



ПОСОБИЕ ПО БИОЛОГИИ ДЛЯ ПОСТУПАЮЩИХ В ВУЗЫ



ПОСОБИЕ ПО БИОЛОГИИ ДЛЯ ПОСТУПАЮЩИХ В ВУЗЫ

Под редакцией Н.А. Лемезы

4-е издание, исправленное

Минск ИП «Экоперспектива» 2000

УДК 57(075.4)

ББК 28.0я 729

П 62

А в т о р ы : Н.А.Лемеза, М.С.Морозик, Е.И.Морозов,
В.С.Анохина, Г.И.Зубкевич, Л.В.Камлюк, Т.А.Сауткина,
Г.И.Захаревская, И. И. Солодовникова, Н.М.Крючкова

Р е ц е н з е н т : кафедра общей биологии Белорусского
государственного педагогического университета
(зав. кафедрой доцент Н.Д. Лисов)

Пособие по биологии для поступающих в вузы: 4-е изд.,
П 62 испр. / Н.А.Лемеза, М.С.Морозик, Е.И.Морозов и др.; Под
ред. Н.А.Лемезы. — Мн.: ИП «Экоперспектива», 2000. — 576 с.

ISBN 985-6102-63-4.

Пособие написано в соответствии с действующей программой по биологии для поступающих в вузы и включает основные сведения по общей биологии, ботанике, зоологии и анатомии человека. Особое внимание обращается на выявление закономерностей взаимоотношений живых организмов в природе, их эволюцию, на практическое использование достижений биологии в сельском хозяйстве, здравоохранении и других отраслях народного хозяйства.

Для слушателей подготовительных отделений вузов, учащихся общеобразовательных школ, всех, кто интересуется биологией.

УДК 57(075.4)

ББК 28.0я 729

ISBN 985-6102-63-4

© Коллектив авторов, 2000

ОТ АВТОРОВ

Пособие написано в соответствии с действующей программой по биологии для поступающих в высшие учебные заведения и предназначено для слушателей подготовительных отделений и курсов, учащихся старших классов средних школ и выпускников средних специальных учебных заведений, абитуриентов биологических, медицинских и сельскохозяйственных вузов страны.

Цель данного пособия — помочь абитуриентам более эффективно усвоить учебный материал, разобраться в наиболее важных и сложных вопросах биологии, получить знания о разнообразии живой природы как единой системе, имеющей общие законы происхождения и развития.

Материал пособия изложен таким образом, что он дает целостное представление о биологии как науке от молекулярной организации клетки до биогеоценозов, т.е. в эволюционном аспекте. Такой подход, по нашему мнению, будет способствовать более глубокому пониманию исторического развития органического мира, поскольку знание общебиологических закономерностей позволяет рассматривать особенности строения и функционирования всех живых организмов как результат предшествующей эволюции. При этом учтены современные достижения биологических наук и актуальные вопросы экологии и охраны природы.

От авторов и Введение написаны Н.А.Лемезой и М.С.Морозиком, гл. 1, 2, 5, 6 и 7 — Н.А.Лемезой, гл. 3 — М.С.Морозиком и Е.И.Морозовым, гл. 4 — Е.И.Морозовым и В.С.Анохиной, гл. 8 — Т.А.Сауткиной, гл. 9 — Г.И.Зубкевич и Н.А.Лемезой, гл. 10, 11 — Л.В.Камлюк, гл. 12, 13 — И.И.Солодовниковой и Г.И.Захаревской, гл. 14, 15 и 16 — Н.М.Крючковой.

ВВЕДЕНИЕ

В. 1. Предмет, методы и задачи биологии

Биология — наука о жизни, ее формах и закономерностях развития. Предметом ее изучения является многообразие вымерших и ныне населяющих Землю живых существ, их строение (от молекулярного до анатомо-морфологического), функции, происхождение, индивидуальное развитие, эволюция, распространение, взаимоотношения друг с другом и окружающей средой.

Биология исследует общие и частные закономерности, присущие жизни во всех ее проявлениях и свойствах: обмен веществ и энергии, размножение, наследственность и изменчивость, рост и развитие, раздражимость, дискретность, авторегуляция, движение и др.

В зависимости от объектов изучения в биологии можно выделить ряд направлений: вирусологию, микробиологию, ботанику, зоологию, антропологию и др. Эти науки исследуют особенности происхождения, строения, развития, жизнедеятельности, свойства, разнообразие и распространение на земном шаре каждого отдельного вида вирусов, бактерий, животных, растений и человека.

По структуре, свойствам и проявлениям индивидуальной жизни в биологии выделяют морфологию и анатомию (изучает формы и строение организмов), физиологию (анализирует функции живых организмов, их взаимную связь и зависимость от внешних и внутренних условий), генетику (изучает закономерности наследственности и изменчивости организмов), биологию развития (изучает закономерности индивидуального развития организмов), эволюционное учение (исследует закономерности исторического развития органического мира), экологию (изучает образ жизни растений и животных в их взаимосвязи с условиями окружающей среды).

Химические реакции и физико-химические процессы в живых организмах, а также химический состав и физическую структуру биологических систем на всех уровнях их организации изучают биохимия и биофизика. Установить закономерности, незаметные при описании единичных про-

цессов и явлений, позволяет биометрия, т.е. совокупность приемов планирования и обработки результатов биологических исследований методами математической статистики.

Жизненные явления на молекулярном уровне изучает молекулярная биология; структуру и функции клеток, тканей и органов — цитология, гистология и анатомия; популяции и биологические особенности всех организмов, входящих в ее состав, — популяционная генетика и экология; закономерности формирования, функционирования, взаимосвязи и развития высших структурных уровней организации жизни на Земле до биосферы в целом — биогеоценология. Закономерности строения (структуры) и функционирования, единые для всех организмов независимо от их систематического положения, разрабатывает общая биология.

В настоящее время различают несколько структурно-функциональных уровней организации и изучения жизненных явлений: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, организменный, популяционно-видовой и биосферно-биогеоценотический.

На *молекулярном уровне* исследуется роль биологически важных молекул (белки, нуклеиновые кислоты, липиды, полисахариды и др.) в росте и развитии организмов, хранении и передаче наследственной информации, в обмене веществ и превращении энергии в живых клетках и других явлениях.

Клеточный уровень предусматривает изучение структурной организации клетки. Учение о клетке, или цитология, включающая цитоморфологию, цитофизиологию, цитогенетику и цитохимию, позволяет установить физиолого-биохимические и структурно-функциональные связи между клетками в различных тканях и органах.

На *организменном уровне* изучаются процессы и явления, происходящие в особи (индивидууме), и механизмы согласованного функционирования ее органов и систем, а также роль и взаимоотношения различных органов в жизнедеятельности организма, приспособительные изменения и поведение организмов в различных экологических условиях.

Популяционно-видовой уровень живого принципиально отличается от организменного. Если продолжительность жизни особей любого живого организма определена генетически и они неизбежно умирают, исчерпав запрограммированные возможности своего развития, то популяция способна при подходящих условиях среды развиваться неограниченно долго.

Изучение состава и динамики популяции, т.е. совокупности особей одного вида, имеющих общий генофонд и населяющих определенное пространство с относительно однородными условиями обитания на молекулярном, клеточном и организменном уровнях, является предметом генетики, морфологии, фенологии, экологии и др.

На *биосферно-биогеоэкологическом*, или *экосистемном*, уровне изучаются взаимоотношения организма и среды, миграция живого вещества, пути и закономерности протекания энергетических круговоротов и другие процессы, происходящие в биогеоценозах (экосистемах).

Основными методами биологии являются наблюдение (позволяет описать биологические явления), сравнение (дает возможность найти общие закономерности в строении и жизнедеятельности различных организмов), эксперимент, или опыт (помогает исследователю изучить свойства биологических объектов), 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).

Значение биологии как науки исключительно велико, так как познание исторического развития органического мира, начиная от молекулярного уровня до биогеоэкологического, играет определяющую роль в формировании материалистического мировоззрения и понимании коренных философско-методологических проблем (форма и содержание, целостность и целесообразность, прогресс и т.д.). Кроме того, биология способствует решению жизненно важных практических задач. Так, в частности, быстрые темпы роста населения планеты, постоянное уменьшение территорий, занятых сельскохозяйственным производством, привели к глобальной проблеме современности — производству пищи. Чтобы обеспечить потребности человека в пище, необходимо резко увеличить производство сельскохозяйственной продукции. Эту задачу способны решить такие науки, как растениеводство и животноводство, базирующиеся на достижениях генетики и селекции. Благодаря знанию законов наследственности и изменчивости можно создавать высокопродуктивные сорта культурных растений и пород домашних животных, что позволит интенсивно вести сельскохозяйственное производство и удовлетворить 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 промыслового хозяйства, звероводства.

Достижения современной биологии нашли практическое применение в промышленном биологическом синтезе аминокислот, кормовых белков, ферментов, витаминов, стимуляторов роста и средств защиты растений, органических кислот и др.

С помощью методов генной инженерии биологами созданы организмы с новыми комбинациями наследственных признаков и свойств, например растения с повышенной устойчивостью к заболеваниям, засолению почв, способностью к фиксации атмосферного азота и др. Кроме того, генная инженерия положена в основу разработки принципов биотехнологии, связанной с производством биологически активных веществ (инсулин, антибиотики, интерферон, новые вакцины для профилактики инфекционных заболеваний человека и животных).

Теоретические достижения биологии широко применяются в медицине. Именно успехи и открытия биологии определили современный уровень медицинской науки. В частности, генетические исследования позволяют разрабатывать методы ранней диагностики, лечения и профилактики многих наследственных болезней человека (альбинизм, гемофилия, бесплодие, слабоумие и др.). С ними во многом связан и дальнейший прогресс медицины.

Решение таких важных проблем современности, как охрана окружающей среды, рациональное использование природных ресурсов и повышение продуктивности растительного мира, возможны только на основе биологических исследований. Они предусматривают выявление и устранение отрицательных эффектов воздействия человека на природу (загрязнение среды вредными веществами), определение режимов рационального использования резервов биосферы, вскрытие негативных последствий хозяйственной деятельности. Кроме того, задачей биологии является обеспечение сохранности биосферы и способности природы к самовоспроизведению.

В. 2. Возникновение жизни на Земле

Происхождение жизни, возникновение живых существ — одна из центральных проблем естествознания, которая представляет как познавательный, так и научный интерес.

Живые организмы в отличие от неживых имеют совокупность признаков: обмен веществ и энергии, способность к росту и развитию, размножению, к поддержанию определенного состава. Кроме того, для них характерно наличие саморегулирующейся метаболической системы (обмен веществ) и они обладают способностью к точному самовоспроизведению собственной метаболической системы (репликация ДНК, ее матричное копирование и специфически детерминированный синтез белков-ферментов) и др.

Согласно современным представлениям, жизнь — это одна из форм существования материи, закономерно возникающая при определенных условиях в процессе ее развития. Однако такая концепция появилась в ожесточенной многовековой борьбе материализма с различными идеалистическими течениями. Суть различных представлений о происхождении жизни можно выразить в трех главных концепциях. Одна из них — идеалистические религиозные представления о сотворении всего живого из неживого Творцом, другая — абиогенез и третья — биогенез.

