полость с водой через вводной сифон. Развита слюнная железа, пищевод, желудок, печень.

6. Органы дыхания водных моллюсков — *жабры*, наземных — *легкое*, представляющее собой участок мантийной полости, в стенке которой развита густая сеть кровеносных сосудов. Легкое открывается наружу отверстием — *дыхальцем*.

7. Кровеносная система *незамкнутая* и состоит из двух (Брюхоногие) или трехкамерного (Двустворчатые) сердца, расположенного в околосоердечной сумке, и сосудов. Гемолимфа течет не только по сосудам, но и по остаткам вторичной полости тела и щелевидным полостям между органами.

8. Выделительная система представлена 1–2 почками — видоизмененными метанефридиями.

9. Нервная система представлена пятью парами ганглиев, расположенными в жизненно важных органах — голове, ноге, мантии, жабрах, туловище (у брюхоногих), либо тремя парами ганглиев (у двустворчатых) в связи с редукцией головного отдела. Ганглии соединены между собой нервными тяжами. Наиболее развиты органы химического чувства (обоняния), осязания, равновесия, у подвижных хищных моллюсков — органы зрения.

10. Размножение половое. Большинство моллюсков — *раздельнополые* (двустворчатые, головоногие), реже *гермафродиты* (легочные брюхоногие моллюски). У раздельнополых моллюсков

оплодотворение наружное, у гермафродитов — внутреннее, перекрестное. У пресноводных и наземных легочных, а также головоногих моллюсков развитие *прямое*, у морских двустворчатых и брюхоногих моллюсков развитие с *метаморфозом*, т.е. с планктонной личиночной стадией, способствующей их расселению.



169

Каковы особенности строения ланцетника как низшего хордового животного?

Ланцетник принадлежит к подтипу Бесчерепные. К нему относится только один класс Головохордовые, или Ланцетники, включающий 35 видов мелких морских животных с рыбообразной формой тела. Живут они на прибрежных песчаных участках дна теплых морей Черного, Средиземного, Красного и др. Животное зарывается в песчаный грунт задним концом тела, а передний находится над грунтом. Тело ланцетника удлиненное, размером 4—8 см, сжатое с боков и заостренное с обоих концов. Вдоль тела располагается складка кожи, образующая плавник, который в хвостовой области имеет вид хирургического инструмента — ланцета (отсюда и название класса — Ланцетники).

У ланцетника *нет обособленной головы*, а следовательно, и скелета головы — черепа (что дало основание назвать подтип Бесчерепные). В течение всей жизни внутренний скелет представлен хордой. Над ней расположена нервная трубка, не разделенная на головной и спинной отделы.

В стенке глотки имеется свыше 100 пар *жаберных щелей*. Глотка и межжаберные перегородки выстланы ресничным эпителием. Благодаря биению его ресничек через рот в глотку постоянно поступает вода, которая выходит через жаберные щели наружу. Газообмен происходит в капиллярах стенок жаберных щелей. С водой поступают также водоросли, бактерии и детрит, которые отфильтровываются ресничками и направляются в кишечник. От его начальной части отходит печеночный вырост. Переваривание пищи происходит в полости кишечника и печеночного выроста. Указанные черты строения свидетельствуют о том, что ланцетник — типичное хордовое

животное. Однако строение других систем органов сближает ланцетника с беспозвоночными животными. Так, его тело покрыто *однослойным эпителием*, а не многослойным, как у черепных (позвоночных) хордовых. Мышцы расположены в виде двух тяжей по бокам тела и состоят из многочисленных сегментов. Кровеносная система замкнутая, *сердца нет*, кровь движется за счет сокращений участка кровеносного сосуда на брюшной стороне тела. Выделительная система представлена примерно сотней пар образований, сходных с метанефридиями кольчатых червей. Один их конец (воронка) открывается во вторичную полость тела, противоположный — в околожаберную полость.

Ланцетники — *раздельнополые животные*. Как и многощетинковые кольчатые черви, они имеют многочисленные (25 пар) половые железы без выводных протоков. Зрелые половые клетки через разрывы стенок половой железы и целомического эпителия выводятся в полость тела, а затем в воду, где и происходит оплодотворение. Развитие зиготы приводит к формированию свободноплавающей планктонной личинки, которая, развиваясь, через 3 месяца опускается на дно и превращается в небольшого ланцетника.

Интерес к изучению этой малочисленной группы животных объясняется тем, что ланцетники являются связующим звеном между беспозвоночными и хордовыми животными. Их рассматривают как наиболее близких представителей древних предков позвоночных животных.



170

Каковы особенности строения и жизнедеятельности рыб, связанные с водным образом жизни?

Рыбы — самая древняя и многочисленная (около 22 тыс. видов) группа хордовых животных, заселивших моря и пресные водоемы. Вся их организация несет на себе отпечаток приспособления к жизни в водной среде (вода в 1300 раз плотнее воздуха).

В течение эволюции рыбы приобрели *обтекаемую торпедообразную форму тела*, сплюснутую в боковом или в спинно-брюшном (у придонных рыб) направлении. Передняя часть головы (рострум) имеет

клинообразную форму, что уменьшает лобовое сопротивление. У большинства рыб продольная ось тела удлинена. Отделы тела (голова, туловище, хвост) плавно переходят друг в друга, что создает вокруг плывущей рыбы ламинарный (без завихрений) поток воды. Спинная поверхность тела рыбы обычно выпуклая и широкая, брюшная — плоская и узкая. Расположенные под некоторым углом к туловищу грудные плавники и рострум, а также брюшные и хвостовой плавники создают при движении подъемную силу, подобно крылу самолета. Череп рыб неподвижно соединен с позвоночником. Позвоночник имеет только два отдела — туловищный и хвостовой. Двояковогнутые позвонки соединяются при помощи суставных поверхностей, обеспечивая прочность осевого скелета и его подвижность преимущественно в горизонтальной плоскости.

Сформировался также комплекс приспособлений, повышающий плавучесть рыб. Так, у костных рыб имеется специальный гидростатический орган — плавательный пузырь, представляющий собой полый, заполненный смесью газов, вырост начальной части пищевода. В его стенке развита густая сеть кровеносных капилляров, которая позволяет поглощать из пузыря или выделять в пузырь газовую смесь. В результате изменения объема пузыря меняется и плавучесть рыбы.

У хрящевых рыб плавательный пузырь отсутствует. Плавучесть их тела достигается накоплением в печени, реже в других органах, запасов жира. Поэтому у некоторых видов акул она составляет до 25 % общей массы тела, тогда как у костных рыб — лишь 1—8 %.

Кожа рыб покрыта костной чешуей, богата железами, обильно выделяющими слизь, которая уменьшает трение тела о воду и выполняет защитную функцию.

Мускулатура рыб представлена однородными сегментами, разделенными соединительнотканными прослойками. Дифференцировка коснулась только мышц, управляющих движениями глаз, жаберных крышек, нижних челюстей и плавников.

Органы дыхания — *жабры* — расположены на жаберных дугах. Газообмен осуществляется в многочисленных жаберных капиллярах, кровь в которых течет навстречу омывающей жабры воде, чем достигается высокая степень извлечения растворенного кислорода из воды.

У рыб *двухкамерное сердце* (с венозной кровью), состоящее из предсердия и желудочка; один круг кровообращения. Органы и ткани снабжаются артериальной кровью, богатой кислородом. Рыбы — пойкилотермные животные, жизнедеятельность которых зависит от температуры воды.

Большинство рыб, особенно пресноводных, — аммонителеские животные. Их лентовидные *туловищные почки* удаляют конечный продукт азотистого обмена — аммиак, концентрация которого сильно разбавляется проникающей в организм водой, что уменьшает его токсичность. Значительная часть аммиака выводится из организма непосредственно через жаберные лепестки. У морских рыб выводится мочевины.

Органы чувств рыб приспособлены к функционированию в водной среде. Из-за низкой прозрачности природных вод орган зрения не приспособлен к дальнему видению. Плоская роговица и почти шаровидной формы хрусталик позволяют рыбам видеть только близко расположенные предметы (до 10—15 м). Обоняние у рыб хорошо развито, позволяет держаться в стае и обнаруживать пищу. Велико значение обоняния и «химической памяти» у мигрирующих рыб, с помощью которых они находят места нерестилищ.

Орган слуха и равновесия представлен только внутренним ухом. Большая скорость распространения звуковых колебаний в воде и высокая звукопроводимость тканей тела рыб позволяют достаточно хорошо воспринимать звуки при относительно простом строении органа слуха.

Исключительно важную роль в жизни рыб играет *орган боковой линии*. Он представлен продольными каналами, лежащими по бокам тела в коже и сообщающимися с наружной средой через многочисленные линейно расположенные отверстия. На дне каналов напротив отверстий имеются чувствительные клетки, снабженные ресничками. Они воспринимают изменения давления воды. С помощью органа боковой линии рыбы ориентируются в потоках воды, воспринимают приближение или удаление хищника, добычи или партнера по стае, избегают столкновения с подводными предметами.

У большинства рыб *наружное оплодотворение*, что характерно для первичноводных хордовых животных.



Земноводные — самый малочисленный класс современных позвоночных, в составе которого лишь 2,5 тыс. видов. Они распространены преимущественно во влажных теплых регионах планеты.

Земноводные — первая группа позвоночных животных, вышедшая в наземную среду, но сохранившая тесную связь с водой.

Тело земноводных покрыто тонкой голой кожей. Многочисленные кожные железы выделяют слизь, которая, испаряясь, понижает температуру тела на 5—8°C ниже температуры воздуха.

Преодоление силы тяжести (гравитации) в наземно-воздушной среде достигнуто преобразованиями *опорно-двигательной системы*. Для взрослых земноводных характерны парные пятипалые конечности, построенные по типу рычагов. Усложнение строения плечевого и тазового поясов обеспечивает конечностям прочную опору, укрепляя их связь с туловищем. Череп подвижно соединен с позвоночником. Позвоночник дифференцирован на отделы: шейный, туловищный, крестцовый, хвостовой. Значительную часть черепа и поясов конечностей составляет хрящ. Из-за слабого окостенения скелета размеры земноводных небольшие.

Мышечная система, в отличие от таковой у рыб, в большей своей части утратила сегментированное строение. Произошла ее дифференцировка на отдельные группы мышц. Появились мышцы-антагонисты, усложнилась мускулатура ротовой полости, участвующая как в захвате и проглатывании пищи, так и в вентиляции легких.

В связи с выходом на сушу развились *органы воздушного дыхания* — *легкие*. Они примитивны: это парные мешковидные образования с небольшой складчатостью внутренних стенок. Дыхательная поверхность легких мала и составляет 2/3 поверхности тела. Вторым органом дыхания является влажная *кожа* с богатой сетью кровеносных капилляров. У разных видов земноводных через кожу поступает 15—55 %, через легкие — 35—55 % потребляемого кислорода. Дыхательную функцию выполняет и слизистая оболочка

обширной ротоглоточной полости, на долю которой приходится 10—15 % потребляемого кислорода. В связи с отсутствием грудной клетки вентиляция легких происходит за счет движений дна рото-глоточной полости.

Взрослые земноводные имеют *трехкамерное сердце* с двумя предсердиями и одним желудочком. Мускулистые выросты стенок желудочка образуют ряд сообщающихся друг с другом карманов, что препятствует полному перемешиванию крови. Из желудочка кровь по артериальному конусу выходит через несколько самостоятельных артерий: кожно-легочные (несут преимущественно венозную кровь), 2 дуги аорты (несут смешанную кровь) и сонные артерии (несут преимущественно артериальную кровь). Венозная кровь от всех органов тела поступает в правое предсердие. Артериальная кровь от легких собирается в легочные вены и впадает в левое предсердие.

У земноводных появляется новый *орган кроветворения* — красный костный мозг трубчатых костей. По сравнению с рыбами у них увеличено количество гемоглобина в крови, что наряду с интенсификацией кровообращения привело к повышению уровня метаболизма.

Органы чувств обеспечивают ориентировку земноводных в воде и на суше. Наибольшие преобразования для ориентации на суше претерпели зрительный, слуховой и обонятельный анализаторы.

Более развитые органы зрения обеспечивают ориентацию в условиях прозрачной атмосферы. Глаза взрослых земноводных защищаются и увлажняются подвижными веками — верхним и нижним — и мигательной перепонкой. Роговица выпуклая, хрусталик имеет форму двояковыпуклой линзы. Акомодация достигается перемещением хрусталика при помощи ресничного тела. В сетчатке есть палочки и колбочки. У многих земноводных развито цветовосприятие.

Орган слуха существенно усложнился: возник новый отдел — среднее ухо. Наружное отверстие полости среднего уха затянато тонкой упругой барабанной перепонкой. В полости находится одна слуховая косточка — стремечко, одним концом упирающаяся в барабанную перепонку, другим — в мембрану овального окна. Среднее ухо усиливает звуковые колебания и передает их перепончатому лабиринту

внутреннего уха. Эта особенность возникла в связи со слабой звукопроводимостью воздуха по сравнению с водой.

Обоняние у земноводных развито хорошо. Носовые ходы сквозные: наружные ноздри закрываются специальными клапанами, а внутренние ноздри (хоаны) открываются в ротовую полость. Орган обоняния функционирует только в воздушной среде, так как в воде наружные ноздри закрыты.

Таким образом, ряд перечисленных выше приспособлений позволил земноводным освоить наземные места обитания. Однако земноводным не удалось преодолеть зависимость от температуры и влажности наземной среды, что послужило ограничивающим фактором при их расселении.



172

Каковы главные отличия в строении и жизнедеятельности первичноводных и наземных позвоночных животных?

Хотя рыбы и земноводные сильно отличаются между собой, все же они обладают рядом существенных общих признаков, по которым их объединяют в группу первичноводных организмов — *анамний*. Другая группа первичноназемных животных — *амниоты* — объединяет пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Основные различия в их строении представлены в таблице 11.

Таким образом, амниоты, по сравнению с анамниями, характеризуются более высоким уровнем метаболизма. Развитие коры больших полушарий переднего мозга обеспечило сложные и адекватные формы поведения, усовершенствовало приспособительные реакции. Повышение уровня процессов жизнедеятельности сделало возможным более активные отношения с абиотическими и биотическими факторами окружающей среды и позволило амниотам заселить практически все биотопы суши. Некоторые группы пресмыкающихся и млекопитающих вторично заселили водные биотопы, успешно конкурируя в них с первичноводными позвоночными — анамниями.

**Сравнительная характеристика строения
анамний и амниот**

Признаки	Анамний (рыбы, земноводные)	Амниоты (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие)
1	2	3
Оплодотворение	У большинства наружное	Только внутреннее
Среда для развития яйца	Водная	Наземная
Тип развития	Развитие с мета- морфозом (при- сутствует личи- ночная стадия)	Развитие без метаморфоза, прямое

Различия на стадии яйца и зародыша

Строение яйца	Яйца окружены студенистой оболочкой, имеют небольшие запасы желтка; необходимая для зародыша вода поступает извне через проницаемые яйцевые оболочки	У яйцекладущих яйца крупные, богаты желтком. Резко увеличен объем белка, содержащего достаточный для развития зародыша запас воды. Наружные оболочки яйца плотные (скорлупа), обеспечивают сохранение формы яйца и защищают зародыш от высыхания. Поры в наружных оболочках пропускают внутрь яйца воздух и выполняют роль фильтра, задерживающего бактерии и споры грибов
Эмбриональное развитие	Дробление зиготы полное, неравномерное. Сформировавшаяся личинка выходит из яйцевых оболочек в воду, где дышит жабрами	Из-за перегруженности желтком дробление зиготы неполное, идет только на одном полюсе. Зародыш окружен двумя оболочками: наружной — серозной и внутренней (водной) — амнионом (отсюда и название «амниоты»). Амниотическая полость заполнена жидкостью, которая предохраняет зародыш от высыхания, механических повреждений и создает благоприятную среду для его развития. Жаберные щели у зародышей прорываются, но вскоре исчезают, закладываются только жаберные дуги. Сформировавшийся зародыш прорывает зародышевые и скорлуповые оболочки; он вполне приспособлен к жизни в наземной среде

Различия взрослых особей		
1	2	3
Покровы	Кожа проницаема для воды и газов, покрыта слизью, выделяемой кожными железами. Участвует в газовом и водном обмене и удалении продуктов распада. Защитные кожные образования — чешуи, покровные кости — развиваются в соединительно-тканном слое кожи	Резко сокращено количество кожных желез (кроме млекопитающих), поверхностные слои эпидермиса ороговевают, что делает кожу малопроницаемой для воды и газов. Кожа не участвует в дыхании и выделении, но предохраняет организм от высыхания. Защитные роговые образования кожи (чешуи, когти, перья, волосы) — производные эпидермиса. Перьевой и волосистой покровы птиц и млекопитающих выполняют теплоизолирующую функцию
Опорно-двигательная система	В скелете много хрящевых элементов, позвоночник слабо дифференцирован на отделы. Пояса конечностей у рыб не связаны с позвоночником, а у земноводных с осевым скелетом слабо связан только тазовый пояс. Мышцы слабо дифференцированы, движения однообразны. Размеры тела земноводных небольшие	Полное окостенение скелета, дифференцировка позвоночника на пять отделов, усиление поясов конечностей и укрепление их связи с осевым скелетом. Большое развитие и дифференцировка мускулатуры. Движения разнообразны. Размеры тела многих пресмыкающихся и млекопитающих значительны
Пищеварительная система	Происходит дифференцировка пищеварительного тракта на отделы. Длина кишечника возрастает. Сформированы пищеварительные железы: печень, поджелудочная железа (у земноводных еще слюнные)	Усиливается развитие челюстного аппарата, зубной системы и жевательной мускулатуры. Дифференциация на отделы пищеварительного тракта достигает наибольшего уровня. Происходит дальнейшее удлинение кишечника, усиление ферментативной и всасывательной функций, что позволяет переваривать большие объемы пищи

Таблица 11 (окончание)

1	2	3
<p>Органы дыхания</p>	<p>Жабры — у рыб и личинок земноводных. У взрослых земноводных дыхание кожное и легочное. Легочное дыхание несовершенно: малая дыхательная поверхность, отсутствует грудная клетка</p>	<p>Дыхание только легочное. Возрастает потребление кислорода за счет увеличения дыхательной поверхности легких и интенсификации дыхания благодаря образованию грудной клетки. Развиваются воздухопроводящие пути — трахея, бронхи</p>
<p>Кровеносная система</p>	<p>У рыб один круг кровообращения, двухкамерное сердце (предсердие и желудочек), в сердце венозная кровь. У земноводных сердце трехкамерное — два предсердия и один желудочек. Кровь в желудочке смешанная. Два круга кровообращения — большой и малый (легочный)</p>	<p>У пресмыкающихся в желудочке сердца появляется неполная продольная перегородка, благодаря которой намечается некоторая разобщенность большого и малого кругов кровообращения, приведшая у птиц и млекопитающих к полному разобщению артериального и венозного кровотоков, а также к четырехкамерному сердцу. Число эритроцитов в единице объема крови увеличивается, а их размеры уменьшаются, в связи с чем возрастает кислородная емкость крови. Параллельно растет масса красного костного мозга — основного органа кроветворения у амниот</p>
<p>Нервная система</p>	<p>Головной мозг состоит из пяти отделов — продолговатого мозга, мозжечка, среднего, промежуточного и переднего мозга. От головного мозга отходят 10 пар черепно-мозговых нервов. У земноводных впервые появляется первичный мозговой свод, или архипаллиум. Для рыб, водных земноводных и личинок характерно наличие органов боковой линии</p>	<p>Возрастают относительные размеры головного мозга, особенно переднего мозга и мозжечка. У пресмыкающихся и птиц в крыше переднего мозга увеличиваются скопления нервных клеток, а у млекопитающих они разрастаются в кору больших полушарий — неопаллиум, где образуются новые высшие мозговые центры. От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов. Усложняется строение и повышается эффективность функционирования рецепторов. Усложняется поведение</p>



Птицы — прогрессивная группа гомойотермных позвоночных, приспособленная к полету. В настоящее время известно свыше 8,6 тыс. видов птиц (около 750 видов обитает на территории СНГ). Благодаря большой численности и широкому распространению птицы играют многообразную роль в природе и хозяйственной деятельности человека.

Многие черты строения птиц сходны с пресмыкающимися, от которых они произошли и отделились в самостоятельную ветвь в конце триаса — начале юры.

Кожа у птиц, как и у пресмыкающихся, сухая, почти лишена желез, покрыта роговыми (перьевыми) образованиями, а на цевке и пальцах нижних конечностей — роговыми чешуями. Перьевой покров периодически обновляется. Ребра имеют крючковидные отростки. Присутствует клоака. Сходны с пресмыкающимися строение мочеполовой системы и характер эмбрионального развития. Размножение осуществляется путем откладывания яиц.

Однако несмотря на отмеченное сходство с пресмыкающимися эволюция птиц протекала по пути приобретения ими способности к полету.

Приспособления к полету формировались в нескольких направлениях: а) уменьшении лобового сопротивления тела птицы; б) облегчении массы тела; в) повышении интенсивности процессов жизнедеятельности.

Туловище птиц компактное, овальное, голова небольшая, хорошо выражена шея. Передние конечности освободились от функции передвижения и превратились в летательный орган — крылья. Хвост короткий, снабжен рулевыми перьями. Контурные маховые перья образуют летательные плоскости крыльев и хвоста.

Существенные изменения произошли в опорно-двигательной системе птиц. Единственный подвижный отдел позвоночника — шейный (11—25 позвонков). Благодаря особому строению и сочленению позвонков, а также сложно дифференцированным мышцам шеи птицы способны поворачивать

голову на 180° , а некоторые (совы, попугаи) на 270° . Грудные позвонки срослись друг с другом и образовали спинную кость, которая соединена со сложным крестцом (сросшиеся поясничные, крестцовые и часть хвостовых позвонков). С крестцом неподвижно срослись также подвздошные кости таза. Благодаря жесткой фиксации отделов позвоночника во время полета и при ходьбе он создает прочную опору. Большие размеры грудины и наличие на ней киля (кроме страусоподобных) обеспечивают возможность прикрепления мощных мышц,двигающих крыло. Короткая подвижная часть хвостового отдела выполняет функции дополнительной несущей летательной плоскости и управления полетом. В связи с высвобождением передних конечностей от функции опоры всю нагрузку принимают на себя нижние конечности и тазовый пояс. Скелет задних конечностей образован мощными длинными трубчатыми костями. Для увеличения длины шага у птиц сформировалась цевка путем слияния костей предплюсны и всех плюсневых костей.