Абиогенез — самопроизвольное возникновение органической материи из неорганической. Здесь объединены два принципиально разных подхода: наивно-материалистические представления древних греков о самозарождении живых организмов из неживой природы и современные диалектико-материалистические представления о естественном возникновении жизни (биопоэзе). В частности, Аристотель в принципе придерживался материалистических представлений об абиогенезе живых существ из неорганической природы. Однако его взгляды и взгляды его средневековых последователей превратились в механистические представления о самозарождении высокоразвитых органических форм (как растений, так и животных) непосредственно из неорганической материи (грязь, ил, пот и т.д.), а также о порождении одними формами других (например, гуси, овцы — из плодов деревьев).

Первый удар по представлениям о самозарождении нанесли эксперименты флорентийского естествоиспытателя Ф.Реди, который доказал невозможность самозарождения мух в мясе. Наряду с опытными открытыми сосудами с мясом он использовал контрольные, завязанные марлей и недоступные для мух. В контрольных сосудах черви (личинки мух) не могли самозарождаться. Однако эти эксперименты Ф.Реди не смогли опровергнуть представления о самозарождении, устоявшиеся веками.

Спустя несколько лет после проведенных экспериментов Ф.Реди голландский ученый А.Левенгук открыл микроскопические существа, "самозарождение" которых можно было наблюдать в капельке чистой воды. Это открытие А.Левенгуком микромира дало толчок развитию представлений о самозарождении, но уже на уровне микромира. Не дали окончательного ответа и эксперименты итальянского ученого Л.Спалланцани, продемонстрировавшего невозможность самозарождения микроскопических живых существ в питательных жидкостях и бульонах после их кипячения в запаянных ретортах. Несогласные с выводами Л.Спалланцани ученые считали, что в его экспериментах был нарушен доступ в сосуды активного начала, якобы содержащегося в воздухе и необходимого для самозарождения. Только остроумные опыты выдающегося французского ученого-микробиолога Л.Пастера смогли убедить всех скептиков и сокрушить представления и самозарождения.

Биогенез — это система представлений, базирующаяся на принципе, что все живое может появиться только от живого. Впервые этот постулат был выведен на основании опытов Л.Пастера.

Пастер нагревал бульон в колбе с длинным, дважды изогнутым кончиком, в котором оседали все споры микроорганизмов, содержащиеся в воздухе, поступавшем в колбу после кипячения бульона. Такая конструкция колбы не препятствовала доступу воздуха, т.е. "активного начала". Колба оставалась стерильной месяцами, но стоило смочить бульоном изогнутое колено, как в колбе начиналось интенсивное развитие микроорганизмов. Опыты Л.Пастера сыграли важную роль в развенчании представлений о самозарождении и помогли утвердиться гипотезе биогенеза. Был сформулирован закон "Все живое из живого", который имел большое значение для развития биологической науки и в то же время более чем на полвека исключил возможность рассмотрения абиогенного (из неорганической природы) пути возникновения живой материи. Биогенез как гипотеза о происхождении жизни не дает материалистического ответа на вопрос об истоках появления органической материи во Вселенной. Однако она может вполне материалистически объяснить возникновение жизни на Земле путем заселения ее спорами микроорганизмов и других низших форм жизни.

В 1924 г. русским биохимиком А.И.Опариним, а позднее, в 1929 г., Дж.Холдейном была высказана гипотеза о возникновении жизни как результате длительной эволюции

углеродных соединений, которая и легла в основу современных представлений. А.И.Опарин исходил из того, что возникновение живых существ из неживой природы невозможно в современных условиях. Абиогенное возникновение живой материи возможно было только в условиях древней атмосферы. Доказать это можно логически, проанализировав историю возникновения Земли и формирования атмосферы.

Возраст Земли составляет около 5 млрд лет. Предполагается, что Солнце и планеты Солнечной системы возникли из облака космической пыли. За счет движения (вращения) и сил гравитации все новые и новые частицы увеличивали массу Земли. При этом силы гравитации возрастали, плотность Земли увеличивалась и происходило ее разогревание. Как и всякое разогретое тело, Земля остывала, переходила из газообразного в жидкое состояние, а затем на ее поверхности начала формироваться твердая корка. В результате этих процессов происходили химические реакции, тяжелые вещества оседали к центру и образовывали ядро Земли, а более легкие — ее оболочку. За счет сил гравитации Земля удерживала газовую оболочку. По мере ее охлаждения из конденсировавшихся в верхних слоях атмосферы водяных паров образовались моря и океаны. С разогретой поверхности Земли, горячих морей и океанов интенсивно испарялась вода, которая, конденсируясь в верхних слоях атмосферы, опять возвращалась в виде обильных ливней. Все это сопровождалось грозами. Частые и мощные электрические разряды — один из источников энергии, который мог использоваться для абиогенного синтеза органических соединений. Для таких же целей источником энергии могли служить жесткое ультрафиолетовое излучение (из-за отсутствия в атмосфере Земли кислорода, а значит, и озонового экрана), радиация высоких энергий и тепловая энергия земных недр.

Большинство исследователей сходятся на том, что в процессе образования атмосферы участвовали реакции, сформировавшие многочисленные газообразные соединения. Основными из них являются гидриды (метан, аммиак, вода газообразная), а также водород и некоторые другие газы, но при полном отсутствии газообразного кислорода.

В процессе становления жизни можно выделить следующие стадии биопоэза.

1. Неорганический синтез малых молекул органических соединений. В 1953 г. американский биохимик С.Миллер опубликовал результаты экспериментальной проверки воз-

возможности спонтанного синтеза органических соединений в специально созданном приборе, имитирующем условия древней атмосферы Земли: интенсивное испарение и конденсация воды, электрические разряды и состав атмосферы. В растворе были получены аминокислоты. Опыты многократно повторялись в различных лабораториях и позволили продемонстрировать возможность синтеза в таких условиях практически всех мономеров основных биополимеров: аминокислот, гетероциклических соединений (предшественников гемоглобина, хлорофилла, азотистых оснований), органических кислот, моносахаридов, цианамидов и др. Таким образом, С. Миллер экспериментально доказал возможность возникновения низкомолекулярных органических соединений из неорганических в условиях древней атмосферы Земли.

2. Неорганический синтез крупных органических молекул (биополимеров). Доказательством возможности спонтанного синтеза органических биополимеров из мономеров вне организма служат опыты С. Фокса. При многократном нагревании и охлаждении водой смеси сухих аминокислот происходило образование пептидных связей путем отщепления молекул воды (дегидратацией). Поэтому данные реакции получили название *реакций дегидратационного синтеза*. Позже было показано, что в водных растворах слабой концентрации в присутствии цианидов и цианамидов за счет реакций дегидратационного синтеза также могут формироваться нуклеотиды и полинуклеотиды, полипептиды, полисахариды и липиды.

3. Образование физико-химических систем (коацерватов) и мембран. В опытах С. Фокса было установлено, что в результате промывания горячей смеси искусственных полимеров водой или водными растворами солей получают многочисленные микросферы-коацерваты. Коацерваты стабильны. В гипотоническом растворе они набухают, а в гипертоническом — сморщиваются. Это свидетельствует о наличии у них полупроницаемой оболочки, напоминающей мембрану. С помощью электронного микроскопа установлено, что мембрана у них может быть и двойной. Возможность образования мембраны вытекает из свойств полярных молекул липидов, их взаимодействия с растворителями (рис. В.1). Следовательно, на этом этапе мы уже имеем дело со сложной физико-химической системой — коацерватом, который может сливаться с другими, делиться после перемешивания ("рекомбинации") содержимого, подвергаться действию отбора и обладать по-

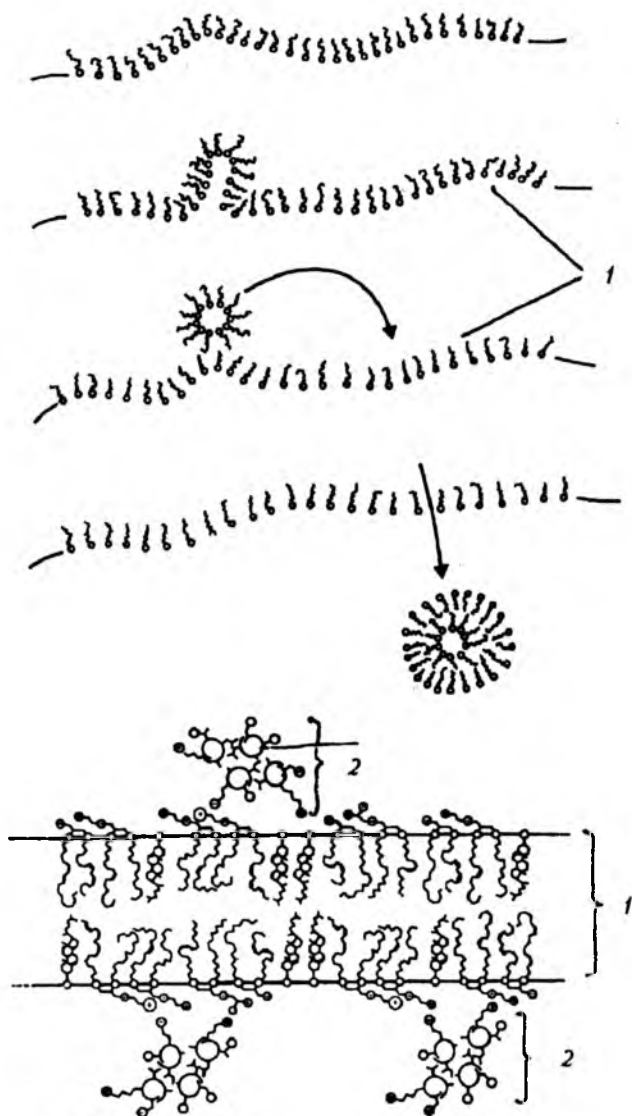


Рис. В.1. Схема образования мембран и коацерватов на границе раздела воздух — вода по действием волнения поверхности воды:
1 — липиды; 2 — белки

лупроницаемостью. Однако у этой системы отсутствует саморегулирующийся обмен веществ — метаболизм и способность к самовоспроизведению.

4. Возникновение метаболизма. Оно предполагает наличие ферментов и энергетических систем. Для живых организмов характерно наличие биокатализаторов метаболических процессов — ферментов, а также системы накопления, преобразования и использования энергии. Ферменты ускоряют протекание реакций в биологических системах. Однако те же реакции в химических или физико-химических системах могут катализироваться простыми соединениями.

В качестве примера рассмотрим возможный путь возникновения фермента каталазы. Процесс разложения пероксида водорода ферментом каталазой может происходить в присутствии ионов трехвалентного железа как чисто неорганический процесс. Реакция идет с низкой скоростью. Если ион железа включен в органическую молекулу порфирина, то скорость реакции возрастает в 1000 раз, если же он вместе с молекулой порфирина присоединен к белковой части молекулы (в составе фермента каталазы), то активность увеличивается в 10 млрд раз.

Таким образом, появление ферментов в ходе эволюционного процесса — это возникновение белковых молекул, третичная или четвертичная структура которых случайно оказалась пространственно наиболее подходящей для осуществления каких-либо реакций (например, реакций синтеза, т.е. объединения двух молекул в одну, более сложную, или реакций гидролиза, т.е. расчленения одной молекулы на два или несколько компонентов). Эта "подгонка" фермента к субстрату или его "поиски", "выбор" в ходе естественного отбора могли занимать десятки, сотни тысяч и даже миллионы лет.

Возникновение энергетических систем при наличии ферментов представить довольно просто. АТФ — это комплекс из пуринового азотистого основания аденина, сахара рибозы (они возникают на первом этапе биопоэза, что подтверждено и экспериментами С.Миллера) и фосфатов, т.е. для его формирования достаточно нескольких ферментов. Доказательством возникновения и функционирования энергетических систем на ранних этапах биопоэза служат и эксперименты С.Фокса, который показал, что гидролиз АТФ с высвобождением энергии макроэнергетических связей могут осуществлять коацерваты в присутствии гидрата оксида цинка.

5. Возникновение точного самовоспроизведения. Нет

сомнения, что это свойство возникло и эволюционировало одновременно с возникновением обмена веществ (метаболизма).

В ходе эволюции, безусловно, должны были объединиться две системы: полинуклеотидная и полипептидная, так как их свойства дополняют друг друга, а свойства каждой из них в отдельности не имели бы особого значения для формирования биологических систем. Известно, что нуклеиновые кислоты обладают весьма ограниченными каталитическими функциями, но, благодаря принципу комплементарности нуклеотидов, они отличаются чрезвычайно высокой точностью воспроизведения. Белки обладают колоссальным разнообразием каталитических функций в силу значительно большего числа вариантов комбинаций аминокислот по сравнению с нуклеиновыми кислотами, а также разнообразием функциональных групп и пространственной конфигурации молекул. В то же время способность белков к воспроизведению невысокая, причем точность воспроизведения неудовлетворительная, ибо как различия, так и вероятности специфического взаимодействия аминокислот друг с другом невелики. Из этого следует, что система самовоспроизведения белков была бы нестабильной и с частыми ошибками.

Именно поэтому взаимодействие этих двух систем, т.е. возникновение генетического кода, было принципиально важным и сыграло большую роль в возникновении жизни.

Механизм объединения этих двух линейных систем — полипептидной и полинуклеотидной, по-видимому, возник наряду с возникновением и эволюцией метаболизма. Этот механизм, вероятно, следует искать в особых посредниках — молекулах РНК (тРНК). Комплексы этих РНК с аминокислотами образуются при содействии соответствующих ферментов (см. "Биосинтез белка"). Тем не менее доказано, что существует и некоторая маловыраженная специфичность (предпочтительность) взаимодействия даже отдельных нуклеотидов с определенными аминокислотами, вероятность которой возрастает при удлинении полинуклеотидной цепочки. Можно предположить, что это первоначальный механизм взаимодействия аминокислот и нуклеотидов, который позже стал каталитическим. Однако сначала он был, вероятно, не столь жестким и однозначным по специфичности, как ныне существующий (одна аминокислота — один антикодон тРНК), а более полифункциональным. Специфичность каталитического объединения определенной аминокислоты с соответствующим антикодоном опре-

делялась постепенно, в ходе отбора и адаптивной подгонки определенных полипептидов с определенными полинуклеотидами. Этими первыми полинуклеотидами, по-видимому, были РНК. ДНК, вероятно, возникла не сразу. Разделение функций между молекулой ДНК, более жесткой по структуре и лучше выполняющей функцию хранения информации, и молекулой-посредником РНК, "снимающей" эту информацию для ее реализации (синтеза белка), произошло гораздо позже. Таким образом, генетический код возник не сразу, а параллельно с возникновением метаболизма. На эти процессы случайного, вероятностного комбинирования молекул и химической (добиологической) эволюции ушли сотни миллионов лет, а возможно, и более миллиарда.

Возникновение в физико-химической системе (коацервате) метаболизма и точного самовоспроизведения — это главные предпосылки возникновения биологической системы — примитивных гетеротрофных анаэробных проклеток. Это произошло, вероятно, около 3,5 млрд лет назад. Благодаря наличию генетического кода и генетической информации дальнейшее развитие уже могло происходить согласно законам эволюции живой материи: возникновения мутаций и действия естественного отбора — выживания и оставления после себя наибольшего количества потомков, наиболее приспособленных к данным конкретным условиям органических форм (проклеток, одноклеточных, а затем и многоклеточных организмов).

6. Возникновение автотрофных организмов. По мере расходования простых органических веществ (мономеров) на образование биополимеров в борьбе за существование преимущество должны были получить мутанты, способные синтезировать эти мономеры из все более простых органических (например, органические кислоты и др.), а затем и неорганических соединений. Так возникли автотрофные (способные синтезировать органические вещества из минеральных) хемосинтезирующие (использующие для синтеза органических соединений энергию окислительно-восстановительных реакций) организмы.

Однако со временем появился дефицит метаболитов, необходимых для хемосинтетического получения энергии. По этой причине преимущества в борьбе за существование должны были получить органические формы, способные обеспечить себе максимальную автономность путем использования энергии, имевшейся в неограниченном количестве, — энергии солнечных лучей. Главные компоненты пигментных систем

— порфирины, необходимые для использования энергии солнечных лучей, появились еще на первом этапе биопоэза. Так возник уникальнейший процесс фотосинтеза, т.е. способность синтезировать органические соединения из самых простых при участии энергии Солнца. Впервые появилась возможность количественно наращивать органические вещества и одновременно качественно изменять характер атмосферы путем выделения кислорода. Это в свою очередь создало

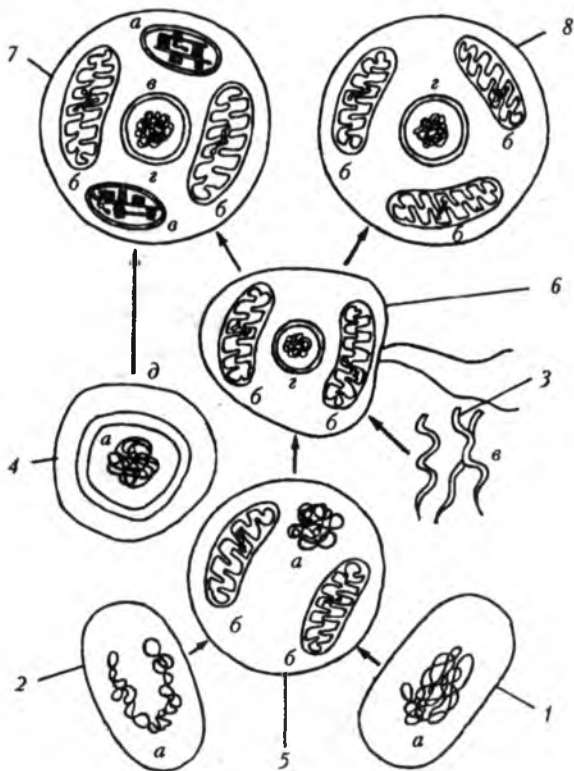


Рис. В.2. Схема симбиотического происхождения эукариотических клеток:

1—4 — гетеротрофная анаэробная, аэробная, подвижная спиралевидная и автотрофная клетки прокариот соответственно;
 5 — гетеротрофная прокариотическая клетка с митохондриями;
 6 — эукариотическая подвижная клетка; 7, 8 — клетки растения и животного соответственно; а — кольцевые молекулы ДНК в клетках прокариот, внутри митохондрий и пластид;
 б — митохондрии; в — пластиды; з — ядро

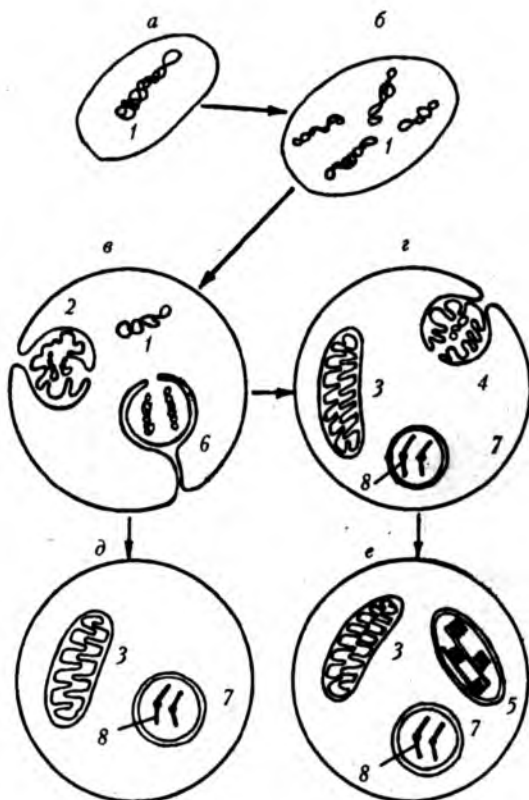


Рис. В.3. Происхождение эукариотических клеток и их органелл путем впячивания клеточной мембраны:

a – проклетка; *б* – клетка гипотетических прокариот; *в, з* – клетки на стадии формирования митохондрий, ядра и пластид соответственно; *д, е* – клетки животных и растений; 1 – кольцевая ДНК прокариот; 2 – митохондриальное впячивание; 3 – митохондрии; 4 – пластидное впячивание; 5 – хлоропласты; 6 – ядерное впячивание; 7 – ядро; 8 – хромосомы

предпосылки для возникновения аэробного дыхания, которое почти в 20 раз энергетически эффективнее анаэробного (бескислородного) расщепления органических веществ.

7. Возникновение эукариотической клетки. В результате дивергентной эволюции из примитивных проклеток возникло несколько типов довольно сильно различающихся клеток: 1) сравнительно крупные анаэробные гетеротрофные, 2) мелкие автотрофные фотосинтезирующие, 3) мелкие гетеротрофные

аэробные, 4) длинные спирально и штопорообразно извитые клетки и многие другие их типы (рис. В.2).

Американский цитолог Л.Маргелис возродила забытые представления о симбиозе как пути формирования растительной и животной клетки, выдвинутые русским ученым А.С.Фаминцыным. Согласно этим представлениям, три основных клеточных компонента (митохондрии, пластиды и базальные тельца ресничек и жгутиков) были когда-то свободноживущими прокариотическими клетками. Органеллами они стали в процессе симбиоза. Митохондрии — результат симбиоза крупных гетеротрофных анаэробных клеток с аэробными. Такие гетеротрофные аэробные клетки превратились в автотрофные благодаря симбиозу с мелкими автотрофными клетками типа коккоидных цианобактерий, которые превратились в хлоропласты. Эти примитивные предки как растительных, так и животных клеток, вступая в симбиоз с клетками типа бактерий — спирохет, приобретали жгутики, базальные гранулы которых в перспективе могли дать начало клеточному центру.

Современные представления о симбиотическом происхождении клетки приобрели много сторонников. Однако аргументы в пользу гипотезы симбиоза и одной из главнейших альтернативных ей гипотез — о внутриклеточном филогенезе всех органелл и компонентов клетки путем впячиваний мембран практически равноценны. Поэтому отдавать предпочтение той или иной гипотезе, по-видимому, преждевременно. Возможно, в ходе эволюционного процесса имел место как тот, так и другой механизм. Процесс образования ядерной оболочки и, следовательно, возникновения эукариотической клетки представлен на рис. В.3.

Эволюция эукариотической клетки шла по двум направлениям — одно- и многоклеточности. У одноклеточных организмов (например, у инфузории-туфельки) происходила специализация отдельных участков клетки для выполнения различных функций. В связи с приобретением клетками в ходе эволюционного процесса свойства адгезии, т.е. способности двух разделившихся клеток не распадаться, а оставаться вместе, первоначально появились агрегации (скопления) клеток, а затем колониальные формы, например вольвокс, и, наконец, многоклеточные, у которых возникла возможность дифференцировки клеток по строению и выполняемым функциям организма (питание, движение, размножение и др.). Это привело к формированию тканей, органов и их систем.