Мускулатура птиц дифференцирована значительно сильнее, а ее относительная масса больше, чем у пресмыкающихся. Это обеспечивает большую подвижность птиц и разнообразие их движений. Самыми массивными являются мышцы, приводящие в движение крылья. Масса обеих больших грудных мышц, опускающих крыло, у разных видов составляет от 10 до 25 % массы тела птицы. Подключичные мышцы, поднимающие крыло, небольшие. Изменение положения перьев на больших участках тела осуществляет хорошо развитая подкожная мускулатура.

Облегчение массы тела птицы достигнуто развитием ряда приспособлений. Кости скелета отличаются прочностью и легкостью. Полости трубчатых костей частично заполнены воздухом. Плоские кости имеют губчатое строение, сохраняя большую прочность при небольшой толщине. Отсутствуют такие органы, как зубы, мочевой пузырь, правый яичник. Сильно укоротилась задняя кишка.

Возрастание уровня обменных процессов у птиц достигнуто интенсификацией пищеварения, дыхания и кровообращения. Потребляемая пища перетирается в кашицу в мускульном отделе желудка, быстро расщепляется ферментами, активность которых высока благодаря

постоянной и высокой температуре тела. Всасывание в тонком отделе кишечника происходит быстро, чему способствует обилие ворсинок в его слизистой оболочке. Относительная суточная масса потребляемой пищи значительно выше, чем у других хордовых животных сходных размеров, и составляет у мелких птиц 50—80 %, у крупных — 15—40 % массы их тела.

Все органы и ткани тела снабжаются чистой артериальной кровью, поскольку в четырехкамерном сердце птиц полностью разделены артериальный и венозный кровотоки. Относительная масса сердца выше, чем у других хордовых животных, и составляет 1—2 % массы тела. Частота сердцебиения высокая.

Кровь обладает высокой кислородной емкостью (в 2—4 раза выше, чем у пресмыкающихся), большим содержанием в ней углеводов. В мышцах птиц, особенно летательных, имеются значительные запасы миоглобина, представляющие собой резерв химически связанного кислорода, который может использоваться при интенсивной работе.

Интенсификация дыхания у птиц в полете достигнута за счет практически непрерывного газообмена, происходящего как на вдохе, так и на выдохе (двойное дыхание). При вдохе часть атмосферного воздуха направляется в легкие, где и происходит газообмен. Большая часть воздуха при вдохе поступает в воздушные мешки, объем которых в 10 раз больше объема легких (рис. 56). При выдохе воздух из воздушных мешков также поступает в легкие, где вновь происходит газообмен. Акт дыхания у летящей птицы осуществляется за счет изменения объема грудной клетки при подъеме и опускании крыльев. Поэтому чем чаще взмахи крыльев, тем интенсивнее происходит газообмен.

Интенсификация процессов пищеварения, дыхания и кровообращения обусловила у птиц развитие гомеотермии — способности поддерживать высокую постоянную температуру тела.

Благодаря способности к полету, высокому уровню процессов жизнедеятельности, их независимости от температуры внешней среды, высокому уровню развития центральной нервной системы и органов чувств (в особенности зрения и слуха), усложнению поведения и разнообразию связей между особями птицы широко расселились по планете.

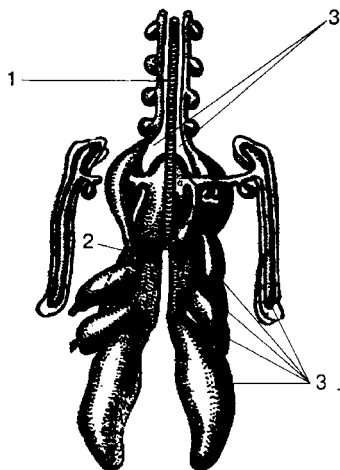


Рисунок 56. Дыхательная система птиц: 1 — трахея; 2 — легкие; 3 — воздушные мешки

Вместе с тем именно глубокая специализация к полету ограничила размеры их тела (все летающие птицы относительно невелики) и не позволила им заселить почву и воду, что с успехом осуществили млекопитающие.



174

Какие принципиально важные черты организации млекопитающих позволили им занять господствующее положение в природе?

Млекопитающие — наиболее высокоорганизованный класс позвоночных. Общее число видов современных млекопитающих около 4,5 тыс. Класс подразделяется на два подкласса: Яйцекладущие, или Первозвери, объединяющий 4 вида примитивных животных, и Плацентарные, или Настоящие звери к которым принадлежат все остальные виды.

Млекопитающие распространены повсеместно: они заселяют все среды, включая поверхность Земли, водоемы и приземные слои атмосферы, и входят в состав почти всех типов биоценозов.

Веда свое происхождение от звероподобных пресмыкающихся верхнего карбона, млекопитающие эволюционировали медленно и вначале не играли заметной роли в природе. Их бурный прогресс произошел в кайнозой. Он был связан с накоплением прогрессивных приспособлений, главнейшими из которых являются следующие.

Головной мозг имеет принципиальные отличительные особенности, которые позволяют выделить его в особый «кортикальный» тип. Главной из них является развитие переднего мозга с корой больших полушарий, где тела нейронов располагаются послойно в шесть рядов. Кора позволяет пространственно отображать внешний мир на основе информации, поступающей от органов чувств. Она служит центром высшей нервной деятельности, координирующей работу других отделов мозга. Лобные доли осуществляют управление общением животных, у человека они связаны с речью, т.е. со второй сигнальной системой.

Органы чувств млекопитающих также более совершенны. У обитателей открытых пространств развилось острое зрение; у животных, активных в сумеречное и ночное время суток, живущих в лесных, кустарниковых биотопах, норах, развились острые обоняние и слух. У млекопитающих орган слуха представлен тремя отделами, в том числе и наружным ухом. Для органа обоняния характерна высокая разрешающая способность рецепторов, позволяющая различать разнообразные запахи и их сочетания.

Пищеварительный тракт отличается большей длиной и дифференцировкой его отделов по сравнению с позвоночными других классов. У большинства млекопитающих имеются хорошо развитые губы, позволяющие потреблять жидкую пищу. Дифференцированная зубная система адаптирована к потреблению разнообразной пищи.

Легкие млекопитающих благодаря альвеолярному строению имеют большую дыхательную поверхность, в 50 и более раз превышающую поверхность их тела. Акт дыхания осуществляется за счет изменения объема грудной клетки благодаря сокращению и расслаблению межреберной мускулатуры и мышц диафрагмы.

Четырехкамерное сердце позволило млекопитающим снабжать все органы артериальной кровью.

Эритроциты млекопитающих не имеют ядер, что повышает эффективность переноса ими кислорода.

Интенсификация дыхания, кровообращения и пищеварения обеспечила млекопитающим возрастание уровня обмена веществ, что вместе с развитием теплоизолирующих приспособлений (волосяного покрова и подкожной жировой клетчатки) привело к становлению гомойотермии. Независимость обменных процессов от колебаний температуры внешней среды расширила их возможности к расселению. Этому также способствовала быстрота передвижения млекопитающих, обеспечиваемая расположением конечностей под туловищем и наличием высококодифференцированной мышечной системы.

Высокого развития достигла репродуктивная система. Яйцеклетка малых размеров (0,1 мм), без запасов желтка. Внутриутробное развитие эмбрионов происходит в специализированном органе половой системы — матке. Связь эмбриона с организмом матери осуществляется посредством плаценты, через кровеносные капилляры которой эмбрион получает от материнского организма питательные вещества и кислород и удаляет вредные продукты жизнедеятельности. Живорождение и вскармливание детенышей молоком повышает выживаемость молоди.

Все перечисленные адаптации привели не только к совершенствованию организма млекопитающих, но и обеспечили усложнение поведения, что создало новые возможности в борьбе за существование.

Глава десятая

Биология человека



175

Как осуществляется регуляция процессов жизнедеятельности в организме человека?

Все физиологические процессы в организме человека регулируются *нервными и гуморальными механизмами*.

Хотя сферы влияния этих двух систем во многом перекрываются, между ними есть два существенных различия: первое касается быстроты действия, второе — величины объекта (мишени).

Быстрые реакции, например, сокращение скелетных мышц, обеспечиваются нервным путем. Так как скорость проведения нервного импульса в двигательных нейронах достигает 100—120 м/с, время передачи сигнала по нерву к мышце измеряется долями секунды. Осуществление гуморальной регуляции связано с доставкой гормона к органу-мишени кровью, на что затрачивается большее время.

Второе важное различие между нервной и гуморальной регуляцией заключается в четкой локализации воздействия со стороны нервной системы (например, на определенные мышцы) по сравнению с генерализованным гуморальным воздействием (например, адреналин одновременно повышает частоту и силу сердечных сокращений, сужает капилляры в коже и внутренних органах, расширяет артериолы в сердце и скелетных мышцах и т.п.).

Как правило, гуморальной регуляции подвергаются медленно протекающие процессы, например, развитие половых желез, рост тела, секреция пищеварительных соков. Однако нельзя провести резкой грани между нервной и гуморальной регуляцией, так как нервная система участвует и в регуляции функций эндокринных желез.

Высшими центрами координации и интеграции (объединения) функций этих двух регуляторных систем являются

гипоталамус (подбугровая зона промежуточного мозга) и гипофиз (нижний придаток мозга). Гипоталамус играет ведущую роль в сборе информации от других участков головного мозга. От гипоталамуса информация передается в гипофиз, который с помощью специфических тропных гормонов прямо или косвенно регулирует активность других эндокринных желез.



176

Какие гормоны вырабатывают железы внутренней секреции и каково их действие?

Железами внутренней секреции, или эндокринными, называются железы, не имеющие выводных протоков. Продукты их жизнедеятельности — гормоны — выделяются во внутреннюю среду организма (кровь или тканевую жидкость). Гормоны обладают высокой биологической активностью, специфичностью действия, дистантным воздействием (влияют на жизнедеятельность органов, расположенных вдали от места образования гормона). Гормоны сравнительно быстро разрушаются, поэтому необходимо их постоянное поступление в кровь.

Гормоны оказывают влияние на обмен веществ путем активации или блокирования синтеза тех или иных ферментов, в результате чего осуществляется регуляция деятельности внутренних органов. Наименование желез внутренней секреции, выделяемых ими гормонов и их физиологическое действие приведены в таблице 12.

Поджелудочная и половые железы являются железами как внешней, так и внутренней секреции, т.е. смешанными.

Кроме упомянутых выше эндокринных желез гормоны выделяются некоторыми органами и тканями. Это гормоны местного действия: например, *гастрин* желудочно-кишечного тракта усиливает секрецию желудочных желез и поджелудочной железы, усиливает моторику желудка, тонкой кишки и желчного пузыря; *секретин* усиливает секрецию поджелудочной железы; *ренин* почек оказывает сосудосуживающее действие и т.п.

Железы внутренней секреции, выделяемые ими гормоны
и их физиологический эффект

Железа	Гормоны	Место действия	Физиологический эффект
Щитовидная	Тироксин, трийодтиронин	Не локализовано	Ускоряют обмен веществ и потребление кислорода в тканях
	Кальцитонин	Кости	Влияет на обмен кальция и фосфора
Паращитовидная	Паратгормон	Кости, почки, желудочно-кишечный тракт	Влияет на обмен кальция и фосфора
Поджелудочная (островки Лангерганса)	Инсулин	Не локализовано	Способствует усвоению глюкозы клетками и синтезу гликогена
	Глюкагон	Печень	Стимулирует распад гликогена до глюкозы
Надпочечники а) корковый слой	Глюкокортикоиды (кортизон и др.) Минералокортикоиды (альдостерон)	Не локализовано Канальцы почек	Влияет на обмен углеводов, белков, жиров Влияет на обмен электролитов и воды
б) мозговое вещество	Адреналин	Мышца сердца, гладкие мышцы артериол	Повышает частоту и силу сокращений сердца, тонус артериол, артериальное давление и др.
	Норадреналин	Печень, скелетные мышцы Жировая ткань Артериолы	Стимулирует распад гликогена Стимулирует распад липидов Повышает тонус артериол и артериальное давление

Железа	Гормоны	Место действия	Физиологический эффект
Гипофиз а) передняя доля	Соматотропин (гормон роста) Тиреотропин Кортикотропин Фолликулостимулирующий гормон Лютеинизирующий гормон Пролактин	Не локализовано Щитовидная железа Кора надпочечников Яичники, семенники Яичники, семенники Молочная железа	Ускоряет рост мышц и костей. Стимулирует синтез белка. Оказывает влияние на обмен углеводов и жиров Стимулирует синтез и секрецию гормонов щитовидной железы Стимулирует синтез и секрецию гормонов коры надпочечников Стимулирует рост фолликулов в яичнике женщин и начальные стадии сперматогенеза у мужчин Стимулирует развитие желтого тела после овуляции и синтез им прогестерона у женщин. У мужчин стимулирует развитие ткани семенников и секрецию андрогенов Разрастание ткани молочной железы, продукция молока
б) задняя доля	Антидиуретический гормон (вазопрессин) Окситоцин	Канальцы нефрона Артериолы Мускулатура матки	Усиливает обратное всасывание (реабсорбцию) воды Увеличивает тонус, повышает артериальное давление Сокращение мышц матки, изгнание плода
Семенники	Тестостерон	Мужские половые органы Не локализовано	Стимулирует их рост и функционирование Стимулирует развитие вторичных половых признаков
Яичники	Эстрон, эстрадиол	Женские половые органы Молочная железа Весь организм	Стимулирует их рост, развитие и циклическую функцию Стимулируют развитие протоков Стимулируют развитие вторичных половых признаков



Нарушения деятельности желез внутренней секреции вызывают заболевания, называемые эндокринными. Эти нарушения бывают двоякого рода: а) усиление деятельности железы — *гиперфункция*, когда образуется увеличенное по сравнению с нормой количество гормона; б) ослабление деятельности железы — *гипофункция*, когда образуется уменьшенное по сравнению с нормой количество гормона.

Так, при гиперфункции щитовидной железы возникает *базедова болезнь*. Признаки болезни: увеличение железы, пучеглазие, учащение сердцебиения, повышенная возбудимость нервной системы, быстрая утомляемость, повышенная потливость. При гипофункции щитовидной железы взрослые люди страдают *микседемой*, или слизистым отеком. Кожа у таких больных сухая, грубая, отечная, выпадают волосы, значительно понижается обмен веществ, может нарушаться психическая деятельность. При гипофункции железы в детском возрасте наряду с микседемой развивается *кретинизм*, характеризующийся задержкой роста, умственной отсталостью.

Гипофункция паращитовидных желез ведет к тяжелому заболеванию — *тетании*. Оно сопровождается резкими судорогами, разрушением зубов, похудением, снижением количества кальция в плазме крови. При гипофункции коры надпочечников развивается *аддисонова болезнь*: кожа приобретает бронзовую окраску, больной худеет, теряет аппетит, содержание сахара в крови понижается, кровяное давление падает.

Сахарный диабет — одно из распространенных эндокринных заболеваний. Оно связано с гипофункцией клеток островковых зон поджелудочной железы, что приводит к снижению проницаемости мембран клеток печени и мышц для глюкозы. Содержание глюкозы в плазме крови, а также в моче резко повышается.

Повышенное выделение передней долей гипофиза гормона соматотропина ведет к ускорению роста — *гигантизму*; пониженное — к *карликовости*. Гиперфункция гормона роста у взрослого человека приводит к *акромегалии*. При этом заболевании увеличиваются кости лица, рук и ног, растут мягкие ткани:

губы и щеки становятся толстыми, увеличенный язык не помещается в ротовой полости, удлиняется нос, увеличиваются внутренние органы (печень, сердце и др.). Заболевание чаще наблюдается у мужчин.



178 Какое строение имеет нервная клетка?

Нервная система состоит из множества нервных клеток — нейронов. Нейроны могут быть различной формы и величины, но обладают некоторыми общими особенностями. Все нейроны имеют четыре основных элемента (рис. 57).

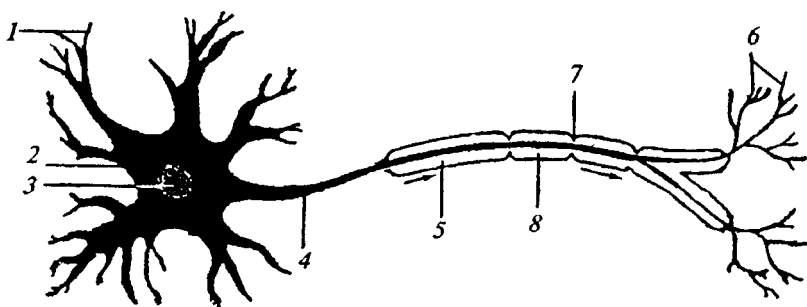


Рисунок 57. Строение нейрона: 1 — дендриты; 2 — тело клетки; 3 — ядро; 4 — аксон; 5 — миелиновая оболочка; 6 — ветви аксона; 7 — перехват; 8 — неврилемма

1. Тело нейрона представлено ядром с окружающей его цитоплазмой. Это *метаболический центр* нервной клетки, в котором протекает большинство обменных процессов. Тело нейрона служит центром системы нейротрубочек, расходящихся лучами в дендриты и аксон и служащих для транспорта веществ. Совокупность тел нейронов образует *серое вещество* мозга.

От тела нейрона радиально отходят два или более отростков.

2. Короткие ветвящиеся отростки называются *дендритами*. Их функция — *восприятие и проведение сигналов*, поступающих из внешней среды или от другой нервной клетки, к телу нейрона.

3. Длинный отросток — *аксон* (нервное волокно) служит для *проведения возбуждения* от тела нейрона к периферии. Аксоны окружены шванновскими клетками, выполняющими

изолирующую роль. Если аксоны просто окружены ими, такие волокна называются *немиелинизированными*. В том случае, если аксоны «обмотаны» плотно упакованными мембранными комплексами, образуемыми шванновскими клетками, их называют *миелинизированными*. Миелиновые оболочки белого цвета, поэтому совокупности аксонов образуют *белое вещество* мозга. У позвоночных животных оболочки аксонов прерываются через определенные промежутки (1—2 мм) так называемыми *перехватами Ранвье*. Диаметр аксонов составляет 0,001—0,01 мм (исключение — гигантские аксоны кальмара, диаметр которых около 1 мм). Длина аксонов у крупных животных может достигать нескольких метров. Объединение сотен или тысяч аксонов представляет собой пучок волокон — **нервный ствол** (нерв).

4. От аксонов отходят боковые ветви, на конце которых располагаются утолщения. Это — зона контакта с другими нервными, мышечными или железистыми клетками. Она называется **синапсом**. Функцией синапсов является *передача*. Один нейрон через синапсы может соединяться с сотнями других клеток.

Нейроны бывают трех видов. *Чувствительные (афферентные, или центростремительные) нейроны* возбуждаются за счет внешних воздействий и передают импульс с периферии в центральную нервную систему (ЦНС). *Двигательные (эфферентные, или центробежные) нейроны* передают нервный сигнал из ЦНС мышцам, железам. Нервные клетки, воспринимающие возбуждение от других нейронов и передающие его также нервным клеткам, называются *вставочными нейронами (интернейронами)*.

Таким образом, функция нервных клеток заключается в генерировании возбуждений, их проведении и передаче другим клеткам.



179

Какими физиологическими свойствами обладает нервное волокно?

Нервное волокно обладает *возбудимостью и проводимостью*. Свойством возбудимости, т.е. способностью в ответ на действие раздражителя генерировать электрические импульсы,

обладают также мышечные и секреторные клетки. Проводимость же является специализированной функцией нервных клеток, благодаря которой нервные импульсы распространяются от рецепторов в ЦНС, а от нее — к исполнительным органам. Существует ряд законов функционирования нервного волокна.

Закон целостности нервного волокна: возбуждение распространяется по нервному волокну только при сохранении анатомической и физиологической целостности нерва.

Закон двустороннего проведения возбуждения: возникнув в какой-либо области волокна (например, в результате электрического раздражения), возбуждение распространяется в обе стороны.

Закон изолированного проведения нервных импульсов: возникшее в нервном волокне возбуждение не может перейти на нервные волокна, находящиеся в этом же нервном стволе. Важное значение данного свойства связано с тем, что большинство нервов являются смешанными, состоящими из тысяч функционально различных нервных волокон (центростремительных, центробежных и вегетативных) и иннервирующими различные органы. Если бы возбуждение переходило с одного волокна на другое, то рефлекторные реакции были бы хаотичными.

Закон низкой утомляемости нервного волокна: нерв сохраняет способность к проведению возбуждения даже при непрерывном его раздражении в течение 8—12 ч.

Скорость проведения возбуждения в нервных волокнах у теплокровных животных колеблется от 0,5 до 120 м/с. Самая высокая скорость проведения в миелинизированных двигательных волокнах скелетных мышц — 7—120 м/с, самая низкая — в немиелинизированных постганглионарных волокнах вегетативной нервной системы — 0,5—3,0 м/с.



180

Какова природа возникновения и проведения нервного импульса?

Электрические явления в живых тканях связаны с разностью концентраций ионов, несущих электрические заряды.

Согласно общепринятой мембранной теории происхождения биопотенциалов разность потенциалов в живой клетке возникает потому, что ионы, несущие электрические заряды, распределяются по обе стороны клеточной мембраны в зависимости от ее избирательной проницаемости к разным ионам. Активный перенос ионов против концентрационного градиента осуществляется с помощью так называемых *ионных насосов*, представляющих собой систему ферментов-переносчиков. Для этого используется энергия АТФ.

В результате работы ионных насосов концентрация ионов K^+ внутри клетки оказывается в 40—50 раз больше, а ионов Na^+ — в 9 раз меньше, чем в межклеточной жидкости. Ионы выходят на поверхность клетки, анионы остаются внутри нее, сообщая мембране отрицательный заряд. Таким образом создается *потенциал покоя*, при котором мембрана внутри клетки заряжена отрицательно по отношению к внеклеточной среде (ее заряд условно принимается за нуль). У различных клеток мембранный потенциал варьирует от -50 до -90 мВ.

Потенциал действия возникает в результате кратковременного колебания мембранного потенциала. Он включает две фазы (рис. 58).

Фаза деполяризации соответствует быстрому изменению мембранного потенциала примерно на 110 мВ. Это объясняется тем, что в месте возбуждения резко возрастает проницаемость мембраны для ионов Na^+ , так как открываются натриевые каналы. Поток ионов Na^+ устремляется в клетку, создавая разность потенциалов с положительным зарядом на внутренней и отрицательным на наружной поверхности мембраны. Мембранный потенциал в момент достижения пика составляет +40 мВ. Во время фазы реполяризации мембранный потенциал вновь достигает уровня покоя (мембрана реполяризуется), после чего наступает гиперполяризация до значения примерно -80 мВ.