Раздел 1. ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Глава 1. УЧЕНИЕ О КЛЕТКЕ

1.1. Клетка — структурная и функциональная единица жизни

Все живые организмы состоят из клеток, которые отличаются по размеру, форме, происхождению и функциям. Чаще всего встречаются клетки размером 10—100 мкм (1 мкм = 0,001 мм), реже — 1—10 мм и очень редко — 10—20 см (яйцеклетки страусов, пингвинов, гусей) и даже 1 м и более (нервные клетки). По форме различают округлые, овальные, многогранные, звездчатые, дискообразные и другие клетки.

По количеству клеток организмы делятся на одно- и многоклеточные. *Одноклеточные организмы* состоят из одной клетки, которая обладает всеми свойствами живой системы: она осуществляет обмен веществ и энергии, размножается и передает по наследству свои признаки, реагирует на действие внешних раздражителей, способна к движению. Она является наименьшей структурной и функциональной единицей живого. Примерами одноклеточных организмов являются бактерии, грибы (дрожжи, мукор), амеба, инфузория и многие водоросли (хламидомонада, хлорелла).

Многоклеточные организмы включают огромное количество клеток, которые выполняют разные функции и на этой основе объединяются в ткани (например, нервные и мышечные у животных или образовательные, покровные и основные ткани у растений). Комплексы тканей в свою очередь образуют органы. Будучи связанными функционально, органы образуют организм. В большинстве случаев в результате такой специализации отдельные клетки не могут существовать вне организма.

История создания клеточной теории. Открытие клетки принадлежит английскому ученому Р. Гуку, который в 1665 г. в сконструированном им микроскопе впервые рассматривал тонкий срез пробки. На срезе четко просматривалась структура, похожая на пчелиные соты, построенные из ячеек. Элементы тонкого слоя пробки Р. Гук назвал латинскими словом "cellula", что означает ячейка, или клетка.

Значительный вклад в изучение клетки внес А. Левенгук, открывший в 1674 г. одноклеточные организмы, в том

числе бактерии. В 1831 г. английский ботаник Р. Броун обнаружил в клетках ядро. Это открытие послужило важной предпосылкой для установления сходства между клетками растений и животных.

В 1838 — 1839 гг. немецкие ученые ботаник М. Шлейден и зоолог Т. Шванн обобщили имевшиеся знания о клетке в единую теорию, утверждавшую, что *клетки, содержащие ядра, представляют собой структурную и функциональную основу всех живых существ.*

Клеточная теория получила дальнейшее развитие в трудах немецкого ученого Р. Вирхова, внесшего в 1858 г. существенное дополнение: *клетка может возникнуть только из предшествующей клетки в результате ее деления.* Кроме того, русский ученый К. Бэр открыл яйцеклетку млекопитающих и установил, что *все многоклеточные организмы начинают свое развитие из одной клетки.* Это открытие показало, что клетка — не только единица строения, но и единица развития всех живых организмов.

Идея о том, что все организмы построены из клеток, стала одним из наиболее важных теоретических достижений в истории биологии, поскольку создала единую основу для изучения всех живых существ. На клеточном уровне даже наиболее отдаленные виды весьма схожи по строению и биохимическим свойствам, что указывает на общность их происхождения и эволюционного развития.

Дальнейшие успехи науки о клетке связаны с усовершенствованием приборов и развитием физических и химических методов исследования. Комплексное использование электронного микроскопирования и микрохимических методов анализа позволило в мельчайших деталях изучить строение и химический состав всех структурных компонентов клетки — ядра, митохондрий, хлоропластов, рибосом и др. Кроме того, это дало возможность доказать неразрывную связь между структурой клетки и ее функцией.

С самого начала развития представлений о клеточном строении возникал вопрос о соотношении клетки и целого организма. С одной стороны, предполагалось, что жизнедеятельность организма представляет собой сумму функционирующих клеток, с другой — утверждалось, что их существование является качественно отличным и обусловлено “жизненной силой”. Благодаря открытию митотического деления и молекулярной биологии сформировались современные представления о структуре и функциях клетки, о клеточном уровне в иерархии живой природы.

Современная клеточная теория включает следующие положения: 1) клетка как элементарная живая структура, способная к самообновлению, саморегуляции и самовоспроизведению, лежит в основе строения и развития всех живых организмов; 2) клеткам присуще мембранное строение; 3) размножение клеток происходит путем их деления, и каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки; 4) у всех организмов клетки построены по единому принципу, сходны по химическому составу и характеру химических реакций, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ.

Цитология бурно развивается и в наши дни, благодаря чему мы имеем достаточно точные представления о химическом составе, строении и функциях всех частей тела клетки.

1.2. Химический состав клетки

Структурная и функциональная организация живой клетки немыслима без постоянно протекающих в ней многочисленных химических реакций, в которых участвуют десятки элементов и сотни простых и сложных соединений.

По химическому составу клетки различных организмов могут заметно отличаться друг от друга, но элементы, входящие в их состав, одинаковы. В клетках обнаружено более 20 элементов периодической таблицы Д.И. Менделеева, встречающихся и в неживой природе. Это указывает на тесную связь и единство живой и неживой природы.

В наибольшем количестве в клетках живых организмов находятся кислород, углерод, водород и азот, причем относительное содержание этих элементов в живом веществе гораздо выше, чем в земной коре. На их долю приходится почти 98 % массы клеток. Жизненно необходимыми являются также кальций, фосфор, хлор, калий, сера, натрий, магний, железо. В сумме они составляют немногим более 1 %.

Все остальные химические элементы (медь, цинк, кобальт, марганец, бром, йод, фтор и др.) содержатся в исключительно малых количествах (менее 0,01 %).

Химические элементы входят в состав неорганических (вода, минеральные соли) и органических (белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты, витамины и др.) веществ. Органические вещества характерны только для живых организмов, в то время как неорганические существуют и в неживой природе.

Относительный состав клетки следующий: вода — 70—80%; неорганические ионы — 1; белки — 10—20; нуклеиновые кислоты — 1—6; липиды — 1—5; углеводы — 0,2—2%.

Неорганические вещества. В количественном отношении первое место среди химических соединений любой клетки занимает *вода*. Ее содержание колеблется в зависимости от условий внешней среды, типа клеток и их функционального состояния. Так, в клетках костной ткани содержится не более 20 % воды, жировой ткани — около 40, в мышечных клетках — 76, клетках развивающегося зародыша — более 90 %. По мере старения организма количество воды в клетках заметно снижается. Отсюда следует, что чем выше функциональная активность клеток и организма в целом, тем больше содержание в них воды и наоборот.

Наличие воды — обязательное условие жизненной активности клетки. Она составляет основную часть цитоплазмы, поддерживает ее структуру и устойчивость входящих в ее состав коллоидов.

Роль воды в клетке определяется ее химическими и физическими свойствами. Эти свойства связаны с малыми размерами молекул воды, их полярностью и способностью соединяться друг с другом водородными связями. Благодаря этим свойствам вода является хорошим растворителем многих минеральных и органических веществ, газов и т.д. Этим объясняется также высокая удельная теплоемкость и теплопроводность воды, что делает ее идеальной средой для поддержания оптимального теплового режима организма. В частности, высокая теплопроводность воды обеспечивает равномерное распределение тепла по всему организму. В результате устраняется риск возникновения локальных "горячих точек", которые могли бы послужить причиной повреждения клеток.

Вода является основной средой, где протекают биохимические реакции. Все реакции гидролиза, а также многочисленные окислительно-восстановительные реакции возможны только при непосредственном участии в них воды.

Исключительно высокое поверхностное натяжение воды имеет очень важное значение для адсорбционных процессов, для передвижения растворов по тканям (кровообращение, восходящий и нисходящий токи по растению и т.д.).

Вода используется в качестве источника кислорода и водорода, выделяемых в световую фазу фотосинтеза.

К числу важных в физиологическом отношении свойств воды относится ее способность растворять газы (O_2 , CO_2 и

др.). Кроме того, вода как растворитель принимает участие в явлениях осмоса, играющего важную роль в жизнедеятельности клетки и организма (см. §1.4).

Неорганические соединения клетки чаще всего находятся в виде солей, диссоциированных в растворе на ионы, реже в твердом состоянии (карбонат и фосфат кальция костной ткани, известковые или кремниевые панцири губок, раковин моллюсков, многих диатомовых и красных водорослей).

Наиболее важны для клетки катионы K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} и анионы HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, Cl^- , HCO_3^- .

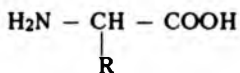
От концентрации ионов внутри клетки зависят ее буферные свойства, т.е. способность клетки сохранять реакцию своего содержимого на постоянном уровне, хотя в процессе жизнедеятельности непрерывно образуются ионы водорода, кислоты и щелочи. Роль буфера играют анионы слабых кислот (HCO_3^- , HPO_4^{2-}) и слабые кислоты (H_2CO_3), которые связывают и отдают ионы водорода, благодаря чему реакция внутри клетки не меняется и остается слабощелочной, почти нейтральной.

Ряд важных функций выполняют в живых организмах неорганические кислоты и их соли. Например, клетки желудка образуют значительное количество соляной кислоты, которая в составе желудочного сока участвует в подготовке и в самом процессе переваривания пищи.

Органические вещества. К ним относятся прежде всего белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и АТФ, а также различные витамины, гормоны, пигменты, алкалоиды, органические кислоты и многие другие соединения.

Среди органических веществ клетки первостепенное значение имеют *белки (протеины)*. На их долю приходится 50—80 % сухой массы клетки. По своей химической природе белки — это сложные органические соединения (биополимеры), состоящие из углерода, водорода, кислорода и азота. В некоторых белках содержится еще и сера. Мономерами белков являются аминокислоты.

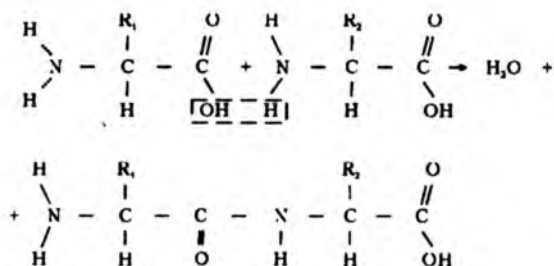
Аминокислоты — низкомолекулярные соединения, в состав которых входят одна или две аминогруппы (NH_2) и одна или две карбоксильные группы ($COOH$), обладающие щелочными и кислотными свойствами соответственно. Этим объясняются амфотерные свойства аминокислот, благодаря чему в клетке они играют роль буферных соединений. Общая формула аминокислот имеет вид



Часть молекулы, обозначенная буквой R, называется радикалом и у различных аминокислот имеет различное строение, т.е. аминокислоты различаются только радикалами. В природных белках содержится 20 различных аминокислот. Кроме входящих в структуру белков известно еще более 150 аминокислот, которые встречаются в отдельных пептидах, гормонах, антибиотиках или находятся в свободном состоянии.