Фаза реполяризации потенциала связана с закрытием натриевых и открытием калиевых каналов. Так как по мере выхода K^+ удаляются положительные заряды, мембрана реполяризуется. Гиперполяризация мембраны до уровня большего (более отрицательного), чем потенциал покоя, обусловлена высокой калиевой проницаемостью в фазу реполяризации. Закрытие калиевых каналов приводит к восстановлению

высокая скорость объясняется тем, что деполяризующий ток не протекает через участки, покрытые изолирующей миелиновой оболочкой (участки между перехватами). Потенциал действия здесь распространяется скачкообразно.

Скорость проведения потенциала действия по аксону пропорциональна его диаметру. В волокнах смешанного нерва она варьирует от 120 м/с (толстые, диаметром до 20 мкм, миелинизированные волокна) до 0,5 м/с (самые тонкие, диаметром 0,1 мкм, безмякотные волокна).



181 Как нервная клетка передает возбуждение?

Передача возбуждения с нервного волокна осуществляется в *синапсе* — зоне контакта между нейроном и эффекторными органами (мышца, железа).

В синапсе различают пресинаптическое звено, или пресинапс (концевые утолщения или бляшки аксона), и постсинаптическое звено, или постсинапс (участок мембраны дендрита другого нейрона, либо мышечной или железистой клетки) (рис. 59).

У большинства синапсов синаптическая щель, разделяющая пре- и постсинапс, широкая (10—20 нм) и потому обладает большим сопротивлением, препятствующим непосредственному переходу потенциала действия с пре- на постсинаптическую мембрану. Для этого используется химический посредник — медиатор, вырабатываемый телом нейрона и транспортируемый в окончания аксона, где он накапливается в пузырьках вдоль внутренней поверхности пресинаптической мембраны. Когда под действием нервного импульса наступает ее деполяризация, медиатор выбрасывается в межсинаптическую щель. Обязательным условием для процесса высвобождения медиатора является присутствие ионов Ca^{2+} внутри концевое аксонное утолщение.

Далее медиатор связывается с рецепторными белками постсинаптической мембраны, вызывая повышение ее проницаемости для Na^+ . Поток Na^+ из синаптической щели через постсинаптическую мембрану ведет к ее деполяризации и генерирует постсинаптический потенциал.

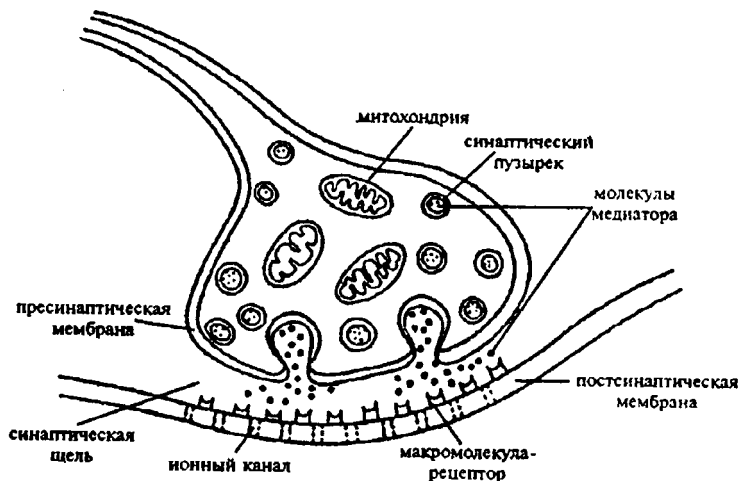


Рисунок 59. Схематическое изображение ультраструктуры синапса

К химическим медиаторам относятся: ацетилхолин, норадреналин, серотонин, аминокислоты — глутаминовая, аспарагиновая, глицин, γ -аминомасляная кислота и другие вещества.

Действие некоторых ядов основано на блокировании синаптической передачи в области нервно-мышечного соединения. Так, действие яда кураре основано на связывании его с рецепторными белками постсинаптической мембраны, что препятствует взаимодействию с ними ацетилхолина. Ботулинический токсин блокирует выход ацетилхолина из пресинапса.

Многие межнейронные синапсы, в отличие от нервно-мышечных, являются тормозными — высвобождающийся медиатор вызывает образование тормозного постсинаптического потенциала, что связано с гиперполяризацией постсинаптической мембраны. Функция тормозных синапсов состоит в подавлении активности нервных клеток.

Синапсы характеризуются рядом функциональных свойств:

1. Интервал между поступлением импульса в пресинапс и возникновением постсинаптического потенциала составляет 0,2—0,5 м/с (*синаптическая задержка*).

2. Химические синапсы отличаются *односторонним проведением*: от пре- к постсинапсу. В электрическом синапсе чаще *двустороннее проведение*.

3. Химические синапсы обеспечивают как возбуждение, так и торможение постсинаптического нейрона, в то время как электрические — только возбуждение.

4. Химические синапсы лучше, чем электрические, сохраняют следы предшествующей активности.

5. Химические синапсы более чувствительны к изменениям температуры, чем электрические, что имеет существенное значение для нервной системы пойкилотермных (экто-термных) животных.

Количество синапсов на одном нейроне колеблется от нескольких единиц до нескольких тысяч. Это связано с уровнем эволюционного развития животного. Так, 1 г коры головного мозга свинки содержит около $4 \cdot 10^{11}$ синапсов, человека — $1 \cdot 10^{18}$ синапсов.



182 Какие элементы входят в состав рефлекторной дуги?

В основе нервной деятельности лежит рефлекс. *Рефлекс — это реакция организма на раздражение рецепторов, осуществляющаяся при участии центральной нервной системы.* Все раздражения из внешней и внутренней среды воспринимаются *рецепторами*. Возбуждение от рецепторов передается в центральную нервную систему, а оттуда — к соответствующим органам, изменяя их деятельность. Путь, по которому возбуждение распространяется от рецептора до эффектора (органа, железы), называется рефлекторной дугой.

Рефлекторная дуга включает следующие элементы: 1) *рецептор, воспринимающий раздражение*; 2) *чувствительный (афферентный) нейрон*, отростки которого образуют чувствительное нервное волокно, проводящее возбуждение в центральную нервную систему; 3) *вставочные нейроны* центральной нервной системы; 4) *двигательный (эфферентный) нейрон*, аксон которого образует проводит возбуждение к органу; 5) *исполнительный орган* (эффектор).

Дуги спинномозгового соматического и вегетативного рефлексов представлены на рис. 60. На рисунке видно, что тело чувствительного нейрона находится вне спинного мозга.

Совокупность тел таких нейронов образует *спинномозговые узлы*. В соматическом рефлексе (а) эфферентное нервное волокно (4) двигательного нейрона доходит до иннервируемого органа. В вегетативном рефлексе (б) эфферентное нервное волокно (6) не доходит до иннервируемого органа, а передает нервный импульс другому нейрону (7), аксон которого достигает иннервируемого органа (эффектора). Скопления тел постганглионарных нейронов (7) образуют *вегетативный ганглий (Г)*. Дуга простейшего соматического рефлекса (например, сухожильного) не содержит вставочный нейрон.

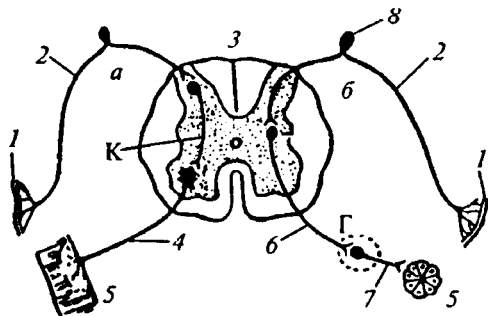


Рисунок 60. Схема рефлекторной дуги соматического (а) и вегетативного (б) рефлексов: 1 — рецептор; 2 — чувствительный нейрон; 3 — центральная нервная система (спинной мозг); 4 — двигательный нейрон; 5 — рабочий орган — мышца, железа; К — контактный (вставочный) нейрон; Г — вегетативный ганглий; 6, 7 — пре- и постганглионарное нервное волокно; 8 — спинномозговой ганглий

Рецепторы, воспринимающие раздражения, подразделяются на *внешние* и *внутренние*. Внешние рецепторы расположены вблизи поверхности тела, в органах чувств и воспринимают сигналы из окружающей внешней среды (механические, звуковые, световые, температурные, обонятельные, вкусовые раздражения). Внутренние рецепторы расположены во внутренних органах, в сосудах, мышцах, сухожилиях, связках. Они воспринимают сигналы о состоянии и деятельности органов и об изменениях, происходящих во внутренней среде организма.

По роду восприятия раздражителей различают: механорецепторы, терморепрепторы, хеморецепторы, фоторепрепторы и др.



Нервную систему животных и человека по структуре подразделяют на центральную и периферическую части.

К центральной нервной системе (ЦНС) относят головной мозг, расположенный в полости черепа, и спинной мозг, который лежит в спинномозговом канале позвоночника. Головной и спинной мозг состоят из серого и белого веществ. Серое вещество представляет собой скопления тел нервных клеток, белое — нервных волокон, образующих проводящие пути (аксоны).

В головном мозге различают *продолговатый мозг, задний мозг (мост и мозжечок), средний, промежуточный и передний мозг (большие полушария)*, составляющий большую часть головного мозга. Полушария покрыты слоем серого вещества, которое называется *корой головного мозга* и является высшим отделом ЦНС. Отдельные скопления серого вещества называются *ядрами* и образуют *нервные центры*, отвечающие за определенные функции. Выделяют чувствительные центры, центры вегетативных функций, двигательные центры, центры психических функций и т.д.

От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов, от спинного мозга — 31 пара спинномозговых нервов. Скопления тел нервных клеток вне спинного и головного мозга называются ганглиями, или нервными узлами. Нервы, их сплетения, узлы, рецепторный аппарат составляют *периферическую нервную систему*.

Функционально нервная система подразделяется на две тесно взаимосвязанные друг с другом части — *соматическую и вегетативную*. Первая иннервирует поперечнополосатую (скелетную) мускулатуру, обеспечивая произвольные движения. *Вегетативная нервная система* иннервирует гладкую мускулатуру внутренних органов, регулируя их деятельность.

Как вегетативная, так и соматическая нервная система состоят из центрального и периферического отделов.

Указанное деление нервной системы на центральную и периферическую, соматическую и вегетативную части в

определенной мере условно, так как функционально нервная система представляет собой единое целое.

184 Каковы строение и функции спинного мозга?

Спинной мозг — наиболее древний отдел ЦНС позвоночных, впервые появившийся у головохордовых (ланцетника). Поэтому он в большей мере, чем другие отделы ЦНС, сохранил черты древней организации, выражающиеся в метамерном строении.

Спинной мозг представляет собой тяж длиной около 45 см, диаметром около 1 см, который вверху переходит в продолговатый мозг. Он разделен двумя бороздами (передней и задней) на правую и левую половины.

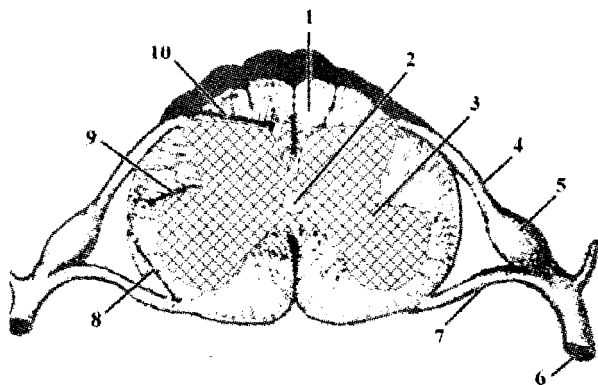


Рисунок 61. Строение сегмента спинного мозга: 1 — белое вещество; 2 — центральный канал; 3 — серое вещество; 4 — задний корешок; 5 — спинномозговой ганглий; 6 — спинномозговой нерв; 7 — передний корешок; 8 — передние рога; 9 — боковые рога; 10 — задние рога;

На поперечном разрезе (рис. 61) видно, что узкий центральный канал спинного мозга окружен серым веществом, имеющим форму бабочки. Передние «крылья» серого вещества называются *передними рогами*, задние «крылья» — *задними рогами*. В передних рогах серого вещества находятся

тела двигательных (центробежных) нейронов, волокна которых образуют *передние корешки*. В задних рогах располагаются тела вставочных нейронов, осуществляющих связь между центробежными и центростремительными нейронами. *Задние корешки* образованы волокнами чувствительных (центростремительных) нейронов, тела которых располагаются в спинномозговых узлах. Через задние, или чувствительные, корешки возбуждение передается с периферии в спинной мозг, а через передние, или двигательные, — от спинного мозга к мышцам и другим органам.

В *боковых рогах* грудино-поясничных сегментов спинного мозга расположены *вегетативные ядра* симпатической нервной системы.

Основную массу белого вещества спинного мозга, который располагается по периферии серого вещества, образуют *проводящие пути*. По этим путям осуществляется связь между различными отделами ЦНС.

В спинном мозге 31 сегмент. Передние и задние корешки каждого сегмента объединяются и образуют 31 пару *смешанных спинномозговых нервов*.

Спинной мозг выполняет две функции: *рефлекторную* и *проводниковую*. В сером веществе спинного мозга замыкается значительное количество рефлекторных дуг, благодаря которым регулируются как соматические, так и вегетативные функции организма. Двигательные нейроны каждого сегмента иннервируют строго определенные участки тела. В спинном мозге находятся рефлекторные центры потоотделения, регуляции диаметра зрачка, движения диафрагмы (шейный и грудной отделы). В крестцовом отделе расположены ядра парасимпатической нервной системы, там же находятся центры мочеиспускания, дефекации и половой функции.

Проводниковая функция заключается в том, что по восходящим путям в головной мозг поступает информация от внешних и внутренних рецепторов. От двигательных центров головного мозга импульсы по нисходящим путям поступают к соответствующим участкам тела. Благодаря проводниковой функции многие рефлексы находятся под контролем головного мозга.



Головной мозг состоит из пяти отделов: *продолговатого мозга, мозжечка, среднего, промежуточного мозга и больших полушарий.*

Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга. В нем находятся ядра IX—XII пар черепно-мозговых нервов. Здесь расположены жизненно важные центры регуляции дыхания, сердечно-сосудистой деятельности, пищеварения. Ядра продолговатого мозга принимают участие в осуществлении безусловных пищевых рефлексов (отделение пищеварительных соков, сосание, глотание), защитных рефлексов (рвота, чихание, кашель, моргание). Проводниковая функция продолговатого мозга заключается в передаче импульсов от спинного мозга в головной и в обратном направлении.

Мозжечок и варолиев мост образуют задний мозг. Через мост проходят нервные пути, связывающие передний и средний мозг с продолговатым и спинным. В мосту расположены ядра V—VIII пар черепно-мозговых нервов. Серое вещество мозжечка находится снаружи и образует кору слоем 1—2,5 мм. Мозжечок образован двумя полушариями, соединенными червем. Ядра мозжечка обеспечивают координацию сложных двигательных актов организма. Большие полушария головного мозга через мозжечок регулируют тонус скелетных мышц и координируют движения тела. Мозжечок принимает участие в регуляции некоторых вегетативных функций (состав крови, сосудистые рефлексы).

Средний мозг расположен между варолиевым мостом и промежуточным мозгом. Состоит из *четверохолмия* и *ножек мозга*. Через средний мозг проходят восходящие пути к коре больших полушарий и мозжечку и нисходящие пути к продолговатому и спинному мозгу (проводниковая функция). В среднем мозге находятся ядра III и IV пар черепно-мозговых нервов. С их участием осуществляются первичные ориентировочные рефлексы на свет и звук: движение глаз, поворот головы в сторону источника раздражения. Средний мозг также участвует в поддержании тонуса скелетных мышц.

Промежуточный мозг расположен над средним мозгом. Главные его отделы — *таламус* (зрительные бугры)

и *гипоталамус* (подбугровая область). Через таламус к коре головного мозга проходят центростремительные импульсы от всех рецепторов организма (за исключением обонятельного). Информация получает в таламусе соответствующую эмоциональную окраску и передается в большие полушария мозга. Гипоталамус является главным подкорковым центром регуляции вегетативных функций организма, всех видов обмена веществ, температуры тела, постоянства внутренней среды (гомеостаза), деятельности эндокринной системы. В гипоталамусе расположены центры чувства насыщения, голода, жажды, удовольствия. Ядра гипоталамуса участвуют в регуляции чередования сна и бодрствования.

Б о л ь ш и е п о л у ш а р и я — самый крупный отдел головного мозга. Он представлен двумя полушариями — левым и правым, отделенными продольной щелью. Полушария соединены толстой горизонтальной пластинкой — *мозолистым телом*, которое образовано нервными волокнами, идущими поперечно из одного полушария в другое. Три глубокие борозды — центральная, теменно-затылочная и боковая — делят каждое полушарие на четыре доли: лобную, теменную, височную и затылочную. Снаружи полушария покрывает слой серого вещества — *коры*, внутри расположены *белое вещество* и *подкорковые ядра*. Подкорковые ядра — филогенетически древняя часть мозга, управляющая бессознательными автоматическими действиями (инстинктивное поведение).

Кора мозга имеет толщину 1,3—4,5 мм. Благодаря наличию складок, извилин и борозд общая площадь коры взрослого человека составляет 2000—2500 см². Кора состоит из 12—18 млрд нервных клеток, расположенных в шесть слоев.

Хотя кора больших полушарий функционирует как единое целое, функции отдельных ее участков неодинаковы. В *сенсорные (чувствительные) зоны* коры поступают импульсы от всех рецепторов организма. Так, зрительная зона коры расположена в затылочной доле, слуховая — в височной и т.д. В *ассоциативных зонах* коры осуществляется хранение, оценка, сопоставление поступающей информации с полученной ранее и т.п. Таким образом, в этой зоне происходят процессы запоминания, научения, мышления. *Двигательные (моторные) зоны* отвечают за сознательные движения. От них нервные импульсы поступают к поперечно-полосатой мускулатуре.

Белое вещество больших полушарий образовано нервными волокнами, связывающими между собой разные отделы мозга.

Таким образом, большие полушария головного мозга являются высшим отделом ЦНС, обеспечивающим наиболее высокий уровень приспособления организма к меняющимся условиям внешней среды. Кора больших полушарий является материальной основой психической деятельности.

186 Каковы особенности строения вегетативной нервной системы?

Вегетативная нервная система (ВНС) состоит из двух отделов — симпатического и парасимпатического, которые различаются рядом особенностей (рис. 62):

1. Ядра *парасимпатического отдела* ВНС расположены в среднем, продолговатом отделах головного мозга и в крестцовых сегментах спинного мозга; ядра *симпатического отдела* ВНС — в боковых рогах грудных и поясничных сегментах спинного мозга.

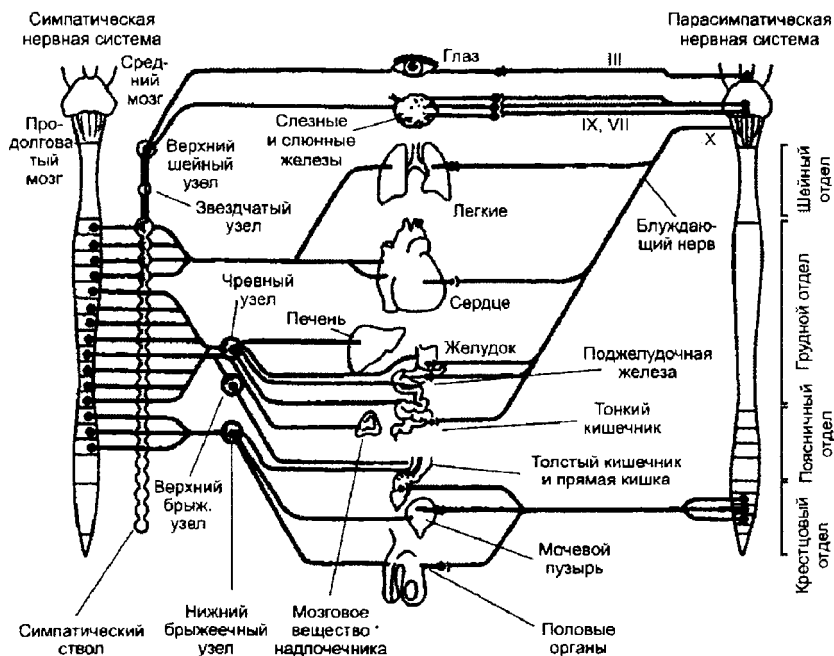


Рисунок 62. Строение вегетативной нервной системы

2. Эфферентные нервные волокна не доходят до иннервируемого органа, а прерываются и вступают в контакт с другой нервной клеткой, волокно которой достигает органа. Скопления тел нервных клеток образуют узлы или ганглии ВНС. Таким образом, периферическая часть симпатических и парасимпатических путей построена из двух последовательно расположенных нейронов (см. вопрос 167). Тело первого нейрона находится в ЦНС, второго — в вегетативном ганглии за пределами ЦНС. Волокна первого нейрона называют *преганглионарными*, второго — *постганглионарными*.

3. Ганглии симпатического отдела ВНС располагаются по обе стороны позвоночника в виде цепочки, образуя правый и левый симпатические стволы. Ганглии парасимпатического отдела ВНС расположены в стенках внутренних органов или вблизи них.

Большинство внутренних органов иннервируется обоими отделами вегетативной нервной системы, оказывая на них противоположное влияние (таблица 13), обусловленное действиями медиаторов. Основным медиатором симпатической нервной системы является норадреналин, парасимпатической — ацетилхолин.

Таблица 13

Эффекты действия симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы в организме человека

Орган	Симпатическая система	Парасимпатическая система
1	2	3
Сердце	Учащает сердцебиения расширяет сосуды	Уменьшает частоту сокращений
Зрачки	Расширяет	Сужает
Кровеносная система	Сужает артериолы кишечника и гладких мышц; расширяет артериолы мозга и скелетных мышц; повышает кровяное давление	Поддерживает постоянный тонус артериол кишечника, гладких и скелетных мышц, снижает кровяное давление
Легкие	Расширяет бронхиолы. Усиливает вентиляцию легких	Сужает бронхиолы. Уменьшает вентиляцию легких
Кишечник	Угнетает перистальтику кишечника	Усиливает перистальтику кишечника

1	2	3
Кожа	Сужает артериолы в коже конечностей. Усиливает потоотделение	Расширяет артериолы в коже лица
Почки	Увеличивает реабсорбцию, уменьшает диурез, удаляет с мочой лишний сахар	Уменьшает реабсорбцию, увеличивает выделение с мочой хлоридов
Мочевой пузырь	Усиливает сокращение сфинктера мочевого пузыря	Расслабляет сфинктер мочевого пузыря, способствуя его опорожнению



187 Что такое высшая нервная деятельность (ВНД)?