У растений все необходимые аминокислоты синтезируются из простейших соединений CO₂, воды и аммиака. Однако человек и многие животные утратили способность синтезировать ряд белковых аминокислот, которые стали для них незаменимыми в питании: они обязательно должны поступать с пищей или кормом, т.е. в готовом виде. К ним относятся лизин, валин, лейцин, изолейцин, треонин, фенилаланин, триптофан, метионин.

Наиболее характерное свойство аминокислот — способность их молекул соединяться между собой прочными *пептидными связями* (—CO—NH—), которые возникают вследствие взаимодействия аминогруппы одной аминокислоты с карбоксильной группой другой с выделением молекулы воды:



Дальнейшее соединение аминокислот с помощью пептидных связей приводит к образованию полипептидной цепочки — *первичной структуры* белка. Таким образом, молекула белка является полипептидом, в состав которой входит от 50 до нескольких тысяч аминокислот с молекулярной массой свыше 10 тысяч и диаметром молекулы от 5 до 10 нм (1 нм=0,001 мкм).

Все химические, морфологические и функциональные свойства клеток зависят от содержания в них специфиче-

ских белков. *Специфичность белков* определяется набором аминокислот, их количеством и последовательностью расположения в полипептидной цепи. Замена одной-единственной аминокислоты в составе молекулы белка или изменение последовательности их расположения приводит к изменению его функции. Этим достигается огромное разнообразие первичной структуры белковой молекулы. Поэтому неудивительно, что живой организм может использовать для выполнения каждой своей функции особый вид белка и его возможности в этом отношении неограниченны. Например, в организме человека встречается 5 млн различных белков, а в клетке бактерии — около 3 тыс. Следовательно, огромное многообразие живых существ определяется различиями в составе имеющих у них белков.

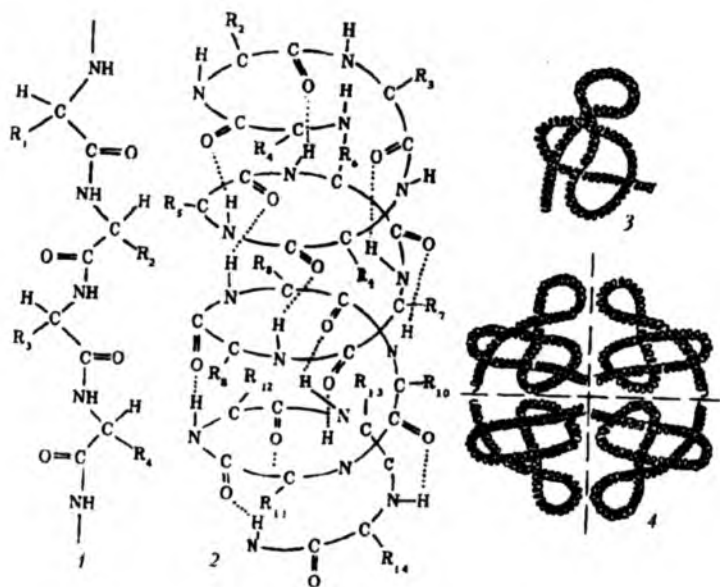


Рис. 1.1. Уровни структурной организации белковой молекулы:
 1 — первичная; 2 — вторичная; 3 — третичная
 и 4 — четвертичная структуры

Свойства белка определяются также пространственным расположением полипептидных цепочек. В живой клетке полипептидные цепочки сложены или согнуты так, что они приобретают вторичную и третичную структуры (рис. 1.1).

Вторичная структура представляет собой спирально закрученную белковую цепочку. Витки спирали удерживаются водородными связями, которые образуются между СО— и NH— группами, расположенными на соседних витках.

В результате дальнейшей укладки спирали возникает специфичная для каждого белка конфигурация, называемая *третичной структурой*. Она стабилизируется за счет связей между белковыми радикалами аминокислотных остатков — ковалентными дисульфидными связями (—S—S— связи) между остатками цистеина, а также водородными, ионными и гидрофобными взаимодействиями. Последние возникают между радикалами гидрофобных аминокислот.

Сохранение определенной формы молекулы обеспечивает такое взаимное расположение групп атомов, которое необходимо для проявления каталитической активности белка, его гормональных функций и др. Поэтому устойчивость глобул — не случайное свойство, а одно из важнейших средств стабилизации организма.

Биологическую активность белок проявляет только в виде третичной структуры, поэтому замена даже одной аминокислоты в полипептидной цепочке может привести к изменению конфигурации белка, снижению или утрате его биологической активности.

В некоторых случаях две, три, четыре и более белковые молекулы с третичной организацией объединяются в один комплекс. Подобные агрегаты представляют собой *четвертичную структуру белка*. Пример такого сложного белка — гемоглобин, состоящий из четырех субъединиц и небелковой части — гема. Только в такой форме он способен выполнять свою функцию. В четвертичной структуре белковые субъединицы химически не связаны друг с другом, однако вся структура достаточно прочна за счет действия слабых межмолекулярных сил.

По строению белки делятся на *простые* и *сложные*. В состав простых белков входят только аминокислоты, а сложные кроме аминокислот могут включать нуклеиновые кислоты (нуклеопротеины), липиды (липопротеины), углеводы (гликопротеины), окрашенные химические соединения (хромопротеины) и др.

Под влиянием различных химических и физических факторов (обработка спиртом, ацетоном, кислотами, щелочами, высокой температурой, облучением, высоким давлением и т. д.) происходит изменение вторичной, третичной и

четвертичной структуры белка. Процесс нарушения нативной (естественной) структуры белка называется *денатурацией*. При этом наблюдаются уменьшение растворимости белка, изменение формы и размеров молекул, потеря ферментативной активности и т.д.

Процесс денатурации обратим, т.е. возвращение нормальных условий среды сопровождается самопроизвольным восстановлением прежней естественной структуры белка. Такой процесс называется *ренатурацией*. Отсюда следует, что все особенности строения макромолекулы белка определяются его первичной структурой.

Функции белков в клетке чрезвычайно многообразны. Они в значительной мере обусловлены сложностью и разнообразием форм и состава самих белков. Одной из важнейших функций белковых молекул является структурная (строительная). Белки входят в состав всех клеточных мембран и органелл клетки. Преимущественно из белка состоят стенки кровеносных сосудов, хрящи, сухожилия у высших животных.

Двигательная функция обеспечивается особыми сократительными белками, которые обуславливают движение ресничек, жгутиков, сокращение мускулатуры, перемещение хромосом при делении клетки, движение органов растений и т.д.

Велика роль белков в транспорте веществ в организме. Они связывают и переносят с током крови многие химические соединения. К ним относится прежде всего гемоглобин, переносящий кислород из легких к клеткам других тканей и органов. В мышцах эту функцию берет на себя белок миоглобин. Белки сыворотки крови способствуют переносу липидов и жирных кислот, различных биологически активных веществ.

Белки выполняют и защитную функцию. В клетке в ответ на проникновение в нее чужеродных веществ (антигенов) вырабатываются антитела — особые белки-иммуноглобулины, которые нейтрализуют чужеродные вещества и осуществляют иммунологическую защиту.

Белкам присуща также сигнальная функция. В поверхностную мембрану клетки встроены молекулы белков, способных изменять свою третичную структуру в ответ на действие факторов внешней среды. Так происходят прием сигналов из внешней среды и передача команд в клетку.

Регуляторная функция принадлежит белкам-гормонам, которые оказывают влияние на обмен веществ. Гормоны поддерживают постоянные концентрации веществ в крови

и клетках, участвуют в росте, размножении и других жизненно важных процессах. Одним из наиболее известных белков-гормонов является инсулин, который снижает содержание сахара в крови путем повышения проницаемости клеточных мембран для глюкозы, т.е. способствует ее переходу из крови в клетку. При недостатке инсулина содержание сахара в крови увеличивается, сахар выделяется с мочой — развивается сахарный диабет.

Для некоторых белков характерна токсическая функция. Токсические белки обнаружены в яде змей, насекомых, в грибах, растениях, у микроорганизмов.

Белки являются также энергетическим материалом. При расщеплении 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж энергии, необходимой для большинства жизненно важных процессов в клетке.

Громадное значение имеет каталитическая функция белков. Известно, что химические реакции в живой клетке протекают при умеренной температуре, нормальном давлении и нейтральной среде. В таких условиях органические реакции синтеза или распада идут в клетке очень медленно, если они не подвергаются воздействию биологических катализаторов белковой природы — *ферментов, или энзимов*.

Катализом называется явление ускорения реакции без изменения ее общего результата, а *катализатором* — вещество, которое способно ускорять эту реакцию. Роль катализаторов, в том числе и ферментов, заключается в снижении энергии активации, т.е. в присутствии катализатора требуется меньше энергии для придания реакционной способности молекулам, вступающим в реакцию.

Все процессы в живом организме осуществляются с помощью ферментов. При их участии составные компоненты пищи (белки, углеводы, липиды и др.) расщепляются до более простых соединений, из которых затем в организме синтезируются новые макромолекулы, свойственные данному виду. Поэтому нарушение деятельности ферментов ведет к возникновению тяжелых болезней.

Ферментативный катализ подчиняется тем же общим законам, что и неферментативный катализ в химической промышленности. Однако биологический катализ отличается необычайно высокой степенью *специфичности* (фермент катализирует только одну реакцию или действует на один тип связи), что позволяет осуществлять тонкую регуляцию всех процессов, протекающих в клетке. Например,

фермент уреаза катализирует расщепление лишь одного вещества — мочевины ($\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{NH}_2 + \text{H}_2\text{O}$ уреаза $2 \text{NH}_3 + \text{CO}_2$), не оказывая каталитического действия на родственно построенные соединения.

Чтобы понять механизм действия ферментов, обладающих высокой специфичностью, следует рассмотреть теорию *активного центра*. Согласно этой теории, в молекуле фермента имеется один или более участков, в которых происходит катализ за счет тесного (во многих точках) контакта между молекулами фермента и специфического вещества (субстрата).

Активным центром выступает или функциональная группа, или отдельная аминокислота. Обычно же для каталитического действия необходимо несколько аминокислотных остатков (в среднем от 3 до 12), расположенных в определенном порядке. Активный центр также может формироваться металлами, витаминами и другими соединениями небелковой природы — *коферментами*, связанными с ферментом. Причем форма и химическое строение активного центра таковы, что с ним могут связываться только определенные субстраты в силу их идеального соответствия друг другу (рис. 1.2).

Роль остальных аминокислотных остатков в крупной молекуле фермента состоит в том, чтобы обеспечить его молекуле соответствующую глобулярную форму, которая нужна для эффективной работы активного центра. Кроме того, вокруг крупной молекулы фермента возникает сильное электрическое поле. В таком поле становится возможной ориентация молекул субстрата и приобретение ими асимметричной формы. Это приводит к ослаблению химических связей и катализируемая реакция происходит с меньшей начальной затратой энергии, а следовательно, и с большей скоростью. Например, одна молекула фермента каталазы может расщепить за 1 мин более 5 млн молекул

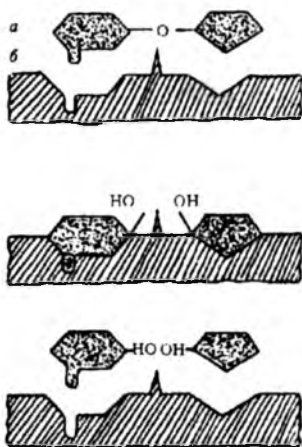


Рис. 1.2. Активный центр фермента:

а — молекула сахарозы;
б — поверхность фермента

пероксида водорода (H_2O_2), который возникает при окислении в организме различных соединений.