ВНД — это деятельность коры больших полушарий головного мозга и подкорковых образований, обеспечивающих наиболее совершенное приспособление высокоорганизованных животных и человека к окружающей среде. Русским физиологом И. М. Сеченовым впервые была высказана мысль о связи сознания и мышления человека с рефлекторной деятельностью головного мозга. Эта идея была экспериментально подтверждена и развита И. П. Павловым, который по праву считается создателем учения о высшей нервной деятельности. Ее основой являются условные рефлексы.

Все рефлекторные реакции организма И. П. Павлов подразделил на две группы — безусловные и условные. Безусловные рефлексы — это рефлексы врожденные, передающиеся по наследству от родителей, как и любой другой признак. Они являются видовыми, относительно постоянными и осуществляются низшими отделами ЦНС — спинным мозгом, стволом и подкорковыми ядрами головного мозга. Безусловные рефлексы сохраняются у животных, лишенных коры больших полушарий. Примерами безусловных рефлексов являются *сосательный, глотательный, зрачковый, кашель, чихание* и др. Они образуются в ответ на действие строго определенных раздражителей. Так, рефлекс слюноотделения возникает при раздражении пищевой вкусовых рецепторов сосочков языка. Возникшее возбуждение передается по чувствительным нервам в продолговатый мозг,

где находится центр слюноотделения, откуда оно по двигательным нервам проводится к слюнным железам, вызывая слюноотделение. На основе безусловных рефлексов осуществляются регуляция и согласованная деятельность разных органов и их систем, поддерживается само существование организма.

Разновидностью безусловных рефлексов являются *инстинкты* — сложные врожденные стереотипные формы поведения. Они не зависят от выучки и проявляются, как правило, только в определенные периоды жизни под действием внутренних или внешних раздражителей. Внутренними раздражителями, запускающими инстинктивное поведение, могут выступать, например, гормоны, определяющие поведение животного в период размножения. Внешним раздражителем может быть изменение продолжительности светового дня, запускающее инстинктивное поведение к отлету птиц в места зимовки или гнездования. Эти приспособительные реакции передаются по наследству из поколения в поколение, выдерживая жесткий естественный отбор, и, безусловно, имеют важное значение для выживания.

В приспособлении к изменяющимся условиям окружающей среды большая роль принадлежит условным рефлексам. Они не являются врожденными, а образуются в течение жизни на базе безусловных рефлексов под влиянием определенных факторов внешней среды. Условные рефлексы строго индивидуальны, т.е. у одних особей вида тот или иной рефлекс может присутствовать, у других — отсутствовать.

Условные рефлексы образуются в результате совместного действия безусловного и условного раздражителей. Для этого необходимо соблюдение двух условий: 1) действие условного раздражителя должно обязательно совпадать или несколько предшествовать действию безусловного раздражителя (например, для образования у собаки условного слюноотделительного рефлекса на звонок нужно, чтобы он начал звонить за 5—30 сек. до подачи корма и некоторое время сопровождал еду); 2) условный раздражитель должен неоднократно подкрепляться действием безусловного раздражителя. Так, после нескольких сочетаний звонка с приемом пищи у собаки будет наблюдаться слюноотделение при одном звуке звонка без пищевого подкрепления.

Механизм образования условного рефлекса состоит в установлении временной связи (замыкании) между двумя очагами возбуждения в коре головного мозга. Для рассмотренного примера такими очагами являются центр слюноотделения и центр

слуха. Дуга условного рефлекса, в отличие от таковой безусловного, значительно усложнена и включает рецепторы, воспринимающие условный раздражитель, чувствительный нерв, передающий возбуждение в головной мозг, участок коры, который воспринимает раздражение, второй участок коры, связанный с центром безусловного рефлекса, двигательный нерв и рабочий орган.

Биологическое значение условных рефлексов в жизни человека и животных огромно. Они позволяют точно ориентироваться в пространстве и времени, избегать опасности, находить пищу по виду и запаху и т.д. С возрастом число условных рефлексов возрастает, приобретается опыт поведения, благодаря которому взрослый организм оказывается лучше приспособлен к окружающей среде. На выработке условных рефлексов основана дрессировка животных.

При изменении условий существования в организме образуются новые условные рефлексы, а выработанные ранее, но неподкрепляемые, могут затухать или вовсе исчезать благодаря процессу торможения. И. П. Павлов опытным путем выявил два вида торможения условных рефлексов — внешнее и внутреннее. *Внешнее* торможение происходит в случае образования в коре больших полушарий нового очага возбуждения под действием нового раздражителя, не связанного с данным условным рефлексом. Например, боль приводит к торможению пищевого условного рефлекса или выработанный у животного условный рефлекс, предположим, на свет, не проявляется при внезапном шуме. Чем сильнее новое постороннее раздражение, тем больше его ослабляющее (тормозящее) действие.

Внутреннее торможение условного рефлекса развивается постепенно, в случае длительного неподкрепления условного раздражителя безусловным. Благодаря внутреннему торможению в ЦНС происходит угасание биологически нецелесообразных для организма реакций, утративших свое значение в измененных условиях среды. Например, при пересыхании водоема, из которого животные пили воду, условный раздражитель (вид ручья) не будет подкрепляться безусловным (питье воды), условный рефлекс будет угасать, и животные перестанут ходить сюда на водопой. Они найдут новый источник воды, и возникнет новый рефлекс взамен утраченного. Образование новых условных рефлексов и исчезновение старых позволяет организму менять свое поведение, всякий раз приспособлявая его к особенностям среды обитания.

Внутреннее торможение позволяет организму сводить к минимуму биологически нецелесообразные реакции на раздражители.



188 Что такое первая и вторая сигнальные системы?

Сигнальной системой называют совокупность процессов в нервной системе, которые осуществляют восприятие, анализ информации и ответную реакцию организма. Физиолог И. П. Павлов разработал учение о первой и второй сигнальных системах. Первой сигнальной системой он назвал деятельность коры головного мозга, которая связана с восприятием через рецепторы непосредственных раздражителей (сигналов) внешней среды, например, световых, тепловых, болевых и т.д. Она является основой для выработки условных рефлексов и свойственна как животным, так и человеку.

Человеку, в отличие от животных, свойственна еще и вторая сигнальная система, связанная с функцией речи, со словом, слышимым или видимым (письменная речь). Слово, по И. П. Павлову, является сигналом для работы первой сигнальной системы («сигнал сигналов»). Например, действия человека будут одинаковыми на слово «пожар» и действительно наблюдаемый (зрительное раздражение) им пожар. Образование условного рефлекса на основе речи является качественной особенностью высшей нервной деятельности человека. Вторая сигнальная система сформировалась у человека в связи с общественным образом жизни и коллективным трудом, при которых она является средством общения друг с другом. Слово, речь, письмо являются не только слуховым или зрительным раздражителем, они несут определенную информацию о предмете или явлении. В процессе обучения речи у человека возникают временные связи между нейронами коры, воспринимающими сигналы от разных предметов, явлений и событий, и центрами, воспринимающими словесное обозначение этих предметов, явлений и событий, их смысловое значение. Вот почему у человека после образования условного рефлекса на какой-то раздражитель он легко воспроизводится

без подкрепления, если словесно выразить этот раздражитель. Например, на словосочетание «утюг горячий» человек отдернет от него руку. У собаки тоже можно выработать условный рефлекс на слово, но оно ею воспринимается как определенное звуко сочетание, без понимания смысла.

Словесная сигнализация у человека сделала возможным отвлеченное и обобщенное восприятие явлений, находящихся свое выражение в понятиях, суждениях и умозаклчениях. Например, слово «деревья» обобщает многочисленные породы деревьев и отвлекает от конкретных признаков дерева каждой породы. Способность к обобщению и отвлечению служат основой мышления человека. Благодаря отвлеченному логическому мышлению человек познает окружающий мир и его законы. Способность к мышлению используется человеком в его практической деятельности, когда он ставит определенные цели, намечает пути реализации и достигает их. В ходе исторического развития человечества благодаря мышлению накоплены огромные знания о внешнем мире.

Таким образом, благодаря первой сигнальной системе достигается конкретно чувственное восприятие окружающего мира и состояния самого организма. Развитие второй сигнальной системы обеспечило абстрактно-обобщенное восприятие внешнего мира в виде понятий, суждений, умозаклчений. Эти две сигнальные системы тесно взаимодействуют между собой, так как вторая сигнальная система возникла на базе первой и функционирует в связи с ней. У человека вторая сигнальная система преобладает над первой в связи с общественным образом жизни и развитым мышлением.



189 Каковы строение и функция костей?

Скелет человека включает более 200 костей. Он является пассивной частью опорно-двигательной системы. Функции скелета: опорная, защитная, участие в обмене минеральных веществ, кроветворная.

Кости образованы костной тканью, состоящей из клеток и плотного межклеточного вещества, содержащего белок — оссеин

и минеральные компоненты — фосфорнокислый и углекислый кальций. Содержание органических и неорганических компонентов составляет 33 % и 67 % соответственно. Высокая прочность костей обеспечивается сочетанием упругости оссеиновых волокон и твердости минерального вещества. При недостатке витамина D в растущем организме нарушается процесс минерализации костей и они становятся гибкими, легко искривляются (рахит). У пожилых людей доля минеральных веществ возрастает, а органических — уменьшается, кости становятся хрупкими, при переломах плохо срастаются.

Межклеточное вещество представлено тонкими костными пластинками, расположенными концентрически вокруг каналов, в которых проходят питающие кость кровеносные сосуды. Пластинки, объединяясь, образуют перекладки или балки. Если перекладки плотно прилегают друг к другу, формируется *плотное*, или *компактное*, вещество; рыхло расположенные перекладки образуют *губчатое* вещество. Оси балок ориентированы в направлении, в котором на кости воздействует нагрузка. Это придает кости устойчивость к напряжению и сжатию при минимальной ее массе. Компактное вещество находится снаружи кости и придает ей прочность, губчатое вещество находится под компактным веществом и уменьшает массу кости.

Снаружи кость, за исключением суставных поверхностей, покрыта *надкостницей* — плотным соединительнотканым чехлом, пронизанным кровеносными сосудами и нервами. На ее внутренней поверхности расположены костеобразующие клетки (остеобласты), которые, размножаясь делением, обуславливают рост кости в толщину и ее восстановление при переломах.

Губчатое вещество кости содержит *красный костный мозг*. В красном костном мозге находятся клетки, которые обладают способностью к кроветворению, а также кровеносные сосуды, питающие внутренние зоны кости. Полости трубчатых костей заполнены *желтым костным мозгом* — богатой жиром рыхлой соединительной тканью.

По форме кости подразделяются на *трубчатые*, *губчатые*, *плоские* и *смешанные*. Трубчатые кости состоят из средней части, или тела, и двух концов — головок (плечевая, бедренная, фаланги пальцев). В головках преимущественно расположено губчатое вещество; в теле имеется полость, заполненная желтым костным мозгом. В период роста кости между телом и головкой

трубчатых костей имеется слой хряща, за счет деления клеток которого происходит рост кости в длину. После замещения хряща костной тканью рост кости в длину прекращается.

Губчатые кости (ребра, грудина, кости запястья, предплюсны) преимущественно состоят из губчатого вещества, покрытого тонким слоем компактного.

Плоские кости формируют защитные стенки для внутренних органов (кости черепа, тазовые кости) и служат поверхностью для прикрепления мышц (лопатки).

Смешанные кости (кости основания черепа — височная клиновидная, позвонки) состоят из нескольких частей, имеющих различное строение.

Поверхности костей имеют выступы, гребни, шероховатости, служащие для прикрепления мышц.

190 Каковы типы соединения костей?

Различают три типа соединения костей: *непрерывные (неподвижные или малоподвижные)*, *полупрерывные (полуподвижные)* и *прерывные (подвижные)*.

Н е п р е р ы в н ы е соединения костей осуществляются в тех частях скелета, где требуется обеспечить повышенные защитные и опорные функции. Наиболее эффективно это достигается путем *срастания* костей (например, позвонков крестцового отдела, костей таза с крестцом) и *швов* (соединения костей черепа). **П о л у п р е р ы в н ы е** соединения костей достигаются при помощи *хряща* (соединения позвонков хрящевыми дисками, ребер с грудinou, лонных костей таза). Наибольшая подвижность сочлененных костей обеспечивается **п р е р ы в н ы м** типом соединения. Его называют *суставом*. Сустав имеет три элемента: суставные поверхности, суставную сумку и суставную полость (рис. 63). Суставные поверхности костей покрыты суставным хрящом. Соответствие формы суставных поверхностей обеспечивает плотное их прилегание друг к другу. Суставная сумка, образованная плотной соединительной тканью, формирует герметически замкнутую полость сустава. Внутри полости сустава имеется жидкость,

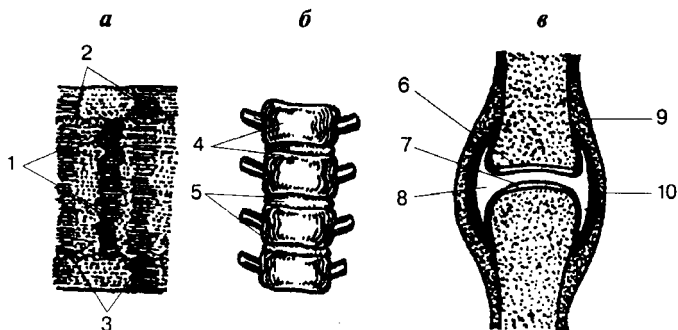


Рисунок 63. Неподвижное (а), полуподвижное (б) и подвижное (в) соединение костей: 1—3 — швы между теменными, лобной и теменной и между затылочной и теменными костями соответственно: 4 — позвонки: 5 — хрящевые прослойки между позвонками: 6, 7 — суставные поверхности; 8 — суставная полость; 9 — надкостница: 10 — суставная сумка.

играющая роль смазки и уменьшающая трение суставных поверхностей. Снаружи суставная сумка окружена укрепляющими сустав связками.

По форме суставных поверхностей различают суставы: плоские (между костями запястья), цилиндрические (между фалангами пальцев), эллиптические (между кистью и предплечьем), шаровидные (между лопаткой и плечевой костью, тазом и бедренной костью). Наибольшую подвижность костей обеспечивает шаровидный сустав, наименьшую — плоский.



191

Каковы строение и функция скелетных мышц? Как осуществляется их работа?

Мышцы являются активным элементом опорно-двигательного аппарата. Соединение со скелетом дало основание называть их скелетной мускулатурой. Общее число мышц около 400.

Мышца состоит из пучков поперечнополосатых мышечных волокон, связанных рыхлой соединительной тканью в пучки первого порядка. Они в свою очередь объединяются в пучки второго порядка и т.д. Все мышечные пучки окружены общей соединительнотканной оболочкой и образуют мышечное брюшко (рис. 64). Сухожильной частью мышцы прикрепляются к кости.

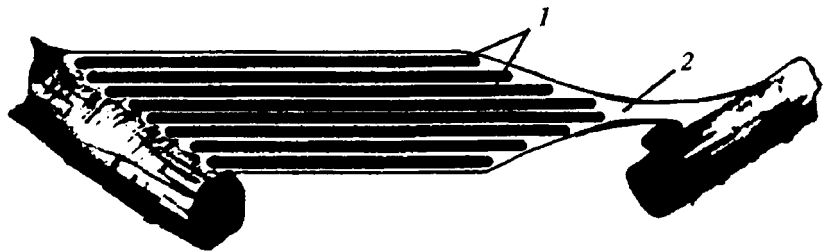


Рисунок 64. Схема начала прикрепления мышц: 1 — мышечные пучки; 2 — сухожилие

Во время сокращения происходит укорочение мышечного брюшка, при этом мышца с помощью сухожилия тянет за собой кость, которая выполняет роль рычага.

В каждом движении принимают участие несколько мышц. Мышцы, действующие совместно в одном направлении и вызывающие сходный эффект, называются *синергистами*. Мышцы, совершающие противоположно направленные движения, называются *антагонистами*. Например, сгибателем предплечья является двуглавая мышца, а разгибателем — трехглавая. Сокращение мышц-сгибателей локтевого сустава сопровождается расслаблением мышц-разгибателей.

По характеру выполняемых движений различают: сгибатели и разгибатели; приводящие и отводящие; вращающие и др. мышцы. Выделяют также мимические, жевательные и дыхательные мышцы.

Скелетные мышцы иннервируются соматической нервной системой. Длительное напряжение мышц, поддерживающее определенное положение тела в пространстве, носит название *тонуса*. Деятельность мышц носит рефлекторный характер. Координация работы мышц, сохранение равновесия и позы тела, регуляция мышечного тонуса осуществляется при участии мозжечка.

Основным источником энергии мышечного сокращения является АТФ. Кровь доставляет мышцам питательные вещества и кислород и уносит образующиеся продукты диссимиляции (углекислый газ и другие продукты распада). При длительной работе наступает утомление — снижение работоспособности мышцы, возникающее из-за несоответствия между ее кровоснабжением и возросшими потребностями в питательных веществах и кислороде. Кроме того, утомление возникает

и вследствие процессов, происходящих в нервных центрах. Русский физиолог И. М. Сеченов установил, что работоспособность мышц зависит от величины нагрузки и ритма работы. Подобранных оптимальных величин, можно добиться высокой производительности работы мышц. И. М. Сеченов установил также, что работоспособность восстанавливается быстрее при смене видов деятельности, а не при полном бездействии. Тренировка мышц увеличивает их массу, силу и работоспособность; чрезмерная работа приводит к утомлению, а бездеятельность — к атрофии.



192

Каковы особенности строения скелета человека в связи с прямохождением и трудовой деятельностью?

Особенности строения скелета человека, которые он приобрел в процессе эволюции, связаны с прямохождением и использованием верхних конечностей — рук — в качестве органа труда. Эти особенности следующие:

1. Мозговая часть черепа преобладает по объему над лицевой в 4 раза, в то время как у приматов это соотношение равно 1:1.

2. Нижняя челюсть дугообразная, с выступающим подбородком, что связано с развитием мускулатуры языка и речевой деятельностью.

3. Позвоночник имеет 4 изгиба: два вперед — шейный и поясничный лордозы и два назад — грудной и крестцовый кифозы, благодаря которым он приобрел S-образную форму и пружинит при ходьбе.

4. Масса тел позвонков увеличивается в направлении от шейного к поясничному отделу, что связано с возрастанием нагрузки на позвонки нижних отделов позвоночника.

5. Грудная клетка плоская и широкая.

6. Таз массивный, чашеобразный, поддерживает лежащие над ним органы и является опорой для нижних конечностей.

7. Кости верхних конечностей легче, подвижнее и короче нижних. Устойчивое положение туловища обеспечивается укорочением позвоночника. Большой палец кисти противопоставлен остальным.

8. Кости стопы образуют свод, смягчающий толчки тела при ходьбе.



193 Какие функции выполняет кровь?

Кровь — жидкая соединительная ткань мезодермального происхождения. Совместно с тканевой жидкостью и лимфой она образует внутреннюю среду организма. Кровь выполняет многообразные функции. Главнейшие из них следующие:

- *транспорт питательных веществ* к тканям (трофическая функция);
- *транспорт продуктов метаболизма* из тканей к органам выделения (выделительная функция);
- *транспорт газов* (кислорода и диоксида углерода) из легких к тканям и обратно (дыхательная функция);
- *транспорт гормонов* (гуморальная функция);
- *защитная функция* — осуществляется за счет фагоцитарной активности лейкоцитов (клеточный иммунитет) и выработки лимфоцитами антител, обезвреживающих генетически чужеродные вещества (гуморальный иммунитет);
- *свертывание крови*, препятствующее кровопотере;
- *терморегуляторная функция* — регуляция теплоотдачи через кожу;
- *гомеостатическая функция* — поддержание постоянства внутренней среды организма.



194 Каков состав крови?

Кр о в ь состоит из жидкой части — *плазмы* и взвешенных в ней клеток — *форменных элементов*: эритроцитов (красных кровяных телец), лейкоцитов (белых кровяных телец) и тромбоцитов (кровяных пластинок). Доля плазмы составляет около 55 %, форменных элементов — 45 %. Общее количество крови в организме взрослого человека — около 6—8 % массы тела, т.е. примерно 4,5—6 л. Потеря 1/3 объема крови может привести к его гибели.

Плазма крови содержит 90—92 % воды и 8—10 % сухого вещества. Сухой остаток состоит из органических и минеральных веществ.

Белки составляют 7—8 % плазмы крови. Они объединены в основные группы: альбумины (около 4—5 %), глобулины (2—3 %) и фибриноген (0,2—0,4 %). Плазма крови, лишенная фибриногена, называется сывороткой.

Белки выполняют ряд важных функций. Обладая буферными свойствами, они участвуют в поддержании рН крови на постоянном уровне. Белки придают крови вязкость, что имеет важное значение в поддержании онкотического давления, которое определяет обмен воды между кровью и тканями. Белки участвуют в свертывании крови, являются факторами иммунитета. Они служат резервом для построения белков тканей.

Кроме белков в плазме содержатся углеводы, липиды, аминокислоты, мочевины, ферменты, гормоны и др.

Минеральные вещества плазмы составляют 0,9 %. В их состав входят преимущественно катионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и анионы Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^- .

Искусственные растворы, обладающие одинаковым с кровью осмотическим давлением, т.е. содержащие равную ей концентрацию солей, называют *изоосмотическими*, или *изотоническими*. Изотоническим для теплокровных животных и человека является 0,9-процентный раствор NaCl . Такой раствор называют *физиологическим*. Растворы, имеющие большее осмотическое давление, чем кровь, называют *гипертоническими*, меньшее — *гипотоническими*.

Эритроциты в изотоническом растворе сохраняют свою форму, в гипертоническом растворе сморщиваются, а в гипотоническом — набухают и лопаются. Отсюда понятна важность поддержания концентрации солей плазмы крови на постоянном уровне.

Кровь человека имеет слабощелочную реакцию. Величина рН артериальной крови равна 7,4; рН венозной крови вследствие большего содержания в ней диоксида углерода равна 7,35. Несмотря на то, что в процессе обмена веществ в кровь непрерывно поступают диоксид углерода, молочная кислота и другие продукты жизнедеятельности, которые могут изменить концентрацию водородных ионов, реакция крови сохраняется постоянной. Это объясняется *буферными свойствами плазмы* и эритроцитов крови, а также удалением из организма избытка кислот и щелочей.