У некоторых ферментов в присутствии субстрата конфигурация активного центра претерпевает изменения, т.е. фермент ориентирует свои функциональные группы таким образом, чтобы обеспечить наибольшую каталитическую активность. Молекулы субстрата, присоединяясь к ферменту, тоже в определенных пределах изменяют свою конфигурацию для увеличения реакционности функциональных групп центра.

Эти представления о фермент-субстратном взаимодействии отличаются от ранее принятой теории, согласно которой считалось, что молекула субстрата точно (жестко) соответствует активному центру фермента и подходит к нему, как ключ к замку.

Фермент-субстратный комплекс после химической реакции распадается с образованием конечных продуктов и свободного фермента. Освободившийся при этом активный центр может принимать новые молекулы субстрата.

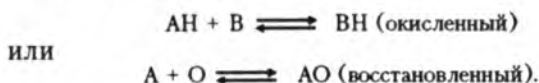
Скорость ферментативных реакций зависит от многих факторов: природы и концентрации фермента и субстрата, температуры, давления, кислотности среды, наличия ингибиторов и т.д. Например, при температурах, близких к $0^\circ C$, скорость биохимических реакций замедляется до минимума. Это свойство широко используется в различных отраслях народного хозяйства, особенно в сельском хозяйстве и медицине. В частности, консервация различных органов (почки, печень и др.) перед их пересадкой больному происходит при охлаждении, чтобы снизить интенсивность биохимических реакций и тем самым продлить время жизни органов.

Сейчас известно около двух тысяч ферментов, большая часть из которых связана с определенными клеточными структурами (ядро, митохондрии, пластиды, лизосомы и др.), где и осуществляется их функция.

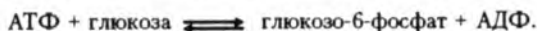
Международный биохимический съезд (Москва, 1961) утвердил классификацию ферментов, в основу которой положен тип реакции, катализируемой данным ферментом. В названии фермента обязательно присутствует название субстрата, на который воздействует данный фермент, и окончание "-аза". Например, целлюлаза катализирует гидролиз целлюлозы до моносахаридов, а протеаза гидролизует белки до аминокислот.

По этому принципу все ферменты были разделены на шесть классов.

1. Оксидоредуктазы катализируют окислительно-восстановительные реакции, осуществляя перенос атомов Н и О или электронов от одного вещества к другому, окисляя при этом первый и восстанавливая второй. Эта группа ферментов участвует во всех процессах биологического окисления, например в дыхании:



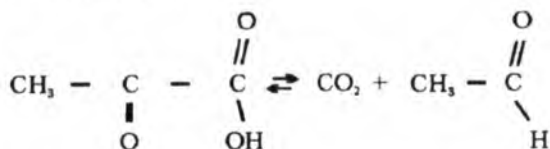
2. Трансферазы катализируют перенос группы атомов (метильной, ацильной, фосфатной или аминокруппы) от одного соединения к другому. Например, под действием фосфотрансфераз происходит перенос остатков фосфорной кислоты от АТФ на глюкозу или фруктозу:



3. Гидролазы ускоряют реакции расщепления сложных органических веществ на более простые путем присоединения молекул воды в месте разрыва химической связи. Подобное расщепление называется гидролизом, а соответствующие ферменты поэтому называются гидролазами. К ним относится амилаза (гидролизует крахмал), липаза (расщепляет жиры) и др.:



4. Лиазы катализируют негидролитическое присоединение к субстрату или отщепление от него группы атомов. При этом могут разрываться связи С—С, С—N, С—О или С—S. Примером может служить отщепление карбоксильной группы декарбоксилазой:



5. Изомеразы осуществляют внутримолекулярные перестройки, т.е. катализируют превращение одного изомера в другой:



6. Лигазы (синтетазы) катализируют реакции соединения двух молекул с образованием новых связей С — О, С — S, С — N или С — С, используя энергию АТФ. К лигазам, например, относится группа ферментов, катализирующих присоединение остатков аминокислот к транспортной РНК (тРНК). Эти синтетазы играют важную роль в процессе биосинтеза белков (см. §1.4). Примером такой синтетазы может служить фермент лейцин-тРНК-синтетаза, под действием которого образуется комплекс лейцин-тРНК:



Углеводы (сахариды) представляют собой первичные продукты фотосинтеза и исходные продукты биосинтеза других веществ в растениях (органические кислоты, аминокислоты). Они содержатся в клетках всех живых организмов. В животной клетке содержание углеводов колеблется в пределах 1—2 %, а в растительной их содержание в некоторых случаях достигает 85—90 % от массы сухого вещества.

Углеводы состоят из углерода, водорода и кислорода, причем у большинства углеводов водород и кислород содержатся в таком же соотношении, как и в воде (отсюда их название — углеводы). Таковы, например, глюкоза ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) и сахароза ($\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$).

Углеводы делятся на простые (моносахариды) и сложные (полисахариды). Среди моносахаридов по числу углеродных атомов различают триозы, тетрозы, пентозы, гексозы и т.д. В природе наиболее распространены пентозы (рибоза, дезоксирибоза, рибулоза) и гексозы (глюкоза, фруктоза, галактоза). Рибоза и дезоксирибоза играют важную роль в качестве составных частей нуклеиновых кислот и АТФ. Глюкоза в клетке служит универсальным источником энергии. С превращением моносахаридов связано не только обеспечение клетки энергией, но и обезвреживание и выведение из организма ядовитых веществ, проникающих извне или образующихся в процессе обмена веществ, например при распаде белков.

Полисахариды образуются путем соединения многих моносахаридов, таких как глюкоза, галактоза, манноза, арабиноза или ксилоза. Так, соединяясь между собой с выделением молекулы воды, две молекулы моносахаридов образуют молекулу дисахарида. Типичными представителями этой группы веществ являются сахароза (тростниковый сахар), мальтоза (солодовый сахар), лактоза (молоч-

ный сахар). Дисахариды по своим свойствам близки к моносахаридам. Например, и те, и другие хорошо растворимы в воде и имеют сладкий вкус.

С увеличением количества мономеров растворимость полисахаридов уменьшается, исчезает сладкий вкус. К числу полисахаридов принадлежат крахмал, гликоген, целлюлоза, пектиновые вещества и др.

В клетках углеводы, особенно полисахариды, играют главным образом роль запасных продуктов и легко мобилизуемых источников энергии (крахмал, гликоген), а также используются в качестве материала, из которого построены клеточные стенки растений, некоторых грибов и животных (целлюлоза, хитин). В частности, в состав клеточной стенки растений входит в среднем 20—40 % целлюлозы.

Большинство полисахаридов животных соединено с белками или липидами. При этом образуются гликопротеины и гликолипиды, выполняющие очень важные функции. Например, гликопротеин гепарин препятствует свертыванию крови в кровеносных сосудах, а также участвует в регулировании обмена липидов и иммунных реакциях организма.

Гликолипиды участвуют в построении клеточных мембран. Особенно богата гликолипидами нервная ткань млекопитающих.

Липиды — обширная группа соединений, которые содержатся во всех живых клетках. Они нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в неполярных органических растворителях (эфир, бензин, бензол, хлороформ и др.).

Липиды отличаются исключительно большим химическим разнообразием, однако все же можно сказать, что настоящие липиды — это сложные эфиры жирных кислот и какого-либо спирта.

Жирные кислоты — это небольшие молекулы с длинной цепью, состоящей из атомов углерода (чаще всего 16 или 18) и водорода, и с карбоксильной группой. Углеводородные хвосты гидрофобны, а карбоксильная группа крайне гидрофильна и легко образует эфиры.

Большинство липидов являются сложными эфирами трехатомного спирта глицерола и трех остатков жирных кислот. Такие соединения называются триацилглицеролами или триглицеридами.

Среди соединений этой группы различают жиры и масла в зависимости от того, остаются ли они твердыми при комнатной температуре (жиры) или находятся в жидком

состоянии (масла). Важнейшими группами липидов являются также стероиды (желчные кислоты, холестерол, половые гормоны, витамин D и др.), терпены (ростовые вещества растений, гиббереллины, каротиноиды, витамин K), воска, фосфо- и гликолипиды, липопротеины.

Липиды играют важную роль как источник энергии. При окислении они дают более чем в 2 раза больше энергии, чем углеводы и белки. Это связано с тем, что в липидах по сравнению с углеводами и белками больше водорода и совсем мало кислорода.

Нерастворимость в воде делает липиды важнейшими структурными компонентами клеточных мембран. Благодаря низкой теплопроводности липиды выполняют защитные функции, т.е. служат для теплоизоляции организмов. Например, у многих позвоночных животных хорошо выражен подкожный жировой слой, что позволяет им жить в условиях холодного климата, а у китов он играет еще и другую роль — способствует плавучести.

Следует отметить также значение жира как источника воды. При окислении 100 г жира образуется примерно 105 г воды. Эта метаболическая вода очень важна для некоторых обитателей пустыни, в частности для верблюда, способного обходиться в течение 10—12 дней без воды; жир, запасенный в его горбу, используется именно для этой цели. Необходимую для жизнедеятельности воду медведи, сурки и другие животные в спячке также получают в результате окисления жира.

Нуклеиновые кислоты — макромолекулы с молекулярной массой от 10 000 до нескольких миллионов — открыты в 1869 г. швейцарским химиком Ф.Мишером в ядрах лейкоцитов, входящих в состав гноя. Впоследствии нуклеиновые кислоты были обнаружены во всех растительных и животных клетках, вирусах, бактериях и грибах.

Различают два типа нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновые (сокращенно ДНК) и рибонуклеиновые (РНК). Различие в названиях объясняется тем, что молекула ДНК содержит 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. Они являются исключительно важными элементами клетки, обеспечивающими хранение и передачу генетической (наследственной) информации в живых организмах. ДНК находится преимущественно в хромосомах клеточного ядра (99 % всей ДНК

клетки), а также в митохондриях и хлоропластах. РНК входит в состав ядрышек, рибосом, митохондрий, пластид и цитоплазмы.

Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепочек, спирально закрученных одна относительно другой (рис. 1.3). Структурными компонентами (мономерами) каждой такой цепочки служат нуклеотиды. Количество нуклеотидов в молекуле нуклеиновых кислот бывает разным — от 80 в молекулах тРНК до нескольких десятков тысяч в ДНК. В состав любого нуклеотида входят одно из четырех азотистых соединений (аденин, гуанин, тимин или цитозин), пентозный сахар дезоксирибоза ($C_5H_{10}O_4$) и остаток фосфорной кислоты.