К форменным элементам крови относятся эритроциты, лейкоциты и тромбоциты.

Эритроциты осуществляют перенос кислорода и диоксида углерода. Они безъядерны, имеют форму двояковогнутого диска с диаметром 0,007 мм и толщиной 0,002 мм. В 1 мм³ крови человека их содержится 4,5—5 млн.

Образуются эритроциты в красном костном мозге, разрушаются — в печени и селезенке. Продолжительность их жизни — около 100—120 суток.

Дыхательный пигмент эритроцитов — *гемоглобин* — легко присоединяет и отдает кислород.

Гемоглобин в кровеносных капиллярах легких насыщается кислородом и превращается в *оксигемоглобин*, придающий артериальной крови ярко-алый цвет. В тканях и органах кислород легко отщепляется; гемоглобин восстанавливается и присоединяет диоксид углерода, превращаясь в *карбогемоглобин*. Кровь приобретает темно-красный цвет (венозная кровь). В легких диоксид углерода отщепляется от гемоглобина, он восстанавливается и присоединяет кислород. В форме карбогемоглобина переносится около 10 % CO₂, большая его часть переносится плазмой крови в виде карбонатных соединений.

Гемоглобин способен образовывать прочные соединения, одним из которых является *карбоксигемоглобин* — соединение гемоглобина с угарным газом. Это соединение в 300 раз прочнее оксигемоглобина. Отравление угарным газом опасно для жизни, так как резко снижает транспорт кислорода.

Лейкоциты — белые кровяные тельца, выполняющие защитную функцию (см. вопрос 198).

Тромбоциты — самые мелкие клетки крови. Их диаметр — 0,003 мм, они безъядерны. В 1 мм³ крови их находится около 200—400 тыс. Тромбоциты образуются в красном костном мозге, живут около 8 суток и разрушаются в селезенке.

Основная функция тромбоцитов связана с их участием в свертывании крови.



Свертывание крови является важной защитной реакцией организма, препятствующей кровопотере и тем самым сохраняющей постоянство объема циркулирующей крови.

В механизме свертывания крови участвуют тринадцать факторов, содержащихся в плазме крови.

Сущность процесса свертывания крови заключается в переходе растворимого белка плазмы крови *фибриногена* в нерастворимый нитевидный белок *фибрин*, образующий основу кровяного сгустка — *тромба*.

В механизме свертывания крови выделяют три фазы. При разрыве тканей и стенок сосудов, повреждении тромбоцитов высвобождается фермент *тромбопластин*, который совместно с факторами свертывания крови и ионами Ca^{2+} способствует образованию фермента *протромбиназы* (фаза I). Протромбиназа в присутствии ионов Ca^{2+} превращает неактивный фермент *протромбин* в активный фермент *тромбин* (фаза II). В фазе III при участии тромбина и ионов Ca^{2+} происходит превращение фибриногена в фибрин.

Наследственный дефицит факторов VIII, IX и XI приводит к несвертываемости крови — гемофилии формы A, B и C соответственно.

При повышенной свертываемости крови возникают внутренние тромбы, например, в сосудах сердца (инфаркт миокарда), мозговых сосудах (инсульт), легочной артерии и т.д.

В крови имеется и антисвертывающая система. Одним из мощных антикоагулянтов является гепарин, образуемый базофилами крови и тучными клетками соединительной ткани.



Эритроциты человека содержат агглютинируемые факторы белковой природы — *агглютиногены (антигены) A и B*. В эритроцитах разных людей они могут быть представлены по отдельности, вместе, либо отсутствовать. В плазме крови

обнаружены *агглютинины* (склеивающие вещества) двух видов — α и β (антитела). В крови разных людей они также могут быть представлены по одному, вместе, либо отсутствовать. *Агглютиноген А* и *агглютинин α* , *агглютиноген В* и *агглютинин β* называются *одноименными*.

Агглютинин α склеивает эритроциты, содержащие *агглютиноген А*, а *агглютинин β* склеивает эритроциты, содержащие *агглютиноген В*. Поэтому в крови каждого человека находятся разноименные *агглютиноген* и *агглютинин*. У людей имеются четыре их комбинации или группы: I (0) группа — эритроциты не содержат *агглютиногенов А* и *В*, а в плазме имеются *агглютинины α* и β ; II (А) группа — в эритроцитах имеется *агглютиноген А*, в плазме — *агглютинин β* ; III (В) группа — соответственно *агглютиноген В* и *агглютинин α* ; IV (АВ) группа — в эритроцитах имеются *агглютиногены А* и *В*, *агглютинины* отсутствуют.

Таблица 14

Агглютинация при смешивании эритроцитов
и сыворотки крови людей разных групп

Группа сыворотки (агглютинины)	Эритроциты (агглютиногены)			
	I (0)	II (А)	III (В)	IV (АВ)
I (α, β)	—	+	+	+
II (β)	—	—	+	+
III (α)	—	+	—	+
IV (0)	—	—	—	—

Как видно из таблицы 14, *агглютинация эритроцитов* (знак +) происходит в том случае, когда эритроциты донора (дающего кровь) встречаются с *одноименными агглютининами реципиента* (получающего кровь). При переливании крови *агглютинины донора* не учитываются, так как они значительно разбавляются плазмой реципиента.

Людам I группы крови можно переливать кровь только этой группы. Кровь I группы можно переливать людям всех групп. Поэтому людей с I группой крови называют *универсальными донорами*. Людям с IV группой крови можно переливать кровь всех групп, поэтому их называют *универсальными реципиентами*. Однако в настоящее время реципиенту переливают кровь его же группы

Выявлены также *агглютиногены*, не входящие в систему АВ0. Одним из них является *резус-фактор*

(Rh). Он обнаружен у 85 % людей (резус-положительная кровь, Rh⁺). При переливании такой крови резус-отрицательным реципиентам (Rh⁻) у них вырабатываются иммунные антирезус-агглютинины, вызывающие внутрисосудистое свертывание крови.



198 Как кровь осуществляет защитную функцию?

Важную роль в защите от проникших в организм человека чужеродных веществ играют лейкоциты, или белые кровяные тельца. Они обеспечивают *иммунитет* — распознавание и нейтрализацию (разрушение, обеззараживание, удаление) генетически чужеродных веществ инфекционной и неинфекционной природы. Вещества, при попадании которых в организм человека или животных вызывается иммунная реакция, называются *антигенами* (бактерии, вирусы, чужеродные клетки, тканевые экстракты, биологические жидкости и др.).

В 1 мм³ крови взрослого человека содержится 6—8 тыс. лейкоцитов. Их подразделяют на две группы: *зернистые (гранулоциты)* и *незернистые (агранулоциты)*. Зернистые лейкоциты представлены *нейтрофилами* (50—79 % всех лейкоцитов), *эозинофилами* (1—5 %), *базофилами* (0—0,5 %). В группу незернистых лейкоцитов входят *лимфоциты* (20—40 %) и *моноциты* (2—10 %). У здоровых людей соотношение между типами лейкоцитов постоянно, его изменение служит признаком заболевания.

Одной из форм защиты организма является *клеточный иммунитет*. Он осуществляется путем *фагоцитоза* — поглощения лейкоцитами чужеродных частиц и их внутриклеточного переваривания (см. вопрос 27). Явление фагоцитоза было открыто И. И. Мечниковым. Наибольшей фагоцитарной активностью обладают нейтрофилы и моноциты. Другой путь клеточного иммунитета — *разрушение* чужеродных, злокачественных клеток организма человека, инфицированных вирусом, осуществляют некоторые виды лимфоцитов.

Другой формой иммунитета является **гуморальный**, осуществляемый вырабатываемыми некоторыми видами лимфоцитов защитными белками — **антителами**. Лимфоциты образуются из стволовых клеток красного костного мозга и некоторые из них живут 20 и более лет.

В зависимости от происхождения выделяют наследственный и приобретенный иммунитеты.

Наследственный (генотипический) иммунитет передается по наследству в ряду многих поколений. Он устойчивый, однотипный для каждого вида, различается лишь степенью индивидуальной выраженности. У человека он обеспечивает абсолютную невосприимчивость ко многим болезням животных, а у животных — к болезням человека.

Приобретенный (индивидуальный) иммунитет вырабатывается в процессе естественной жизни или вызывается искусственным путем. Пассивной формой естественно приобретенного иммунитета является **плацентарный и материнский**. Он обеспечивается пассивно переданными антителами от матери плоду через плаценту или младенцу с молоком при грудном вскармливании. После рождения и прекращения вскармливания грудным молоком эта форма иммунитета через 1—1,5 месяца угасает. Активной формой приобретенного в естественных условиях жизни является **постинфекционный**, возникающий у человека в результате перенесения заболевания. Этот вид иммунитета осуществляется антителами, вырабатываемыми В-лимфоцитами. Он сохраняется в течение многих лет, а нередко и всю жизнь.

Приобретенный искусственный иммунитет подразделяют также на активный и пассивный. **Активный (поствакцинальный) иммунитет** создается введением в организм человека вакцин, содержащих ослабленные или убитые возбудители болезни. Он вырабатывается примерно через две недели после вакцинации и сохраняется длительное время. **Пассивный искусственный иммунитет** создается через несколько часов после введения сывороток с содержащимися в ней антителами против возбудителя какого-либо заболевания (например, противостолбнячная сыворотка, против яда змей и др.). Эта форма иммунитета сохраняется не более месяца. Ею пользуются главным образом в лечебных целях.



К системе кровообращения относятся: *сердце*, выполняющее функцию насоса, и кровеносные сосуды — *артерии*, *вены* и *капилляры*. Сосуды, по которым кровь от сердца разносится к тканям и органам, называются *артериями*, а сосуды, которые приносят кровь к сердцу, — *венами*. В тканях и органах тонкие артериолы и венулы соединены сетью кровеносных *капилляров*.

Сосудистая система состоит из двух кругов кровообращения: большого и малого.

Большой круг кровообращения начинается от левого желудочка сердца, откуда кровь поступает в аорту. Из аорты кровь продвигается по артериям, которые по мере удаления от сердца ветвятся, становятся более тонкими, переходя в артериолы. Артериолы распадаются на капилляры, которые густой сетью пронизывают органы и ткани. Через тонкие стенки капилляров кровь отдает питательные вещества и кислород в тканевую жидкость. При этом продукты жизнедеятельности клеток из тканевой жидкости поступают в кровь. Из капилляров кровь движется в мелкие вены — венулы, которые, сливаясь, образуют более крупные вены и впадают в нижнюю и верхнюю полые вены. Обе полые вены приносят кровь в правое предсердие, в котором заканчивается большой круг кровообращения. В большом круге кровообращения находится около 80—85 % объема циркулирующей крови.

Малый круг кровообращения начинается от правого желудочка сердца легочным стволом, который разделяется на две легочные артерии, приносящие венозную кровь к легким. Через стенку кровеносных капилляров и альвеол, состоящих из одного слоя плоского эпителия, происходит газообмен. Из каждого легкого выходят по две легочные вены, несущие артериальную кровь в левое предсердие, в котором заканчивается малый круг кровообращения. Из левого предсердия кровь поступает в левый желудочек, откуда начинается большой круг кровообращения.

Кровь движется по сосудам благодаря сокращениям сердца и разнице давления крови в различных участках кровеносной системы. В артериальных сосудах давление высокое, а в венозных — низкое.



Сердце нагнетает кровь в сосудистую систему посредством периодического сокращения сердечной мышцы — *миокарда*.

Сердце представляет собой полый мышечный орган, разделенный сплошной продольной перегородкой на две половины — правую и левую. Каждая половина сердца делится в свою очередь на две камеры — *предсердие* и *желудочек*.

Полость сердца выстлана внутренней оболочкой — *эндокардом*, образующим клапанный аппарат сердца. Он представлен клапанами двух видов: створчатыми и полулунными.

Створчатые клапаны располагаются между предсердиями и желудочками и пропускают кровь только в сторону желудочков. Они образованы смыкающимися створками. В левой части сердца клапан двустворчатый, в правой — трехстворчатый. От створок отходят сухожильные нити, которые прикрепляются к специальным мышцам желудочков и не позволяют клапанам открываться в сторону предсердий.

Полулунные клапаны имеют вид трех кармашков, свободные края которых плотно примыкают друг к другу. Полулунные клапаны располагаются в устье аорты и легочного ствола и пропускают кровь из желудочков в эти сосуды. Обратное движение крови невозможно, поскольку кармашки полулунных клапанов при заполнении кровью расправляются и плотно смыкаются.

Таким образом, функция клапанов состоит в обеспечении движения крови только в одном направлении: из предсердий в желудочки, а из желудочков — в сосуды большого и малого кругов кровообращения.

Сокращения сердца происходят в результате периодически возникающих процессов возбуждения в сердечной мышце. Сердечная мышца способна к сокращениям, будучи изолированной от организма, это явление получило название *автоматии*. Способностью к автоматии и проведению возбуждения обладают определенные участки миокарда, состоящие из специфических волокон и образующие *проводящую систему сердца*. В некоторых участках сердца имеются скопления клеток атипической мускулатуры, называемые узлами. Один из таких узлов расположен в стенке правого предсердия вблизи впадения (синуса) полых вен. Это так называемый *синусопредсердный узел*, определяющий ритм сокращений сердца (водитель ритма сердца). Второй узел

расположен в продольной перегородке сердца — *предсердно-желудочковый узел*. От этого узла возбуждение направляется по предсердно-желудочковому пучку волокон (пучок Гиса) проводящей системы, который расположен в перегородке между желудочками. Затем пучок разделяется на две ветви (ножки), одна из которых направляется в стенку правого, а другая — в стенку левого желудочка.

Процесс возбуждения в сердце возникает сначала в синусопредсердном узле, а затем распространяется на другие части проводящей системы. Затем возбуждение передается на миокард, вызывая его сокращение.

Таким образом, сердечная мышца обладает рядом свойств, обеспечивающих ее непрерывную ритмическую деятельность: *возбудимостью, автоматией, проводимостью, сократимостью*.

Сокращение отделов сердца называют *систолой*, расслабление — *диастолой*. Период, охватывающий одно сокращение и расслабление сердца, называют *сердечным циклом*. При частоте сокращений 75 раз в минуту время сердечного цикла составляет 0,8 с. Систола предсердий длится 0,1 с, за ней наступает систола желудочков продолжительностью 0,3 с, затем наблюдается общее расслабление предсердий и желудочков, длящееся 0,4 с, во время которого створчатые клапаны открыты и кровь из предсердий поступает в желудочки. Предсердия находятся в расслабленном состоянии 0,7 с, а желудочки — 0,5 с. За это время они успевают восстановить свою работоспособность. Следовательно, причина неутомляемости сердца заключена в ритмическом чередовании сокращений и расслаблений миокарда.

Последовательные ритмические сокращения и расслабления предсердий и желудочков и деятельность клапанов сердца обеспечивают движение крови из предсердий в желудочки, а из желудочков — в большой и малый круги кровообращения.

При каждой систоле желудочки сердца выбрасывают в аорту и легочную артерию по 65—70 мл крови. Это *систолический объем*. При частоте сердечных сокращений 70—75 раз в минуту желудочки перекачивают соответственно 4,5—5 л крови.

Изменение ритма работы сердца регулируется нервными и гуморальными механизмами. Импульсы от симпатических

нервов учащают работу сердца, от парасимпатических замедляют. Гормон надпочечников адреналин учащает и усиливает сокращения сердца, а ацетилхолин замедляет сокращения и ослабляет их силу.



201

Каковы особенности строения и функционирования кровеносных сосудов разных видов?

Кровоток в артериальной системе. Стенки крупных артерий и мелких артериол состоят из трех слоев. Наружный слой состоит из рыхлой соединительной ткани, содержащей эластические и коллагеновые волокна. Средний слой представлен гладкими мышечными волокнами, способными обеспечивать сужение и расширение просвета сосуда. Внутренний образован одним слоем плоского эпителия (эндотелия) и выстилает полость сосудов.

Диаметр аорты составляет 25 мм, артерий — 4 мм, артериол — 0,03 мм. Скорость движения крови в крупных артериях — до 50 см/с.

Давление крови в артериальной системе пульсирующее. В норме в аорте человека оно наибольшее в момент систолы сердца и равно 120 мм рт. ст., наименьшее — в момент диастолы сердца — 70—80 мм рт. ст.

Несмотря на то, что сердце выбрасывает кровь в артерии порциями, эластичность стенок артерий обеспечивает непрерывный ток крови по сосудам.

Основное сопротивление току крови возникает в артериолах за счет сокращения кольцевой мускулатуры и сужения просвета сосудов. Артериолы — своеобразные «краны» сердечно-сосудистой системы. Расширение их просвета увеличивает приток крови в капилляры соответствующей области, улучшая местное кровообращение, а сужение резко ухудшает кровообращение.

Кровоток в капиллярах. Капилляры — самые тонкие (диаметр 0,005—0,007 мм) сосуды, состоящие из однослойного эпителия. Они расположены в межклеточных пространствах, тесно прилегая к клеткам тканей и органов. Такой контакт с клетками органов и тканей обеспечивает возможность

быстрого обмена между кровью в капиллярах и межклеточной жидкостью. Этому способствует и низкая скорость движения крови в капиллярах, равная 0,5—1,0 мм/с. Стенка капилляров обладает порами, через которые вода и растворенные в ней низкомолекулярные вещества — неорганические соли, глюкоза, кислород и др. — могут легко переходить из плазмы крови в тканевую жидкость в артериальном конце капилляра.

Кровоток в венах. Кровь, пройдя капилляры и обогатившись диоксидом углерода и другими продуктами обмена, поступает в вены, которые, сливаясь, образуют более крупные венозные сосуды. Они несут кровь к сердцу вследствие действия нескольких факторов: 1) разницы давления в венах и в правом предсердии; 2) сокращения скелетной мускулатуры, приводящей к ритмическому сдавливанию вен; 3) отрицательному давлению в грудной полости при вдохе, что способствует оттоку крови из крупных вен к сердцу; 4) наличию в венах клапанов, препятствующих движению крови в обратном направлении.

Диаметр полых вен составляет 30 мм, вен — 5 мм, венул — 0,02 мм. Стенки вен тонки, легко растяжимы, так как имеют слабо развитый мышечный слой с меньшим количеством эластических волокон в нем. Под действием силы тяжести кровь в венах нижних конечностей имеет тенденцию застаиваться, что вызывает варикозное расширение вен. Скорость движения крови по венам составляет 20 см/с и менее.

В поддержании нормального оттока крови от вен к сердцу большую роль играет мышечная активность.



202 Каковы функции пищеварительной системы?

Жизнь организма возможна лишь при постоянном поступлении питательных веществ. Они необходимы как источник энергии и как строительный (пластический) материал для клеток, органов и тканей организма.

Питательными веществами служат белки, жиры, углеводы. Организму необходимы также минеральные соли и витамины. Все эти вещества поступают с пищей. Но лишь мине-

ральные соли, вода и витамины усваиваются организмом в том виде, в котором они находятся в пище. Белки, жиры и углеводы не могут всасываться в пищеварительном тракте, так как представляют собой высокомолекулярные соединения, не проходящие через мембраны клеток.

Функциями пищеварительной системы являются: секреторная, моторная (двигательная), всасывательная, экскреторная.

Секреторная функция заключается в образовании железистыми клетками пищеварительных соков, содержащих ферменты, которые расщепляют белки, жиры и углеводы на более простые соединения.

Моторная, или двигательная функция осуществляется мускулатурой пищеварительного тракта и обеспечивает продвижение пищи по пищеварительному тракту и выведение непереваренных остатков.

Всасывательная функция осуществляется слизистой оболочкой желудка, тонкого и толстого кишечника. Этот процесс обеспечивает поступление растворенных органических веществ, солей, витаминов и воды во внутреннюю среду организма.

Экскреторная функция заключается в выделении различных веществ в полость пищеварительной трубки. Железы пищеварительного тракта способны выделять азотистые соединения (мочевину, мочевую кислоту и др.), желчные пигменты, соли, воду, различные лекарственные вещества и продукты их метаболизма, некоторые ядовитые вещества. Например, при почечной недостаточности количество мочевины в слюне и желудочном соке увеличивается, что в некоторой степени компенсирует выделение продуктов азотистого обмена при заболеваниях почек. Желудочно-кишечный тракт также принимает участие в регуляции кислотно-щелочного и водно-солевого равновесия.



203 Как осуществляется химическая переработка пищи?

Одной из важнейших функций системы пищеварения является химическая переработка пищи. Сложные органические вещества превращаются в более простые, растворимые соединения, которые могут всасываться и использоваться

клетками организма. Основная роль в химической переработке пищи принадлежит *ферментам*.

Ферменты вырабатываются секреторными клетками пищеварительных желез и поступают в пищеварительный тракт в составе слюны, желудочного, поджелудочного и кишечного соков. Количество и соотношение ферментов в секретах пищеварительных желез соответствует особенностям принятой пищи. Ферменты каждого отдела пищеварительного тракта действуют последовательно (конвейерная переработка), и на каждом этапе происходит все более полное расщепление органических молекул.

Расщепление белков осуществляют *протеолитические ферменты*, или *протеазы*. К протеазам относятся пепсин и трипсин.

Пепсин выделяется главными клетками желез слизистой оболочки желудка в виде неактивного предшественника — *пепсиногена*. Под воздействием соляной кислоты, выделяемой обкладочными клетками желез слизистой оболочки желудка, при рН ниже 6 пепсиноген превращается в активный фермент — пепсин. В результате действия пепсина длинная белковая цепь распадается на несколько более короткие пептидные цепи.

Протеаза желудочного сока *химозин* — сычужный фермент — действует на белки молока и приводит к створаживанию казеина.

Трипсин выделяется поджелудочной железой в виде неактивного трипсиногена. Он активируется в кишечнике ферментом *энтерокиназой* и переходит в активный трипсин. Трипсин и некоторые другие протеазы расщепляют белки до аминокислот.

Протеазы поджелудочной железы (химотрипсин) активны при рН = 8—9.

Расщепление жиров на глицерин и жирные кислоты осуществляется *липазами*. Липаза желудочного сока расщепляет лишь жиры молока, поскольку они эмульгированы и легко доступны действию фермента. Липаза, выделяемая поджелудочной железой, активируется солями желчных кислот, она расщепляет нейтральный жир на молекулы глицерина и жирной кислоты. Липаза кишечного сока при нормальном функционировании поджелудочной железы существенного влияния на гидролиз липидов не оказывает.

Расщепление углеводов начинается в ротовой полости под действием слюны и осуществляется *амилазой*, расщепляющей полисахариды (крахмал, гликоген) с образованием дисахаридов (мальтозы) и частично глюкозы.

В соке поджелудочной железы содержатся: *амилаза*, расщепляющая углеводы до дисахаридов; *мальтаза*, расщепляющая дисахарид мальтозу до глюкозы; *лактаза*, расщепляющая молочный сахар (лактозу) до моносахаридов.

Аналогичные ферменты кишечного сока расщепляют дисахариды, лактозу и сахарозу до моносахаридов.

Таким образом, продукты гидролиза белков, жиров и углеводов, лишенные видовой специфичности, но сохранившие энергетическую и пластическую ценность, всасываются в кровь и лимфу и используются клетками организма.

Пищеварительные железы, кроме ферментов, выделяют и другие вещества, создающие оптимальные условия для действия ферментов.

Процесс расщепления сложных органических молекул пищи происходит под влиянием ферментов, находящихся в полости пищеварительного тракта — *полостное пищеварение*, а также ферментными системами, фиксированными на мембранах клеток эпителия тонкого кишечника. Эффективность пристеночного пищеварения находится в прямой зависимости от величины контактных поверхностей слизистой оболочки тонкой кишки и пищевой кашицы.



204 Какие функции выполняет печень?

Печень — самая крупная железа пищеварительной системы человека. Масса ее составляет около 1,5 кг. Основными элементами печени являются *печеночные клетки*, группирующиеся в дольки, разделенные прослойками соединительной ткани. Внутри каждой дольки берут начало *желчные капилляры*, куда поступает вырабатываемая этими клетками желчь. Капилляры сливаются в более крупные желчные протоки, которые, соединяясь между собой, образуют выходящий из печени *желчный проток*. В промежутках между приемами пищи желчь поступает в желчный пузырь. Желчь образуется в печени

непрерывно, однако она не выводится сразу в кишечник, так как кольцевая мускулатура (сфинктер) желчного протока находится в сокращенном состоянии до тех пор, пока в полость двенадцатиперстной кишки не поступит пищевая кашица.

Печень — важнейшая железа пищеварительной системы, функциями которой являются: 1) *желчеобразующая*; 2) *гликогенообразующая*; 3) *барьерная*.

В среднем у человека за сутки образуется около 500—1000 мл желчи. Под влиянием содержащихся в желчи солей желчных кислот происходит эмульгирование жиров кишечной кашицы до мелкодисперсных капель, что увеличивает поверхность их контакта с липазами поджелудочного сока. Желчь активизирует действие всех пищеварительных ферментов. Соли желчных кислот необходимы для всасывания продуктов расщепления жира. Желчь усиливает моторную функцию кишечника. Она создает щелочную среду кишечника. Соли желчных кислот способствуют всасыванию витамина К, необходимого для свертывания крови.

Гликогенообразующая функция печени заключается в том, что в ее клетках из глюкозы синтезируется запасной углевод — *гликоген*. Под влиянием гормонов глюкагона и адреналина он расщепляется до глюкозы, которая поступает в кровь.

Барьерная функция печени заключается в обезвреживании ядовитых веществ, образующихся в процессе пищеварения, а также поступающих из внешней среды. Например, аммиак в печени преобразуется в менее токсичную мочевины. Этиловый спирт разрушается путем ферментного окисления в печени. Образующиеся в толстой кишке в результате расщепления белков гнилостными бактериями токсичные фенол, индол, скатол по воротной вене попадают в печень, где из них образуются нетоксичные соединения.



205

Как происходит всасывание веществ в пищеварительном тракте?

Всасывание — процесс активного проникновения веществ через клеточную мембрану в клетки, а из клетки — во внутреннюю среду организма. Способы проникновения веществ через клеточную мембрану см. в вопросе 202.

Всасывание питательных веществ осуществляется преимущественно в тощей и подвздошной кишках. Этому способствует особое строение слизистой оболочки тонкой кишки, которая имеет выпячивания — кишечные *ворсинки*. Число их велико — от 18 до 40 на 1 мм². Ворсинки образованы однослойным цилиндрическим эпителием, клетки которых имеют огромное количество микроворсинок. Благодаря микроворсинкам общая поверхность тонкой кишки значительно увеличивается. Под эпителием ворсинки располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань, в которой проходят кровеносные и лимфатические сосуды, нервы.

В полости ворсинки расположен слепо оканчивающийся лимфатический капилляр, из которого лимфа оттекает в лимфатический сосуд. В каждую ворсинку входят также 1—2 артериолы, распадающиеся на капиллярные сети.

Аминокислоты всасываются в кровеносные капилляры ворсинок и попадают по системе воротной вены в печень. Они служат исходным материалом для построения тканевых белков, гормонов, ферментов, гемоглобина и других веществ.

В кровеносные капилляры всасываются и моносахариды. По воротной вене они поступают в печень, в которой значительная их часть превращается в гликоген. Часть глюкозы попадает в общий кровоток и используется как основной энергетический материал либо превращается в триглицериды и откладывается в жировых депо (сальнике, подкожной жировой клетчатке).

Продукты расщепления жиров преимущественно всасываются в центральный лимфатический сосуд кишечных ворсинок.

Глицерин растворим в воде и легко всасывается эпителием слизистой оболочки кишечника. Жирные кислоты, нерастворимые в воде, при всасывании соединяются с желчными кислотами и солями, образуя растворимые комплексы, также легко проникающие через эпителий ворсинок. Затем в них образуется специфический для человека жир, который всасывается в лимфатические капилляры ворсинок кишечника. Ворсинка кишечника, сокращаясь, выдавливает лимфу с содержащимися в ней мельчайшими жировыми частицами. Лимфа, оттекающая от кишечника, имеет цвет молока.

Основная масса липидов откладывается в жировых депо и используется для энергетических и пластических целей.

Всасывание воды начинается в желудке и продолжается в тонком и, наиболее интенсивно, в толстом кишечнике. Растворимые в воде минеральные вещества всасываются также преимущественно в толстом кишечнике.



206 Какова роль витаминов в обмене веществ человека?

В и т а м и н ы — необходимые для жизнедеятельности человека вещества различной химической природы. Они поступают с пищей, реже — синтезируются в организме. Витамины не являются пластическим материалом или источником энергии, а служат компонентами ферментов. Источниками витаминов являются пищевые продукты растительного и животного происхождения. Суточная потребность организма в витаминах мала. При длительном их отсутствии в пище развиваются заболевания — *авитаминозы*, при их недостатке — *гиповитаминозы*. В настоящее время описано несколько десятков витаминов. Их принято обозначать заглавными буквами латинского алфавита.

По растворимости все витамины делят на две группы: жирорастворимые (*A, D, E* и *K*) и водорастворимые (витамины группы *B*, витамины *C* и *PP*).

Сведения о значении некоторых витаминов, их содержании в продуктах питания, суточной потребности организма в них приведены в таблице 15.



207 Каково строение и функция дыхательной системы человека?

Д ы х а н и е — совокупность процессов, обеспечивающих потребление организмом кислорода и выделение диоксида углерода.

Дыхание включает следующие последовательные процессы:
1) газообмен между легочным воздухом и внешним атмосферным

Характеристика основных витаминов, необходимых человеку

Витамин	Проявления авитаминоза	Пищевые продукты, содержащие витамины	Суточная потребность, мг
1	2	3	4
Жирорастворимые витамины			
<i>A</i> — ретинол	Замедление роста организма, повреждение роговицы глаза, поражение эпителия кожи, нарушение зрения — «куриная слепота»	Животные жиры, рыба, яйца, молоко, печень, морковь, томаты и др.	1,5
<i>D</i> — эргокальциферол	Развитие рахита у детей	Рыбий жир, мясо жирных рыб, печень, яичный желток и др. Синтезируется в коже	0,025
<i>E</i> — токоферол	Дистрофия скелетных мышц, ослабление половой функции	Растительные масла, зеленые листья овощей, яйца и др.	10—12
<i>K</i> — филлохинон	Нарушение свертываемости крови, желудочно-кишечные кровотечения, подкожные кровоизлияния	Шпинат, салат, капуста, томаты, морковь. Синтезируется кишечными микроорганизмами	0,2—0,3
Водорастворимые витамины			
<i>C</i> — аскорбиновая кислота	Заболевание цингой: поражение стенок кровеносных сосудов, кровоизлияния в коже, кровоточивость десен, быстрая утомляемость, ослабление иммунитета	Перец, лимоны, черная и красная смородина, плоды шиповника, печень, зеленый лук, молоко и др.	50—100

1	2	3	4
<i>B</i> ₁ — тиамин	Заболевание бери-бери: паралич конечностей, атрофия мышц, поражение нервной системы	Оболочки и зародышевая часть зерна риса, ржи, пшеницы, печень, почки, сердце и др.	2—3
<i>B</i> ₂ — рибофлавин	Задержка роста организма, поражение глаз (катаракта), слизистой оболочки полости рта	Пивные дрожжи, пшеничные отруби, печень, сердце, молоко, яйца, томаты, шпинат, капуста и др.	2—3
<i>B</i> ₆ — пиридоксин	Дерматиты на лице, потеря аппетита, повышенная раздражительность, сонливость	Зерновые и бобовые культуры, говядина, печень, свинина, баранина, сыр, рыба (треска, тунец, лосось и др.); а также синтезируется микрофлорой кишечника	1—2
<i>B</i> ₁₂ — цианкобаламин	Анемия	Печень рыб, свиной, крупного рогатого скота. Синтезируется микрофлорой кишечника	0,001—0,003
<i>PP</i> — никотиновая кислота	Заболевание пеллагрой: воспаление кожи, понос, поражение слизистых оболочек рта и языка, нарушения психики	Говядина, печень, почки, сердце, рыба (лосось, сельдь), зародыши пшеницы и др.	15

воздухом — внешнее дыхание; 2) обмен газов в легких между альвеолярным воздухом и кровью капилляров малого круга кровообращения; 3) транспорт газов кровью к тканям; 4) обмен газов в тканях между кровью капилляров большого круга кровообращения и клетками тканей и органов;

5) потребление O_2 и выделение CO_2 в клетках (биологическое окисление в митохондриях клеток).

Функцию внешнего дыхания выполняет система воздухоносных путей (носовая полость, носоглотка, гортань, трахея, бронхи и бронхиолы). В дыхательных путях воздух согревается, частично очищается и увлажняется, так как в составе их слизистой оболочки имеются клетки ресничного эпителия и секреторные клетки, выделяющие слизь. Жидкие выделения служат для увлажнения вдыхаемого воздуха, а содержащиеся в нем пыль и мелкие частицы адсорбируются слизью и удаляются движениями ресничек мерцательного эпителия. Особенно велика роль в осуществлении этих функций *носовой полости*.

Из *носоглотки* воздух поступает в ротовую часть глотки и дальше в *гортань*. Гортань образована несколькими хрящами, соединенными между собой суставами, связками и мышцами. Один из хрящей — надгортанный — выполняет роль подвижной перегородки, закрывающей вход в гортань при глотании. В гортани расположен голосовой аппарат. Выдыхаемый воздух вызывает колебания голосовых связок, натянутых между щитовидным и черпаловидными хрящами. В формировании речи, ее индивидуальных особенностей принимают участие также язык, губы, полости рта и носа.

Трахея представляет собой трубку длиной 11—13 см, состоящую из 15—20 хрящевых полуколец, соединенных между собой кольцевидными связками.

От трахеи отходят *два главных бронха*, каждый из которых разделяется по числу основных долей легкого: на три ветви в правом легком и две ветви в левом. В свою очередь они разветвляются на более мелкие бронхиолы, образуя *бронхиальное дерево*. Конечные *бронхиолы* имеют диаметр 0,5 мм. Их слизистая оболочка выстлана однослойным кубическим эпителием в отличие от верхних воздухоносных путей, выстланных многорядным цилиндрическим эпителием.

Конечные бронхиолы разветвляются в легких на альвеолярные ходы, заканчивающиеся множеством легочных пузырьков — *альвеол*. Стенки легочных пузырьков состоят из одного слоя плоских эпителиальных клеток, расположенных на тонкой эластичной мембране. Каждая альвеола снаружи

оплетена густой сетью капилляров. Через стенки альвеол и капилляров происходит обмен газами — из альвеолярного воздуха в кровь переходит кислород, а из крови в полость альвеол поступает CO_2 .

Легкие покрыты внутренним плевральным листком. Наружным листком плевры выстлана стенка грудной полости. Между этими листками находится щелевидная плевральная полость.

В плевральной полости давление ниже атмосферного на 4—9 мм рт. ст., благодаря чему легкие находятся в расправленном состоянии и растягиваются при вдохе.

208 Каков механизм легочной вентиляции?

Обмен газами между атмосферным и альвеолярным воздухом осуществляется благодаря изменению объема грудной полости, происходящему во время актов вдоха и выдоха. Активная роль в этих процессах принадлежит скелетной мускулатуре.

А к т в д о х а обеспечивается сокращением наружных межреберных мышц, поднимающих ребра, и диафрагмы, опускающейся на 3—4 см вниз. Результатом этого является увеличение объема грудной клетки. Благодаря эластичности легких, замкнутости плевральной полости и наличию в ней отрицательного давления легкие при вдохе растягиваются. Давление воздуха в альвеолах становится меньше атмосферного, что приводит к движению воздуха из окружающей среды в легкие — происходит вдох.

А к т в ы д о х а связан с расслаблением наружных межреберных мышц и диафрагмы. В результате объем легких уменьшается, давление воздуха в них становится выше атмосферного — происходит выдох.

В спокойном состоянии человек вдыхает и выдыхает около 500 см^3 воздуха. Этот объем воздуха называется *дыхательным объемом*. Сверх него при глубоком вдохе человек может дополнительно вдохнуть еще около 1500 см^3 воздуха (резервный объем вдоха). После спокойного выдоха человек способен выдохнуть еще около 1500 см^3 (резервный объем выдоха)

Сумма трех указанных объемов составляет *жизненную емкость легких* (ЖЕЛ): $500 + 1500 + 1500 = 3500 \text{ см}^3$. ЖЕЛ зависит от возраста, пола и физической тренированности человека.

Воздух, находящийся в воздухоносных полостях (около 150 см^3), не участвует в газообмене.

Регуляция дыхания осуществляется нервными и гуморальными механизмами.

Дыхательный центр расположен в продолговатом мозге и представлен центрами вдоха и выдоха. Импульсы, возникающие в этих центрах, достигают диафрагмы и межреберных мышц, оказывая соответствующее действие.

В гуморальной регуляции дыхания участвует содержащийся в крови CO_2 , который является раздражителем центра вдоха. Дыхательному центру свойственна автоматия.

209 Как происходит газообмен в легких?

Газообмен в легких совершается между альвеолярным воздухом и кровью путем диффузии. Альвеолы легких оплетены густой сетью кровеносных капилляров. Стенки альвеол и капилляров очень тонкие, что способствует проникновению газов из альвеолярного воздуха в кровь и наоборот. Газообмен зависит от величины поверхности, через которую осуществляется диффузия газов, и от разности парциального давления диффундирующих газов (табл. 16).

Таблица 16

Парциальное давление газов разных сред

Газ	Парциальное давление, мм. рт.ст.			
	атмосферный воздух	альвеолярный воздух	венозная кровь (в капиллярах легких)	артериальная кровь
Кислород	159	100—110	40	102
Диоксид углерода	0,2—0,3	40	47	40

Кислород диффундирует из области его высокого давления, т.е. из альвеолярного воздуха, в область низкого давления, т.е. в венозную кровь капилляров легких, так как разница давления составляет 60—70 мм рт. ст. Диоксид углерода диффундирует в обратном направлении.



210 Как устроен и функционирует нефрон?

Структурной и функциональной единицей почек является нефрон. В каждой почке их насчитывается около 1 млн.

Нефрон и его строение. Каждый нефрон начинается расположенной в корковом веществе почки *капсулой Боумена—Шумлянского*. Она представляет собой чашечку микроскопических размеров с двойными стенками, образованными одним слоем эпителиальных клеток, лежащих на тонкой мембране (рис. 65). Между стенками капсулы имеется узкая полость, от которой начинается просвет *извитого почечного канальца первого порядка*. В мозговом слое почки каналец образует *петлю Генле*. В петле различают нисходящее и восходящее колена. Восходящее колено, достигнув коркового слоя, образует *извитой каналец второго порядка*, который переходит в *собирательную трубочку*. Собирательные трубочки объединяются в более крупные *собирательные протоки* и открываются в воронкообразную полость — *почечную лоханку*. Моча из почечных лоханок поступает в *мочеточники*, а из них — в *мочевой пузырь*.

К каждой капсуле подходит *приносящая артериола*, которая в углублении капсулы распадается на первую капиллярную сеть, называемую *мальпигиевым клубочком*. Эти капилляры сливаются и образуют *выносящую артериолу*, по которой артериальная кровь оттекает от мальпигиева клубочка. Диаметр приносящей артериолы примерно в 2 раза больше, чем выносящей. После выхода из капсулы выносящая артериола вновь распадается на вторую капиллярную сеть, оплетающую извитые каналы и петлю Генле. Таким образом, важнейшей особенностью кровообращения почки является наличие двойной

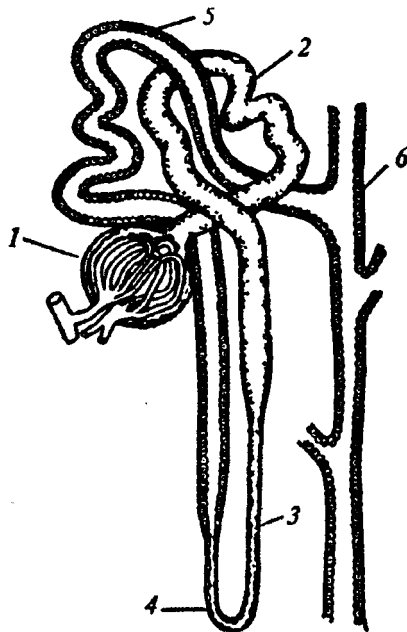


Рисунок 65. Схема строения нефрона (по Смиуту): 1 — клубочек; 2 — извитой каналец первого порядка; 3 — нисходящая часть петли Генле; 4 — восходящая часть петли Генле; 5 — извитой каналец второго порядка; 6 — собирательная трубка

сети капилляров. Кровь капилляров второй сети, отдав кислород и насытившись углекислотой, превращается в венозную, поступает в мелкие вены, последние, сливаясь, образуют почечную вену, впадающую в нижнюю полую вену.

Почки имеют наиболее высокий уровень кровотока: составляя всего 0,43 % массы тела человека, они пропускают через себя от 1/4 до 1/5 объема крови, выбрасываемой сердцем. Благодаря отхождению почечной артерии непосредственно от брюшной аорты, а также разнице в диаметре приносящей и выносящей артериол в капиллярах мальпигиева клубочка достигается высокое давление крови, равное 70—80 мм рт. ст.

Процесс мочеобразования. В основе мочеобразования лежат три процесса: клубочковая фильтрация, канальцевая реабсорбция и канальцевая секреция.

Клубочковая фильтрация представляет собой процесс фильтрации плазмы крови с растворенными в ней веществами (за исключением белков с молекулярной массой выше 70 000) в полость клубочка. Этот фильтрат называется

первичной мочой. В сутки у человека образуется 150—180 л первичной мочи.

Первичная моча из капсулы далее поступает в почечные каналы. В их капиллярной сети происходит обратное всасывание — *реабсорбция* — воды, аминокислот, глюкозы, витаминов, некоторых солей. Ненужные или вредные для организма вещества выводятся. К ним относятся: мочевина, мочевая кислота, аммиак, сульфаты, фосфаты и др. В результате из 150—180 л первичной мочи образуется 1—1,5 л в сутки *вторичной мочи*. Некоторые вещества выводятся с мочой путем их *активной секреции* клетками канальцев. Из канальцев по собирательным трубочкам вторичная моча поступает в почечную лоханку, затем в мочеточник и в мочевой пузырь, из которого — по мочеиспускательному каналу выводится наружу.

Регуляция деятельности почек осуществляется нервно-рефлекторным и гуморальным механизмами. Возбуждение симпатической нервной системы приводит к сужению почечных сосудов, фильтрация плазмы замедляется, диурез снижается. Действие парасимпатической системы вызывает обратный эффект.

Гормон задней доли гипофиза *вазопрессин* (антидиуретический гормон) уменьшает диурез (мочеотделение) за счет усиления обратного всасывания воды. Гормон щитовидной железы *тироксин* усиливает мочеотделение. Противоположное действие оказывает гормон мозгового вещества надпочечников — *адреналин*.



211 Каковы строение и функции кожи?

Кожа образует наружный покров тела. Общая площадь кожи взрослого человека составляет 1,5—2 м². В коже различают три слоя: наружный — эпидермис, средний — собственно кожу, или дерму, и внутренний — подкожную жировую клетчатку.

Эпидермис развивается из наружного зародышевого листка — эктодермы — и состоит из многослойного плоского эпителия, поверхностные клетки которого отмирают,

ороговевают и, постепенно слущиваясь, заменяются новыми. Под слоем ороговевших клеток, заполненных воздухом, расположен более глубокий слой живых клеток с ядрами. Эти клетки, цилиндрической формы, способны к делению. По мере приближения к поверхностному слою они становятся плоскими и теряют ядра и ороговевают.

В глубоких слоях эпидермиса клетки вырабатывают пигмент меланин, который защищает тело человека от чрезмерного воздействия ультрафиолетовых лучей.

Собственно кожа — дерма — развивается из среднего зародышевого листка — мезодермы. Она представлена волокнистой соединительной тканью с большим количеством содержащихся в ней эластических волокон, придающих коже эластичность и упругость.

В собственно коже расположены кровеносные, лимфатические сосуды и нервы, а в слое, пограничном с эпидермисом, — осязательные, холодовые, тепловые, болевые рецепторы, посредством которых кожа воспринимает раздражения, поступающие из внешней среды. Здесь находятся также потовые, сальные железы и волосяные луковицы.

Подкожная клетчатка также развивается из мезодермы. Между волокнами рыхлой соединительной ткани располагаются жировые дольки (резервный жир). Жировая клетчатка смягчает механические воздействия на тело.

Функции кожи:

1. Защитная: будучи прочной и упругой, кожа предохраняет организм от механических повреждений, от потери воды, защищает его от воздействия ультрафиолетовых лучей, от проникновения болезнетворных бактерий.