Нуклеотиды различаются только по азотистым основаниям, между которыми существует близкая родственная

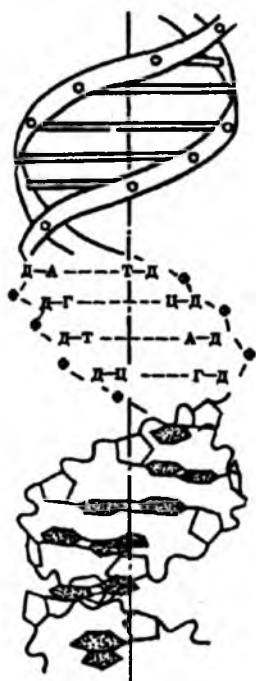


Рис. 1.3. Способы изображения двойной спирали ДНК

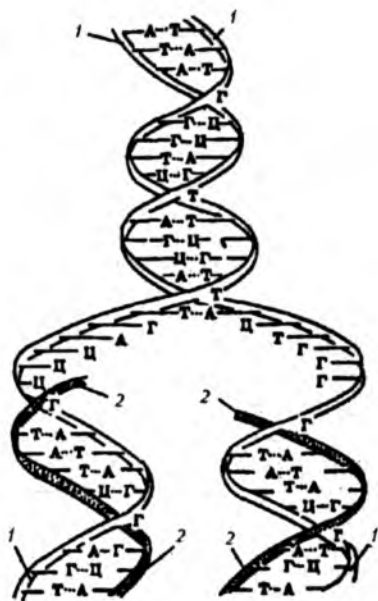


Рис. 1.4. Репликация ДНК:
1,2 — старая и новая цепи соответственно

связь. Цитозин и тимин называются пиримидиновыми, а аденин и гуанин — пуриновыми основаниями.

В полинуклеотидной цепочке соседние нуклеотиды связаны между собой ковалентными связями ($-P-O-$), которые образуются между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты другого нуклеотида. В молекуле ДНК всего четыре разных нуклеотида, но благодаря различной последовательности их расположения в длинной цепочке достигается огромное разнообразие молекул ДНК.

Объединяются две цепи в единую молекулу ДНК при помощи водородных связей, возникающих между азотистыми основаниями нуклеотидов разных цепей. При этом аденин (А) соединяется только с тимином (Т), а гуанин (Г) — с цитозином (Ц). В результате у всякого организма число адениновых нуклеотидов равно числу тиминовых, а число гуаниновых — числу цитозиновых. Эта закономерность получила название "правило Чаргаффа". Благодаря этому свойству последовательность нуклеотидов в одной цепочке определяет их последовательность в другой, т. е. цепи ДНК являются как бы зеркальным отражением одна другой (см. рис. 1.3). Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов называется *комплементарностью*. Это свойство лежит в основе образования новых молекул ДНК на базе исходной молекулы.

Таким образом, двойная спираль молекулы ДНК стабилизирована многочисленными водородными связями (между А и Т образуются две, а между Г и Ц — три таких связи) и гидрофобными взаимодействиями. Диаметр спирали — 2 нм, шаг — 3,4 нм; каждый виток содержит 10 пар нуклеотидов.

Перед каждым клеточным делением при абсолютно точном соблюдении нуклеотидной последовательности происходит *самоудвоение (репликация) молекулы ДНК*. Репликация начинается с того, что двойная спираль ДНК временно раскручивается. Это происходит под действием фермента ДНК-полимеразы в среде, в которой содержатся свободные нуклеотиды. Каждая одинарная цепь по принципу комплементарности (А к Т, Г к Ц) притягивает к своим нуклеотидным остаткам и закрепляет водородными связями свободные нуклеотиды, находящиеся в клетке. Таким образом, каждая полинуклеотидная цепочка выполняет роль матрицы для новой комплементарной цепочки. В результате получают две молекулы ДНК, у каждой из которых одна половина происходит от родительской молекулы, а другая является вновь синтезированной. Причем новые

цепи синтезируются сначала в виде коротких фрагментов, которые затем сшиваются в длинные цепи специальным ферментом. В результате репликации две новые молекулы ДНК представляют собой точную копию исходной молекулы (рис. 1.4). Этот процесс лежит в основе передачи наследственной информации, которая осуществляется на двух уровнях: клеточном и организменном.

Самая важная особенность репликации ДНК — ее высокая точность, которая обеспечивается специальным комплексом белков — "репликативной машиной". Эта "машина" выполняет три функции: 1) выбирает нуклеотиды, способные образовывать комплементарную пару с нуклеотидами родительской матричной цепи; 2) катализирует образование ковалентной связи между каждым новым нуклеотидом и концом растущей цепи; 3) корректирует цепь, удаляя неправильно включившиеся нуклеотиды. Число ошибок "репликативной машины" составляет ничтожную величину: менее одной на 10^9 нуклеотидов.

Молекулы РНК состоят из одной полинуклеотидной цепочки, которая синтезируется на молекуле ДНК и является комплементарной копией участка одной из цепочек ДНК, только вместо тимина в РНК входит похожее по своим свойствам азотистое основание урацил (У). Кроме того, во всех нуклеотидах молекулы РНК находится не дезоксирибоза, а рибоза.

Существуют разные типы РНК, различающиеся по величине молекул, структуре, расположению в клетке и функциям. Низкомолекулярные тРНК составляют примерно 10 % от всей клеточной РНК. При реализации генетической информации каждая тРНК присоединяет и переносит определенную аминокислоту к рибосомам — месту синтеза белка. Следовательно, существует больше двадцати различных тРНК, которые различаются по своей первичной структуре (последовательностью нуклеотидов).

Рибосомные РНК (рРНК) составляют до 85 % всей РНК клетки. Они входят в состав рибосом и выполняют структурную функцию. Кроме того, рРНК участвуют в формировании активного центра рибосомы, где происходит образование пептидных связей между молекулами аминокислот в процессе биосинтеза белка.

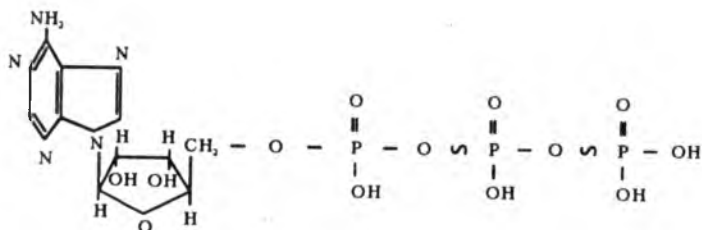
Информационные, или матричные, РНК (иРНК) программируют синтез белков клетки. Несмотря на относительно низкое процентное содержание (около 5 %) в общей массе РНК клетки, иРНК по значению стоят на первом

месте. Они осуществляют непосредственную передачу кода ДНК к месту синтеза белков. При этом каждый белок клетки кодируется специфической иРНК. Это обусловлено тем, что иРНК получают во время своего синтеза часть информации о структуре белка от ДНК в форме скопированной последовательности нуклеотидов и переносят ее на рибосомы, где эта информация реализуется.

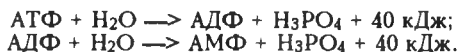
Таким образом, значение всех типов РНК определяется тем, что они представляют собой функционально объединенную систему, направленную на осуществление синтеза в клетке специфических для нее белков.

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) содержится в каждой клетке в растворимой фракции цитоплазмы (гиалоплазме), митохондриях, хлоропластах и ядрах. Она снабжает энергией большинство реакций в клетке.

Молекула АТФ состоит из азотистого основания аденина, сахара рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. Фосфатные группы в молекуле АТФ соединены между собой высокоэнергетическими (макроэргическими) связями (в формуле обозначены символом \sim):



В результате гидролитического отщепления концевой фосфатной группы из АТФ образуется аденозиндифосфорная кислота (АДФ) и высвобождается энергия. При отщеплении второй фосфатной группы получается аденозинмонофосфорная кислота (АМФ):



АТФ образуется из АДФ и неорганического фосфата за счет энергии, высвобождающейся при окислении органических веществ и в процессе фотосинтеза. При этом должно быть затрачено не менее 40 кДж/моль АТФ, которая аккумулируется в ее макроэргических связях.

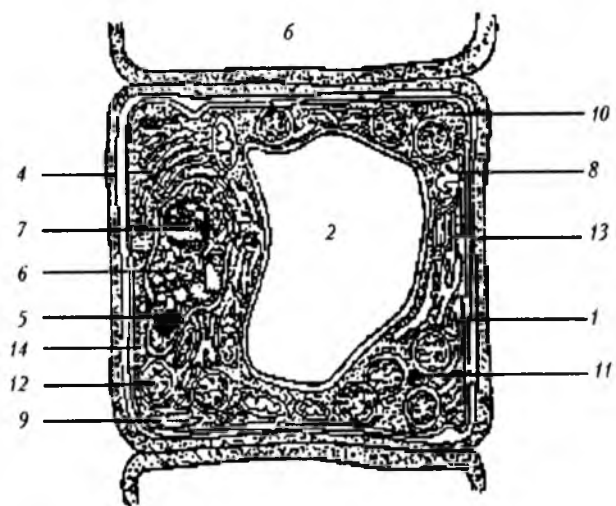
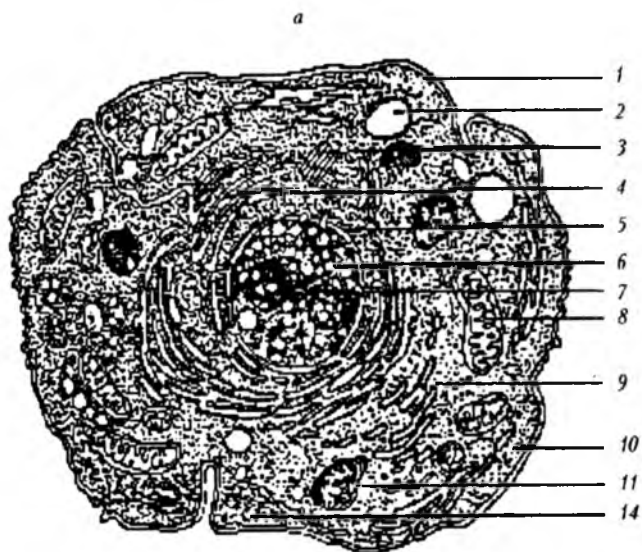


Рис. 1.5. Схема строения клеток животного (а) и растения (б): 1 — плазматическая мембрана; 2 — вакуоль; 3 — клеточный центр; 4 — аппарат Гольджи; 5 — ядерная оболочка; 6 — ядро; 7 — ядрышко; 8 — митохондрии; 9 — эндоплазматическая сеть; 10 — цитоплазма; 11 — лизосома; 12 — хлоропласты; 13 — клеточная стенка; 14 — рибосомы

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

Следовательно, АТФ играет центральную роль в энергетическом обмене клетки. Это значит, что любые виды клеточной активности (движение, биосинтез, деление и др.) совершаются за счет энергии, высвобождаемой при гидролизе АТФ.

1.3. Структурные компоненты клетки

Типичная клетка состоит из плазматической мембраны, цитоплазмы с различными органеллами и ядра (рис. 1.5). Растительные клетки, кроме того, имеют и вакуоли, хорошо оформленную клеточную стенку и пластиды.

Плазматическая мембрана, или плазмалемма. Это наиболее постоянная, основная, универсальная для всех клеток система поверхностного аппарата. Мембрана отделяет внутреннее содержимое клетки — цитоплазму — от окружающей среды и представляет собой тончайшую (6—10 нм) довольно плотную пленку, построенную в основном из упорядоченно расположенных молекул фосфолипидов и белков. Эти молекулы удерживаются вместе с помощью нековалентных взаимодействий.

Внутренний слой мембраны состоит из двух рядов липидов, молекулы которых расположены таким образом, что их неполярные гидрофобные концы находятся в глубине мембраны, а полярные гидрофильные концы обращены к внутренней и внешней среде. Липидный слой не является сплошным. В отдельных местах мембрана пронизывается белковыми молекулами, образуя в них гидрофильные поры, через которые проходят водорастворимые вещества. Другие белковые молекулы находятся на внешней или внутренней поверхности мембраны (рис. 1.6).