2. В коже образуется витамин *D* из эргостерина под влиянием ультрафиолетовых лучей.

3. Кожа участвует в терморегуляции путем изменения диаметра кровеносных сосудов кожи, а также благодаря наличию жирового слоя, снижающего теплоотдачу. Усиление теплоотдачи осуществляется за счет потоотделения.

4. Выделительная функция: вместе с потом из организма удаляется вода, минеральные соли и некоторые продукты обмена.

5. Кожа — орган тактильной, болевой, температурной чувствительности.

6. Кожа — орган закаливания организма человека.



Кровь, лимфа и тканевая жидкость образуют внутреннюю среду организма, которая окружает все клетки. Химический состав и физико-химические свойства внутренней среды постоянны, поэтому клетки организма существуют в относительно стабильных условиях и мало подвержены воздействию внешней среды. Обеспечение постоянства внутренней среды достигается работой многих органов — сердца, пищеварительной, дыхательной, выделительной систем, которые поставляют организму необходимые вещества и удаляют продукты жизнедеятельности. Регуляторную функцию по поддержанию постоянства внутренней среды организма — гомеостаза — осуществляют нервная и эндокринная системы.

Между тремя составляющими внутренней среды организма существует тесная взаимосвязь. Так, *тканевая жидкость* образуется из жидкой части крови — плазмы, проникающей через стенки капилляров в межклеточное пространство. Через тканевую жидкость клетки получают питательные вещества, кислород, гормоны и выделяют в нее продукты жизнедеятельности.

Часть тканевой жидкости поступает в замкнутые капилляры лимфатических сосудов, образуя *лимфу*. На вид это полупрозрачная жидкость желтоватого цвета. Состав лимфы близок к плазме крови, однако белка в ней содержится в 3—4 раза меньше, чем в плазме. В лимфе имеется небольшое количество лейкоцитов. Мелкие лимфатические сосуды, сливаясь, образуют более крупные. В них имеются полулунные клапаны, обеспечивающие ток лимфы в одном направлении — к *грудному и правому лимфатическим протокам*, впадающим в систему верхней полой вены. В многочисленных лимфатических узлах, через которые протекает лимфа, она обезвреживается за счет деятельности лейкоцитов. Движение лимфы медленное, около 0,2—0,3 мм/мин, и происходит главным образом за счет сокращений скелетных мышц, присасывающего действия грудной клетки при вдохе и, в меньшей степени, за счет сокращений мышечного слоя собственных

стенок лимфатических сосудов. За сутки в кровь поступает около 2—3 л лимфы. При патологических явлениях, нарушающих отток лимфы, наблюдается отек тканей.

Кровь — третья составляющая внутренней среды организма (см. вопросы 193—197).



213 Как осуществляется воспроизведение и развитие человека?

Человеку, как и другим высшим организмам, свойственно половое размножение. Новый организм начинает развиваться в результате деления зиготы, образовавшейся путем слияния яйцеклетки и сперматозоида — женской и мужской половых клеток. Яйцеклетки образуются в женских половых железах — яичниках, а сперматозоиды — в мужских половых железах — семенниках (яичках).

Семенники — парные яйцевидные органы, расположенные в мошонке. В них, начиная с периода полового созревания, образуются сперматозоиды — подвижные клетки, имеющие головку, шейку и хвостик. В головке находится ядро с гаплоидным набором хромосом. Сперматозоиды по системе канальцев выносятся в семявыносящий проток и смешиваются с семенной жидкостью, вырабатываемой и семенными пузырьками и предстательной железой, после чего поступают в мочевыделительный канал мужского полового члена. Семенники вырабатывают также половые гормоны, под влиянием которых формируются вторичные половые признаки.

Яичники — парные органы, расположенные в полости таза. В эмбриональном периоде в них закладываются первичные половые клетки. С наступлением полового созревания (12—13 лет) примерно каждые 28 суток происходит созревание одной яйцеклетки, которое завершается выходом ее из яичника в полость тела. Далее яйцеклетка направляется через расширенную воронку в маточную трубу (яйцевод), соединяющую правый и левый яичник с маткой. На месте лопнувшего фолликула (эпителиального пузырька, в котором находилась созревающая яйцеклетка) образуется желтое тело, выполняющее функции железы внутренней секреции. Его

гормон (прогестерон) подготавливают слизистую оболочку матки для прикрепления к ней развивающегося зародыша. Если беременность не наступила, то желтое тело разрушается и разросшийся эпителий слизистой оболочки матки отторгается — происходит менструация. При наступлении беременности гормоны желтого тела тормозят созревание других фолликулов.

Слияние зрелой яйцеклетки со сперматозоидом — оплодотворение — происходит в маточной трубе, куда сперматозоиды проникают из влагалища через матку. Образовавшаяся диплоидная зигота сразу начинает делиться. Благодаря сокращениям мышечного слоя стенки яйцевода развивающийся зародыш на стадии бластоцисты перемещается в матку на 6—7 суток.

Матка — мышечный полый орган. Ее слизистая оболочка имеет обильное кровоснабжение. Нижняя суженная часть матки — шейка — соединяется с влагалищем.

Поступивший в матку зародыш внедряется в ее разросшуюся рыхлую слизистую оболочку. Вокруг зародыша формируются зародышевые оболочки. К концу второй недели развития зародыша одна из них — *наружная* — *хорион* образует пальцеобразные выросты-ворсинки, которые закрепляют зародыш в стенке матки. Хорион зародыша и ткани стенки матки формируют плаценту (детское место), через которую устанавливается тесный контакт между капиллярами зародыша и матери. Через их тонкие стенки из материнского организма в зародыш поступают питательные вещества и кислород, а в капилляры матери — продукты жизнедеятельности зародыша.

Внутренняя оболочка — *водная*, или *амниотическая* — разрастается и образует вокруг зародыша мешок, заполненный жидкостью. Благодаря ему плод защищается от механических повреждений и увлажняется.

К концу восьмой недели закладываются основные системы органов и зародыш приобретает черты строения, характерные для организма человека. С этого периода он называется *плодом*.

Внутриутробное развитие у человека продолжается около 280 суток. За этот период плод достигает массы 3,2—4,0 кг и длины 48—50 см.

Рождение ребенка начинается с сокращений мышц матки и брюшной стенки (схватки). Одновременно происходит

разрыв амниотического мешка и отхождение околоплодных вод. Плод выталкивается наружу. Пупочный канатик новорожденного, соединяющий его с плацентой, перевязывают и перерезают. В крови новорожденного накапливается углекислый газ, который возбуждает центр вдоха. От него возбуждение проводится к дыхательным мышцам, сокращение которых обуславливает первый вдох новорожденного. Его легкие расправляются, он начинает дышать самостоятельно и питаться молоком матери.

Рост и развитие человека продолжают после рождения. В *грудной период* (до 1 года) ребенок особенно быстро растет, учится сидеть, стоять, ходить, у него с 6—8-месячного возраста прорезаются молочные зубы. В *период раннего детства* (1—4 года) темп роста замедляется, заканчивается прорезывание молочных зубов, интенсивно развивается речь и мышление. В *дошкольный период* (4—6 лет) продолжают процессы роста, развития речи и мышления, возрастает координация движений. В *школьный период* (6—17 лет) закладываются основы физического, умственного и нравственного развития человека. В возрасте 12—13 лет у девочек и 14—15 лет у мальчиков наблюдается интенсивный рост и глубокая перестройка организма в связи с половым созреванием. Гормональные сдвиги, ослабление регулирующей деятельности коры больших полушарий мозга могут быть причиной чрезмерной эмоциональности, вспыльчивости, неуравновешенности, быстрой утомляемости подростков. Особое значение приобретают трудовое воспитание, физкультура и спорт. В *юношеский период* (17—21 год у юношей, 16—20 у девушек) в основном завершаются процессы роста и формирования организма. Возрастает роль коры больших полушарий в регуляции деятельности всех функций организма. Завершается формирование интеллекта. Возрастает физическая и умственная работоспособность. Человек вступает в *детородный период*. С 21—22 лет наступает *зрелый возраст*, в котором строение и функции человеческого организма относительно постоянны. В *пожилом возрасте* (55—60 лет) начинается процесс возрастных изменений.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

- Авитаминоз 466
- Автоматия сердца 457
- Автотрофы 71, 126
- Агглютинация 453
- Агглютинины 452
- Агглютиногены 452—453
- Агроценоз (агроэкосистема) 232—234
- Адаптации 10, 207
- Аддисонова болезнь 422
- Адреналин 474
- АДФ 45
- Акросома 133
- Аксон 423—424
- Активный транспорт 53
 - центр фермента 38
- Актин 37
- Аллантоис 141
- Аллелизм 151
- Аллель 150, 152
 - доминантный 151—152
 - рецессивный 151—152
- Аллогенез 274, 277
- Алломорфоз 274
- Альвеолы 469
- Амилаза 463
- Аминокислота(ы) 32—36, 68—70
 - активированная 68
 - незаменимые 33
- Амитоз 104
- Амнион 141
- Амниоты 408
- АМФ 45
- Анабиоз 186, 187
- Анаболизм (ассимиляция) 63
- Анамнии 408
- Анеуплоидия 171
- Антеридии 329
- Антигены 452
- Антикодон 68—69
- Антитела 37, 453
- Антропогенез 284
 - движущие силы 286—288
 - этапы 285
- Аорта 459

- Алофермент 38
- Арогенез 273
- Ароморфоз 273
- Артерии 459
- Артериолы 459
- Архегонии 329
- Археоптерикс 250
- Атавизмы 252
- АТФ 44—45, 76—78, 85—90
- Аутбридинг 194

Б

- Базедова болезнь 422
- Базофилы 454
- Бактерии 80—83, 302—309
 - азотфиксирующие 308
 - зеленые 81
 - нитрифицирующие 80, 308
 - пурпурные 81
 - фотосинтезирующие 81—82, 308
 - хемосинтезирующие 79—81, 308
- Бактериофаги 311
- Белки 32—37
 - биосинтез 67—70
 - денатурация 36
 - простые 36
 - сложные 36
 - ренатурация 36
 - структура 34—35
 - функции 36—37
- Биваленты 105
- Биогеоценоз 226—230
- Биологические ритмы 181—182
 - часы 186
- Биополимеры 32
- Биосфера 292—300
- Биотехнология 204—205
- Биотоп 226
- Биоценоз 220—227, 231
- Бластомеры 138
- Бластопор 138
- Бластоцель 138
- Бластула 138
- Большие полушария 436—437

Борьба за существование 240—244
Брожение 90—93
Бронхи 469
Бронхиальное дерево 469
Бронхиолы 469

В

Вазопрессин 474
Вакуоль(и) 96—98
Вена(ы) 460
Веретено деления 101—103, 107—108

Взаимодействие(я)
— аллельных генов 151—153
— неаллельных генов 153—154
— экологических факторов 211—222

Вид 212
— критерии 212—215

Видообразование аллопатрическое (географическое) 265—266
— симпатрическое (экологическое) 266

Вирусы 310—312
Витамины 19, 466—468

ВИЧ 313

Вода 21—23

Водоросли 294, 323—327

Волны

— жизни 258
— популяционные 258

Воспроизведение 10

Высшая нервная деятельность 439—440

Г

Газообмен 471—472

Гаметогенез 133

Гаметофит(ы) 329—330, 345, 347, 352
— женский 331, 347, 349, 356—357
— мужской 331, 347, 349, 356

Гастрюла 138

Гастрюляция 138—139

Гемоглобин 36, 451

Гемофилия 161

Ген (определение) 145

Генетика 143—179

— пола 159—160

— человека 173—174

Генетический код 63—65

Геном 65

Генотип 148—149

Гены

— аллельные 151—153

— неаллельные 153—155

— свойства 147—148

— строение 145—147

— сцепленные 156

Гермафродитизм 135, 170

Гетерозис 197

Гетеротрофы 126, 128

Гиалоплазма 54—57

Гибридизация 193—196

— методы 193, 194

— соматическая 203

Гигантизм гипофизарный 412

Гиперфункция 422

Гипоталамус 436

Гипофункция 412

Гипофиз 421, 422

Гифы 314—315

Гликоген 28, 31

Гликокаликс 51

Гликолиз 85—87

Гликолипиды 26

Глюкагон 420

Годичные кольца 337

Голосеменные 348—351

Гомеостаз 180

Гормоны 19, 419—421

Градация 237

Граны 72

Грибы 313—318

Грипп 312, 313

Группа(ы)

— крови 452—454

— сцепления 156

Д

Дальтонизм 161

Дегенерация 275

Дезоксирибоза 39—40

Деление клетки 101—108

— простое бинарное 306

Деления 167

Дендриты 423

Дерма 475
Детрит 229
Детритофаги 229
Диастола 458
Диафрагма 469—470
Дивергенция 269—270
Диктиосома 97
Диморфизм половой 246
Диффузия 53
ДНК 32, 39—44, 46—47, 59, 64—70
Доминирование 152
— неполное 151
Дрейф генов 256, 259, 286
Дробление яйца 138
Дрожжи 316
Дубликации 168
Дыхание 379—381
— аэробное 84—90
— внешнее 379
— внутреннее 379
— жаберное 380
— кожное 380
— трахейное 381
Дыхательный
— объем 470
— центр 471

Е

Естественный отбор 239, 241—247, 260—263
— движущий 261
— дизруптивный (разрывающий) 262—263
— стабилизирующий 260—261

Ж

Железа(ы)
— внешней секреции 419
— внутренней секреции (эндокринные) 419—420
Желток 138
Желчь 463
Живое вещество 292—298
— свойства 296—298
— функции 298
Животные 372—417
— эктотермные (пойкилотермные, холоднокровные) 377—378

— эндотермные (гомойотермные, теплокровные) 378—379

Живые системы (признаки) 9—10
Жизнь (определение) 9
Жизненная емкость легких 470
Жиры 24—25

З

Завязь 355
Закон(ы)
— биогенетический 253
— гомологических рядов в наследственной изменчивости 172—173
— Менделя 149—150
— наследования приобретенных признаков 239
— Северцова 276—277
— упражнения и неупражнения органов 238
Зародышевые листки 138
Зародышевый мешок 331, 352, 357, 360—361
Земноводные 406—408
Зона(ы) кончика корня 332
— коры больших полушарий 436

И

Идиоадаптация 274
Изидии 321
Изменчивость 10, 143—144, 164—165
— комбинативная 165—166, 258
— коррелятивная (соотносительная) 241
— модификационная 164
— мутационная 166—169
— наследственная 164
— неопределенная (индивидуальная) 240—241
— определенная (групповая) 240
Изогамия 326
Изоляция 263
— биологическая 264
— генетическая 265

— географическая 264
— морфофизиологическая 265
— экологическая 264
Иммунитет 454—455
Инбридинг 194
Инверсия(и) 168—169
Инженерия
— генная (генетическая) 201—203
— клеточная 203
— хромосомная 203
Инстинкты 439
Инсулин 34, 420
Интрон 147

К

Камбий 327—328
Капилляры 458—459
Капсид 310
Кариотип 62—63
Карликовость 422
Каротиноиды 26, 71—74
Каротины 74
Карта генетическая 157—158
Катаболизм (диссимиляция) 61
Катагенез 275
Кислота(ы)
— азотистая 80
— азотная 80
— аденозиндифосфорная (см. АДФ)
— аденозинтрифосфорная (см. АТФ)
— дезоксирибонуклеиновая (см. ДНК)
— молочная 90
— мочева 387
— нуклеиновые 39—44
— пировиноградная 85
— рибонуклеиновая (см. РНК)
— серная 81
— угольная 23
— фосфорная 23
Кишечнополостные 389
Клапан(ы) сердца 457
Клетка
— нервная 423—424
— прокариотическая 49—50
— эукариотическая 48—50

Клеточная стенка 50, 306, 314
— теория 16—18
Клетчатка подкожная жировая 475
Клубень 343
Клубнелуковица 344
Кодоминирование 152—153
Кодон 67—70
Кожа 474—475
Колленхима 119
Комплекс Гольджи 48—49, 93—96
Комплементарность 41
Конвергенция 270
Конидиеносцы 314
Конидии 314, 316
Конъюгация 307
— гомологичных хромосом 105
Консументы 228
Корень(и) 331—336
— воздушные 336
— боковые 331
— главный 331
— дыхательные 336
— придаточные 332
— сократительные (втягивающие) 335
— ходульные 336
Корневая система 332
Корневище 343
Корнеплоды 334
Кофактор 38
Кофермент 38
Крахмал 31
Креационизм 236
Кретинизм 422
Кровеносная система 382
— замкнутая 382, 395
— незамкнутая 382, 401
Кровообращение 456—460
Кровь
— группы (см. группы крови)
— механизм свертывания 452
— состав 449
— форменные элементы 451
— функции 449
Кроссинговер 106
Круговорот веществ 221—228
Круг кровообращения
— большой 456
— малый 456
Ксантофиллы 74
Ксилема 116—117

Л

- Легкие 380, 401, 416, 468—471
- Лейкоциты 451
- Лепестки 354—355
- Лизосомы 48—49
- Лимфа 121, 465
- Липаза 462
- Липиды 23—27
- Липопротеины 26
- Лист 340—343
- Листорасположение 340
- Лишайники 319—321
- Луб 339
- Луковица 344

М

- Макроэволюция 268—270
- Макроэлементы 19
- Мальпигиевы сосуды 385—386
- Матка 478
- Мегаспорозит 357
- Мезодерма 138—140
- Мезосомы 306
- Мезофилл 342, 346
- Мейоз 104—108
- Мембрана 50—54
 - биологическая 54
 - клеточная 51
 - плазматическая 50
- Меристемы 114—115
- Метаболизм (см. обмен веществ)
- Метаморфозы (видоизменения)
 - корней 334—336
 - листьев 344
 - побегов 343—344
- Метанефридии 385
- Микобионт 319
- Микориза 318
- Микроспоры 356
- Микротрабекулярная система 55—57
- Микротрубочки 56—57
- Микрофиламенты 57
- Микроэволюция 267—268
- Микроэлементы 19
- Миозин 37
- Миокард 456
- Митоз 17, 101—103
- Митохондрии 49, 55, 85—89

- Мицелий 314—318
- Млекопитающие 415—417
- Моделирование 8
- Мозг
 - головной 435—437
 - спинной 433—434
- Моллюски 400—402
- Моносахариды 28—29
- Моносомик 171
- Моховидные 330, 345—346
- Моча 474
- Мочевина 386—387
- Мочеобразование 474
- Мутагенез 196—197
- Мутации 166
 - генные (точковые) 168—169, 247
 - геномные 167
 - хромосомные 167
 - частота 200
- Мутуализм 208
- Мышцы 445—447

Н

- НАД 32, 85—88
- Надпочечники (см. железы)
- НАДФ 32, 75—78
- Насекомые 398—400
- Наследственность 10, 143
 - цитоплазматическая 162—163
- Нейрон 423—431
- Нерв 424
- Нервная система
 - вегетативная 432, 437
 - диффузная 387
 - периферическая 432
 - соматическая 432
- Нервный ствол 424
 - узел 432
 - центр 432
- Нефрон 472—473
- Номенклатура бинарная 303
- Ноосфера 299
- Норадреналин 420
- Норма реакции 165
- Нуклеиновые кислоты 39—44
- Нуклеотид(ы) 39—44

О

- Обмен веществ 60—61
- Околоцветник 354
- Оксигемоглобин 451
- Олигосахариды 28, 30
- Онтогенез животных 137—142
 - растений 142—143
- Оогамия 326
- Оогенез 133—134
- Оогонии 133—134
- Ооцит 133—134
- Оператор 146
- Оперон 146
- Оплодотворение 128—136, 360
 - двойное 361
- Опыление 359—361
- Органогенез 139
- Орган(ы)
 - аналогичные 251—252
 - атавистические (атавизмы) 252
 - боковой линии 142, 405
 - выделения 384—386
 - гомологичные 251
 - провизорные 140
 - рудиментарные (рудименты) 252
- Органеллы 47
- Организм как биологическая система 177—187
 - саморегуляция 179
 - свойства 177
- Осмоз 52
- Основания
 - азотистые 40
 - пиримидиновые 40—41
 - пуриновые 40
- Оспа 312
- Отбор
 - естественный 241—246
 - индивидуальный 193
 - искусственный 246—247
 - массовый 193
 - половой 245

П

- Палеонтология 7
- Папоротниковидные 346—348

- Паразитизм 208, 393—394
- Параллелизм 172, 270
- Параподии 395
- Паренхима 116, 120
- Партеногенез 136—137
- Пастеризация 309
- Паукообразные 397
- Пелликула 372
- Пепсин 462
- Пептид(ы) 34
- Переходные формы 250
- Перидерма 115
- Периодичность сезонная 183
 - суточная 182
- Перицикл 334
- Пестик 355, 359—361
- Печень 463
- Питание организмов 125—128
- Пищевые сети 229
 - цепи 228
- Плавательный пузырь 405
- Плазма крови 449
- Плазмалемма (см. мембрана плазматическая)
- Плазмиды 306
- Пластиды 48, 71
- Плацента 478
- Плод(ы) 362—364
- Побег(и) 339—340
 - видоизмененные 343—345
- Полимерия 154—155
- Полиомиелит 177
- Полиплоидия 169—171
- Полиплоидные ряды 170
- Полисахариды 28, 31
- Полость тела
 - вторичная 376
 - первичная 376
 - смешанная 376
- Популяция 216—218, 255
- Породы домашних животных 187
- Поток генов 257
- Почка(и)
 - животных 385—386
 - растений 339—340
 - человека 472
- Почкование 130, 306, 314.
- Правило
 - доминирования 149
 - чистоты гамет 150

— Чаргаффа 41
— экологической пирамиды 220
Пресмыкающиеся 408—411
Признак(и) 148—149
— доминантный 149
— рецессивный 149
— сцепленные с полом 161—162
Прогресс биологический 273—275
Продуценты 227
Прокариоты 47, 49—50, 304
Промотор 145
Протонефридии 384
Протопласт 49, 192
Протромбин 452
Процессинг 147
Птицы 412—415

Р

Развитие организмов

- индивидуальное (см. онтогенез)
- не прямое 141
- постэмбриональное 141
- прямое 141
- эмбриональное (зародышевое) 138

Размножение

- бесполое 128—130
- вегетативное 130
- половое 128—129, 131—132

Растения

- высшие 322, 327—330
- двудольные 367—369
- двудомные 356
- низшие 322
- однодольные 367—369
- однодомные 356
- семенные 323
- споровые 323
- цветковые 352

Расизм 290

Расы человека 288—290

Реабсорбция 474

Регенерация 81, 389

Регресс биологический 275—276

Регуляция

- гуморальная 418
- нервная 418

Редуценты 228

Резус-фактор 453

Рекомбинация (генов) 157

Ренатурация 36

Репликация ДНК 46—47

Рефлекс(ы) 430—431

— безусловные 438—439

— условные 439—440

Рефлекторная дуга 430

Рецепторы 430—431

Реципиент 453

Рибосомы 49, 68—70, 72

Ризоиды 325

РНК 32, 39—40, 43—44, 65—70

— сплайсинг 147

РНК-полимераза 66

Родопсин 37

Рудименты 252

Рыбы 403—405

С

Самоопыление 359

Сапротрофы 127, 308

Связь(и)

— водородные 35—36, 44, 43, 44

— дисульфидная 35

— макроэргическая 45

— пептидная 34

— фосфодиэфирная 41

Селекция 8, 187—204

Семенники 477

Семя 364—367

— прорастание 365—367

— строение 364

— химический состав 365

Семязачаток (семяпочка) 356—357, 361

Сердце

— двухкамерное 405

— работа 456—458

— строение 456

— трехкамерное 411

— четырехкамерное 411

Симбиоз 319

Симметрия тела 375

Синапс 429

Синергиды 457

Система

— выделительная 384—386

- кровеносная 382—384
- нервная 387—388, 432
- опорно-двигательная 443
- органического мира 303—304
- органов 374
- пищеварительная 410
- центральная нервная 432

Систола 458

Скелет

- наружный 396
- человека 443

Склереиды 119

Склеренхима 119

Скрещивание 149—150, 183—185

Слоевище 319

Соредий 321

Сорт растений 187

Соцветие(я) 357—359

Социал-дарвинизм 290—291

Сперматиды 134

Сперматогенез 133—134

Сперматогонии 133

Сперматозоид 133—134

Сперматоциты 133

Спермин 132, 136, 352, 356, 360—361

СПИД 312—313

Спорообразование 131

Спорофит 345—352

Среда обитания 207

Стебель 336—339

Стегоцефалы 281

Стерилизация 309

Стероиды 26

Суккуленты 344

Сукцессия(и) 231—232

Суставы 446

Сцепленное наследование 155—157

Сыворотка 450

Сахарный диабет 422

Свертывание крови 452

Т

Теория активного центра 38

- эволюции синтетическая 254—256

Терминатор 146

Тилакоиды 72

Ткань(и) 114

- механические 118
- нервная 125
- образовательные (меристемы) 114
- основная (паренхима) 120
- покровные 115
- проводящие 116—117
- соединительная 121—124
- эпителиальная (эпителий) 120

Торможение условных рефлексов 441

Трансгенные животные 202

- растения 202

Трансдукция 199

Транскрипция 65—66

Транслокация 168

Трансляция 67

Трансформизм 236

Трахеи

- животных 381
- растений 116
- человека 468

Триацилглицерол 24

Трипсин 462

Тромб 452

Тромбоциты 451

Трофический уровень 228

Туберкулез 308

Тычинки 355

У

Углеводы 27—32

Условия существования 207

Устьица 115

Ф

Фаги 311

Фагоцитоз 53

Факторы экологические 207—209

- абиотические 207
- антропогенные 207
- биотические 208
- взаимодействие 211—212
- закономерности действия 209—211
- ограничивающие (лимитирующие) 211—212

Феллема 116
Феллоген 116
Феллодерма 116
Фенотип 148
Ферменты 37—39
Фибрин 452
Фибриноген 452
Фикобилины 73—74, 309
Фикобионт 319
Фикоцианин 326
Фикоэритрин 326
Филогенез 253
Фитохром 37
Фитоценоз 220—223
Флоэма 118, 334—335
Фосфолипиды 25, 50
Фотоллиз 76
Фотопериодизм 184
Фотосинтез 71, 73—79
Фототрофы 71, 126

Х

Хемосинтез 79—81
Хемотрофы 71, 126
Хитин 31
Хищничество 208
Хлоропласты 71—76, 78
Хлорофилл(ы) 71—76
Хорда 140
Хордовые 402
Хорион 141
Хроматиды 103—107
Хроматин 58—59
Хроматофоры 71
Хромосомное определение пола 159—160
Хромосомная теория наследственности 155
— основные положения 158—159
— сущность 155
Хромосомный набор 62
Хромосомы
— аутосомы 159
— гомологичные 63
— половые 159

Ц

Царство 304
«Цветение воды» 309
Цветок 354—357
Цветоложе 354, 355
Цветonoжка 354, 355
Целлюлоза 31
Целом 376, 395
Центриоли 49—50
Центромера 59
Центры происхождения культурных растений 190—191
Цепи питания 229
Цианобактерии 305, 309—310, 319
Цикл Кребса 86
— сердечный 457
Цисты 373
Цитология 7, 15—16
Цитоплазма 54—55
Цитоскелет 55—56

Ч

Чашелистики 354—355
Человек
— биология 418—478
— воспроизведение 477—479
— наследственные болезни 174—177
— происхождение 284—286
— систематическое положение 282—283
Черви
— кольчатые 395—396
— круглые 392—393
— паразитические 393—394
— плоские 390—391
Чередование поколений 323, 329
Чистая линия 149
Членистоногие 396—398
Чума 308, 312

Ш

Штамм 187

Э

- Эволюционная теория Дарвина
— движущие силы эволюции 240—245
— основные положения 239
— предпосылки эволюции 240—241
— результаты эволюции 248—249
- Эволюционная теория Ламарка 236—239
- Эволюция биологическая 235
— доказательства 249—253
- Эдификаторы 221—222
- Экзон 147
- Экзоцитоз 53
- Экологическая ниша 225—226
— пирамида 230
- Экология 7
- Экосистема 226—228, 230—234
- Эктодерма 138—140

- Эндоплазматический ретикулум 48—49, 93—96
- Эндосперм 349, 360—361
- Эндоцитоз 53
- Энтодерма 138—140
- Эпиблема 332
- Эпидерма (эпидермис) 115, 341, 474
- Эпистаз 154
- Эритроциты 17, 451
- Эра 278—279
- Эукариоты 47—49
- Я**
- Ядро 17, 48, 49, 58—60
- Ядрышко 60
- Яичники 477
- Яйцеклетка 52, 71, 132—138, 160
- Ярусы 223
- Ящур 312

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
-------------------	---

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

ГЛАВА ПЕРВАЯ. Введение в биологию

1. Что такое биология и что она изучает?	6
2. Что такое жизнь и каковы основные свойства живых систем?	8
3. Какие уровни организации характерны для живой природы?	10
4. Каково значение биологии для медицины, сельского хозяйства и других отраслей народного хозяйства?	12

ГЛАВА ВТОРАЯ. Клетка — структурная и функциональная единица жизни

5. Что изучает цитология, каковы ее задачи и методы исследования?	15
6. Когда и кем сформулирована клеточная теория и каковы ее основные положения?	16
7. Какие химические элементы входят в состав клетки?	18
8. Каковы функции воды и других неорганических веществ в клетке?	21
9. Каковы строение, свойства и функции липидов?	23
10. Каковы строение, свойства и функции углеводов?	27
11. Что такое белки, каковы особенности структурной организации белковых молекул и их функции?	32
12. Что такое ферменты и какова их роль в жизнедеятельности клетки?	37
13. Каковы строение и функции нуклеиновых кислот?	39
14. Каковы химическое строение, свойства и роль АТФ в клетке?	44
15. Что такое репликация молекул ДНК и как она осуществляется?	46
16. Каковы основные черты строения эукариотической клетки?	47
17. Каковы особенности строения прокариот в сравнении с эукариотами?	49
18. Каковы строение биологических мембран в связи с выполняемыми функциями? ...	50
19. Что такое гиалоплазма и как она организована?	54
20. Что такое информационная система клетки и каковы строение и функции ядра?	58
21. Что такое обмен веществ?	60
22. Что такое кариотип?	62
23. Что такое генетический код и каковы его свойства?	63
24. Что такое транскрипция?	65
25. Как осуществляется биосинтез белков в клетке и какова роль в этом процессе рибосом, ДНК и РНК?	67
26. В каких органеллах клетки осуществляется синтез первичного органического вещества автотрофами и каково их строение?	71
27. Каковы химическое строение и свойства пигментов, принимающих участие в процессе фотосинтеза?	73
28. Каковы механизмы и связь между световой и темновой фазами фотосинтеза?	74
29. Каково биологическое значение фотосинтеза?	79
30. Что такое хемосинтез и каково его значение в биосфере?	79
31. Как осуществляется фотосинтез у фотосинтезирующих бактерий?	81
32. В чем сущность энергетического обмена клетки?	83
33. Каковы последовательные этапы аэробного дыхания в клетке?	84
34. Что такое брожение? Какие типы брожения имеют практическое значение? ...	90
35. Каково строение и функции эндоплазматического ретикула и комплекса Гольджи?	93

36. Что представляет собой вакуоль и какие функции она выполняет?	96
37. Каково строение и механизм сокращения ресничек, жгутиков и мышечных волокон?	98
38. В чем сущность, механизм и биологическое значение митоза?	101
39. Чем отличается амитоз от других типов деления клетки?	104
40. В чем сущность, механизм и биологическое значение мейоза?	105
41. Что значит «клетка — открытая биологическая система»?	108

ГЛАВА ТРЕТЬЯ. Организм — биологическая система

42. Какова структурная организация многоклеточных организмов?	112
43. Что такое ткани и каковы особенности их строения в связи с выполняемыми функциями?	114
44. Какие способы питания характерны для живых организмов?	125
45. Как размножаются представители различных царств живых организмов?	128
46. Где и как осуществляются процессы образования половых клеток и оплодотворения у живых организмов?	133
47. Что такое партеногенез?	136
48. Что такое онтогенез?	137
49. Каковы особенности онтогенеза растений?	142
50. Что является предметом изучения генетики как науки? Каковы основные задачи и методы генетики?	143
51. Что такое ген и каковы современные представления о гене?	145
52. Каковы свойства генов и особенности их проявления в признаках?	147
53. Что означают понятия «признак», «фенотип» и «генотип»? Какая связь между генотипом и фенотипом?	148
54. Какие основные законы установил Г. Мендель?	149
55. В чем сущность правила «чистоты гамет»?	150
56. В чем сущность промежуточного характера наследования?	151
57. Что такое аллельные гены и каковы основные типы их взаимодействия?	151
58. Каковы основные типы взаимодействия неаллельных генов?	153
59. В чем сущность хромосомной теории наследственности?	155
60. Что представляет собой сцепленное наследование и каковы его особенности?	155
61. Что такое генетическая карта?	157
62. Каковы основные положения хромосомной теории наследственности?	158
63. В чем сущность хромосомного определения пола у животных?	159
64. Какие признаки называются сцепленными с полом?	161
65. Что такое цитоплазматическая наследственность?	162
66. Какие существуют типы изменчивости? Что такое модификационная изменчивость?	164
67. Что представляет собой комбинативная изменчивость?	165
68. Что такое мутационная изменчивость?	166
69. Что такое полиплоидия и анеуплоидия и каково их биологическое значение?	169
70. В чем сущность закона гомологических рядов в наследственной изменчивости? ...	172
71. Каковы особенности генетики человека?	173
72. Чем определяются наследственные болезни человека? Каковы методы их лечения и профилактики?	174
73. Каковы особенности жизнедеятельности организма как целостной системы?	177
74. Что такое селекция? Каковы задачи и основные направления современной селекции?	187
75. Каковы теоретические основы селекции?	189
76. Каковы методы современной селекции?	192

77. Что такое гетерозис?	197
78. Каковы особенности селекции микроорганизмов?	198
79. Каковы перспективы использования в селекции генной и клеточной инженерии?	201
80. Что такое биотехнология? Каковы ее основные направления и достижения?	204
ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ. Вид. Популяция. Биогеоценоз	
81. Что такое среда обитания и экологические факторы?	207
82. Каковы общие закономерности действия экологического фактора на организм?	209
83. Как осуществляется взаимодействие экологических факторов и что такое ограничивающий фактор?	211
84. Чем один вид отличается от другого?	212
85. Что такое популяция? По каким признакам различаются популяции?	216
86. Какие факторы вызывают изменение численности и плотности популяций? Каковы способы саморегуляции численности и плотности популяций?	218
87. Что такое биоценоз и какова его структурная организация?	220
88. Что такое экологическая ниша?	225
89. Что такое биогеоценоз (экосистема)? Как осуществляется поток энергии и круговорот веществ в биогеоценозе?	226
90. Каковы причины и последовательность смены одного биогеоценоза (экосистемы) другим?	230
91. Что такое агроценоз и каковы его особенности?	232
ГЛАВА ПЯТАЯ. Эволюция живых систем	
92. Что называется эволюцией?	235
93. Каковы основные положения эволюционного учения Ж. Б. Ламарка?	236
94. Каковы основные положения эволюционного учения Ч. Дарвина?	239
95. Каковы предпосылки и движущие силы эволюции по Ч. Дарвину?	240
96. Какие виды естественного отбора выделял Ч. Дарвин?	245
97. В чем сходство и различие естественного и искусственного отбора?	246
98. Каковы основные результаты эволюции по Ч. Дарвину?	248
99. Каковы доказательства эволюции органического мира?	249
100. Что представляет собой синтетическая теория эволюции?	254
101. Почему именно популяция является элементарной единицей эволюции?	255
102. Каковы предпосылки (элементарные факторы) эволюции с позиции синтетической теории?	256
103. Как достигается генетическое разнообразие в популяции?	257
104. Каковы основные формы естественного отбора с позиций синтетической теории эволюции?	260
105. Какие выделяют формы изоляции популяций и какова их эволюционная роль?	263
106. Какие существуют способы видообразования?	265
107. Что такое микроэволюция?	267
108. Что такое макроэволюция и каковы способы ее осуществления?	268
109. Что такое прогресс?	271
110. Каковы пути достижения биологического прогресса?	273
111. Что такое биологический и морфофизиологический регресс?	275
112. Как сочетаются и изменяются направления эволюции?	276
113. Каковы основные этапы эволюции растительного мира?	278
114. Каковы основные этапы и направления эволюции животного мира?	280
115. Каково положение человека в системе животного мира?	282
116. Что такое антропогенез, кто были предки человека и каковы основные этапы его эволюции?	284

117. Каковы движущие силы эволюции человека? 286
 118. Какие основные расы выделяют внутри вида человек разумный, каковы причины их возникновения и доказательства единства? 288
 119. Что такое социал-дарвинизм и расизм и в чем заключается их несостоятельность? 290

ГЛАВА ШЕСТАЯ. Биосфера и научно-технический прогресс

120. Что такое биосфера и каковы ее границы? 292
 121. Какова концентрация живого вещества в различных структурах биосферы? 294
 122. Каковы свойства живого вещества и его биогеохимические функции? 296
 123. Каковы изменения биосферы в период научно-технического прогресса? 299

МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

ГЛАВА СЕДЬМАЯ. Царства Бактерии, Вирусы и Грибы

124. Что такое систематика и каковы основные систематические категории? 302
 125. Какова современная система органического мира? 303
 126. Каковы особенности строения и жизнедеятельности бактерий и цианобактерий? 304
 127. Что представляют собой вирусы? 310
 128. Что такое СПИД и каковы меры его профилактики? 312
 129. Каковы особенности строения и жизнедеятельности грибов и их значение в биосфере и народном хозяйстве? 313
 130. Каковы особенности строения и жизнедеятельности лишайников как симбиотических организмов? 319

ГЛАВА ВОСЬМАЯ. Царство Растения

131. Каковы основные особенности растений и их классификации? 322
 132. Каковы особенности строения и жизнедеятельности водорослей в связи с преимущественно водным образом жизни? 324
 133. Каковы особенности строения, размножения и жизнедеятельности растений в связи с выходом на сушу? 327
 134. Каковы особенности строения корня в связи с выполняемыми функциями? 331
 135. Каковы особенности строения стебля в связи с выполняемыми функциями? 336
 136. Что представляет собой побег и как он развивается? 339
 137. Каковы особенности строения листа в связи с выполняемыми функциями? 340
 138. Что такое видоизмененные побеги, каково их строение и функции? 343
 139. Каковы особенности строения и размножения мхов как наиболее примитивных растений? 345
 140. Каково строение и размножение папоротников? 346
 141. Каковы особенности строения и размножения голосеменных? 348
 142. Какие особенности покрытосеменных позволили им занять господствующее положение на суше? 352
 143. Как устроен цветок и каковы его функции? 354
 144. Что такое соцветия и каково их биологическое значение? 357
 145. Как происходит опыление и оплодотворение у цветковых растений? 359
 146. Что такое плод? Какие типы плодов наиболее распространены в природе? 362
 147. Что представляет собой семя и каков его химический состав? Каковы особенности строения семян однодольных и двудольных растений? 364
 148. Какие условия необходимы для прорастания семян и как происходит питание и рост проростков? 365

149. Каковы отличительные признаки одно- и двудольных растений? 367
 150. Каковы основные признаки некоторых семейств одно- и двудольных растений? 369

ГЛАВА ДЕВЯТАЯ. *Царство Животные*

151. Каковы характерные черты организации простейших (гетеротрофных протистов)? 372
 152. Каковы основные характерные черты организации животных? 373
 153. Что такое полость тела, каковы ее виды и функции у животных разных таксономических групп? 376
 154. Кто такие экто- и эндотермные животные? 377
 155. Каковы особенности дыхания у животных разных групп? 379
 156. Какие типы кровеносной системы характерны для животных и в чем их отличия? 382
 157. Какие морфологические типы строения сердца существуют у животных? 382
 158. Каковы особенности строения и функционирования органов выделения у различных групп животных? 384
 159. Какие виды конечных продуктов азотистого обмена вырабатываются у животных разных групп и в чем причины, определяющие их различия? 386
 160. Какие типы нервной системы известны у животных? 387
 161. Какие признаки кишечнорастворимых указывают на их низкий уровень организации среди животных других типов? 389
 162. Каковы характерные черты строения представителей типа Плоские черви? 390
 163. Какие общие черты строения свойственны животным типа Круглые черви? ... 392
 164. Какой комплекс приспособлений к паразитизму сформирован у червей? 393
 165. Какие признаки кольчатых червей свидетельствуют об их высоком уровне организации? 395
 166. Каковы особенности строения и жизнедеятельности членистоногих, развившихся в связи с освоением ими наземной среды? 396
 167. Какие особенности строения, размножения и жизнедеятельности насекомых позволили им стать процветающей группой животных? 398
 168. Каковы общие характерные черты строения моллюсков? 400
 169. Каковы особенности строения ланцетника как низшего хордового животного? ... 402
 170. Каковы особенности строения и жизнедеятельности рыб, связанные с водным образом жизни? 403
 171. Каковы особенности строения и жизнедеятельности земноводных как первопоселенцев суши? 406
 172. Каковы главные отличия в строении и жизнедеятельности первичноводных и наземных позвоночных животных? 408
 173. Каковы особенности строения и жизнедеятельности птиц в связи с приспособлением к полету? 412
 174. Какие принципиально важные черты организации млекопитающих позволили им занять господствующее положение в природе? 415

ГЛАВА ДЕСЯТАЯ. *Биология человека*

175. Как осуществляется регуляция процессов жизнедеятельности в организме человека? 418
 176. Какие гормоны вырабатывают железы внутренней секреции и каково их действие? 419
 177. Какие заболевания возникают при нарушении деятельности эндокринных желез? 422
 178. Какое строение имеет нервная клетка? 423

179. Какими физиологическими свойствами обладает нервное волокно?	424
180. Какова природа возникновения и проведения нервного импульса?	425
181. Как нервная клетка передает возбуждение?	428
182. Какие элементы входят в состав рефлекторной дуги?	430
183. Из каких структурно-функциональных частей состоит нервная система?	432
184. Каковы строение и функции спинного мозга?	433
185. Из каких отделов состоит головной мозг и каковы их функции?	435
186. Каковы особенности строения вегетативной нервной системы?	437
187. Что такое высшая нервная деятельность (ВНД)?	439
188. Что такое первая и вторая сигнальные системы?	442
189. Каковы строение и функция костей?	443
190. Каковы типы соединения костей?	445
191. Каковы строение и функция скелетных мышц? Как осуществляется их работа?	446
192. Каковы особенности строения скелета человека в связи с прямохождением и трудовой деятельностью?	448
193. Какие функции выполняет кровь?	449
194. Каков состав крови?	449
195. Каковы особенности строения форменных элементов крови?	451
196. Каков механизм свертывания крови?	452
197. Чем определяется различие групп крови человека?	452
198. Как кровь осуществляет защитную функцию?	454
199. Чем представлена система органов кровообращения?	456
200. Как осуществляется работа сердца?	457
201. Каковы особенности строения и функционирования кровеносных сосудов разных видов?	459
202. Каковы функции пищеварительной системы?	460
203. Как осуществляется химическая переработка пищи?	461
204. Какие функции выполняет печень?	463
205. Как происходит всасывание веществ в пищеварительном тракте?	464
206. Какова роль витаминов в обмене веществ человека?	466
207. Каково строение и функция дыхательной системы человека?	466
208. Каков механизм легочной вентиляции?	470
209. Как происходит газообмен в легких?	471
210. Как устроен и функционирует нефрон?	472
211. Каковы строение и функции кожи?	474
212. Чем представлена внутренняя среда организма?	476
213. Как осуществляется воспроизведение и развитие человека?	477
Предметный указатель	480

Учебное издание

Лемеза Николай Алексеевич
Камлюк Лилия Васильевна
Лисов Николай Дмитриевич

**БИОЛОГИЯ В ЭКЗАМЕНАЦИОННЫХ
ВОПРОСАХ И ОТВЕТАХ
ДЛЯ АБИТУРИЕНТОВ, РЕПЕТИТОРОВ, УЧИТЕЛЕЙ**

По вопросам приобретения книг оптом просьба обращаться:
заказы по Санкт-Петербургу и России:
(812) 292-36-60, 292-36-61
E-mail: victory@mailbox.alkor.ru
www.victory.sp.ru

В Москве: филиал
(499) 488-30-05

Подписано в печать 13.12.2013.
Формат 84×108 $\frac{1}{32}$. Бумага типографская.
Печать офсетная.
Тираж 5 000 экз. Заказ № 17.59

ООО «Виктория плюс»
196605, Санкт-Петербург, г. Пушкин
Петербургское ш., д. 13/1

Отпечатано в ООО «СЗПД-ПРИНТ».
188300, Ленинградская обл., г. Гатчина,
ул. Железнодорожная, д. 45-Б