На поверхности всех эукариотических клеток имеются углеводы. Они ковалентно присоединены к мембранным белкам (гликопротеины) и в меньшей степени к липидам (гликолипиды). В целом содержание углеводов в плазма-

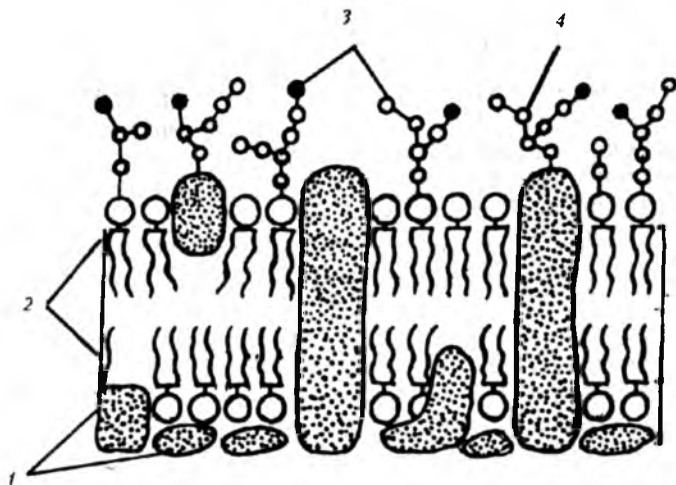


Рис. 1.6. Схема строения плазматической мембраны:
 1 — белки; 2 — слой молекул липидов; 3 — гликолипиды;
 4 — гликопротеины

тических мембранах варьирует от 2 до 10 % по массе. Полисахаридный слой толщиной от 10 до 20 нм, покрывающий сверху плазмалемму животных клеток, получил название *гликокаликса*.

Все клеточные мембраны представляют собой подвижные текучие структуры: большая часть составляющих их молекул белков, липидов, полисахаридов, воды, ионов калия, натрия, кальция и др. способны достаточно быстро перемещаться в плоскости мембраны, изменяя свое расположение в ней. При этом миграция указанных веществ осуществляется как путем диффузии, так и активным путем, идущим с потреблением энергии. Кроме того, мембраны быстро восстанавливаются после их повреждения, а также растягиваются и сжимаются при клеточных движениях. Все это свидетельствует о их динамической природе.

Мембраны разных типов клеток существенно различаются как по химическому составу белков, гликопротеинов и липидов, так и по их относительному содержанию. Следовательно, каждый тип клеток характеризуется индивидуальностью, которая определяется преимущественно гликопротеинами.

Разветвленные цепи гликопротеинов, выступающие из клеточной мембраны, участвуют в распознавании отдель-

ных факторов внешней среды и в реакции клеток на эти факторы. Например, яйцеклетка и сперматозоид узнают друг друга по гликопротеинам, которые подходят друг другу как отдельные элементы какой-то 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 формирование 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.

Столь четкая структурная организация и упорядоченность плазмалеммы обуславливает такие жизненно важные функции, как сохранение формы клетки, защита цитоплазмы от физических и химических повреждений, полупроницаемость, т.е. способность избирательного пропускания в клетку и выход из нее различных молекул и ионов. Благодаря этому в клетке создается и поддерживается соответствующая концентрация ионов и осуществляются осмотические процессы.

Аналогичные мембраны как основные структурные элементы клетки ограничивают большинство ее органелл. Они служат не просто физическими границами, а представляют собой динамичные функциональные поверхности. На мембранах осуществляются многочисленные биохимические процессы, такие как активное поглощение неорганических и органических веществ, синтез АТФ, преобразование энергии квантов света при фотосинтезе и др.

Поверхность некоторых клеток животных покрыта цементноподобными соединениями, образующими клеточные (внешние) оболочки. Это характерно для яиц морских ежей, амфибий, пресмыкающихся. Кожистые оболочки их

состоят из гликопротеинового вещества — муцина. Кроме того, плазматическая мембрана часто покрывается дополнительными слоями слизи, хитина и др.

Клеточная стенка (оболочка) является неотъемлемым компонентом растительной клетки и представляет собой продукт ее жизнедеятельности. Она придает клеткам и тканям растений механическую прочность, является противомикробным барьером, принимает участие в поглощении минеральных веществ.

Важнейшими компонентами клеточной стенки являются полисахариды — целлюлоза, гемицеллюлоза и пектиновые вещества.

Целлюлоза представляет собой длинные неразветвленные цепочки, состоящие из 3—10 тыс. остатков глюкозы. Макромолекулы целлюлозы в свободном виде не встречаются. Несколько десятков таких молекул за счет водородных связей объединяются в пучки — микрофибриллы длиной в несколько микрометров и толщиной 20—30 нм. Переплетенные микрофибриллы составляют каркас клеточной стенки.

У большинства грибов микрофибриллы клеточной стенки состоят из хитина — сложного полимера, построенного из остатков глюкозы, в которой одна гидроксильная группа замещена ацетилированной аминогруппой.

Микрофибриллы погружены в матрикс стенки — насыщенный водой пластичный гель, представляющий собой сложную смесь различных химических соединений, среди которых преобладают полисахариды (пектиновые вещества и гемицеллюлозы). На долю матрикса приходится до 60 % сухого вещества клеточной стенки. Матрикс стенки не просто заполняет промежутки между микрофибриллами целлюлозы, но и образует прочные химические связи между макромолекулами и микрофибриллами, что значительно повышает прочность клеточной стенки.

В отличие от целлюлозы гемицеллюлоза имеет меньшую молекулярную массу, легче растворяется и разрушается ферментами, а поэтому более динамична. Гемицеллюлоза может накапливаться и частично исчезать в зависимости от физиологического состояния клетки, т.е. она может выполнять в клетке двойную функцию — структурную и роль запасного питательного вещества.

Пектиновые вещества представляют собой продукты полимеризации близкой к углеводам галактуроновой кислоты и некоторых сахаров — галактозы, арабинозы и др. Это гидрофильные вещества, набухающие в воде и способ-

ные образовывать слизи и студни. Они входят в состав многих клеточных стенок и склеивают соседние клетки в тканях растений, образуя срединную пластинку.

Помимо полисахаридов в состав матрикса клеточной стенки может входить лигнин — полимер фенольной природы. Содержание его достигает 30 %. Инкрустация клеточных стенок лигнином приводит к их *одревеснению*. При этом повышается их прочность, снижается водопроницаемость. Одревеснение часто влечет за собой отмирание живого содержимого клеток растений.

Отложение липидов в виде воска, кутина и суберина в клеточной стенке способствует тому, что она становится почти непроницаемой для воды и газов. В отличие от лигнина суберин наслаивается на стенку изнутри и делает ее непроницаемой. В результате этого протопласт отмирает и клетка заполняется воздухом. Такой процесс называется *опробковением*. У древесных растений клетки, составляющие покровную ткань (пробку), выполняют защитную функцию.

Кутин и воск наслаиваются снаружи клеточной стенки. Кутин при этом образует прочную пленку — кутикулу, а воск часто откладывается в кристаллической форме на поверхности частей растения, образуя восковой налет. Кутикула и восковой налет выполняют защитную функцию, уменьшают испарение воды с поверхности органов.

В стенках некоторых типов клеток накапливается большое количество минеральных веществ (минерализация), особенно кремнезема и карбоната кальция. Минерализация наиболее характерна для клеток эпидермиса хвощей, осок, злаков, некоторых водорослей (диатомовых, красных). При этом листья и стебли растений становятся жесткими, твердыми и в меньшей степени поедаются животными.

Следует отметить, что клеточная стенка не сплошная, в ней имеются очень тонкие участки — поры, через которые из одной клетки в другую протягиваются тончайшие нити цитоплазмы — плазмодесмы. Благодаря плазмодесмам протопласты всех клеток организма объединяются в единое целое. Кроме того, они служат для выведения наружу продуктов жизнедеятельности клеток и для проникновения растворенных веществ из внешней среды внутрь. На этом основано применение внекорневой подкормки культурных растений.

Цитоплазма. Это полужидкая слизистая бесцветная масса сложного физико-химического строения (биологиче-

ский коллоид), в котором расположены ядро, все органеллы и включения. Основное вещество цитоплазмы называется *матриксом* или *гялоплазмой*. Она связывает все погруженные в нее органеллы, обеспечивая их тесное взаимодействие.

С виду аморфная цитоплазма является внутренним скелетом клетки — *цитоскелетом*, который определяет форму клеток, их способность двигаться самим и перемещать органеллы из одной части клетки в другую. Цитоскелет образован сетью белковых волокон. Наиболее важные среди них актиновые нити и микротрубочки. Они участвуют в механизмах клеточных движений. Например, актиновые и миозиновые нити (филламенты) обеспечивают мышечное сокращение, а микротрубочки являются основными структурными и силовыми элементами, обуславливающими движение ресничек и жгутиков.

Актиновые нити и микротрубочки обеспечивают также внутреннее движение цитоплазмы. Так, микротрубочки в форме веретена деления обеспечивают правильное распределение ДНК между дочерними клетками при ее митотическом делении. Существует также предположение, что большинство органелл клетки прямо или косвенно прикреплены к цитоскелету и могут перемещаться в клетке. Движение цитоплазмы способствует оптимальному размещению органелл, лучшему протеканию биохимических реакций, выделению продуктов обмена веществ и т.д.

Эндоплазматическая сеть — это разветвленная взаимосвязанная система ограниченных мембранами каналов, пузырьков, цистерн, пронизывающая всю цитоплазму клетки. Толщина мембран порядка 6—7 нм, а диаметр каналов 20—50 нм. Каналы заполнены бесструктурной жидкостью — матриксом, содержащим растворимые белки и другие соединения. Существует два типа эндоплазматической сети — шероховатая (гранулярная) и гладкая (агранулярная), различающиеся морфологически и выполняющие различные функции. На внешней поверхности мембран гранулярной эндоплазматической сети расположены рибосомы, которые придают им шероховатый вид; мембраны агранулярной формы их лишены.

Эндоплазматическая сеть выполняет в клетке ряд важных функций. С помощью прикрепленных рибосом гранулярная эндоплазматическая сеть осуществляет синтез, накопление и транспорт белков. На мембранах агранулярной эндоплазматической сети происходит синтез углеводов, ли-

пидов и других веществ. Все эти продукты синтеза накапливаются в каналах и полостях, а затем по ним транспортируются к местам их использования или хранения. При посредстве эндоплазматической сети осуществляется взаимодействие органелл. Она принимает участие в образовании вакуолей, лизосом, комплекса Гольджи. Для мембран эндоплазматической сети характерна еще одна функция — пространственное разделение цитоплазмы, что обеспечивает независимое и одновременное протекание различных химических реакций в незначительном объеме клетки.

Рибосомы — это сферические гранулы диаметром 15—35 нм, являющиеся местом синтеза белка из аминокислот. Они обнаружены в клетках всех организмов, в том числе прокариотических. Каждая рибосома состоит из двух нуклеопротеидных субъединиц разной величины, формы и химического строения, удерживающихся вместе благодаря присутствию в них ионов магния. Рибосомы содержат почти одинаковое количество белка и РНК (рис. 1.7).

В цитоплазме сотни тысяч рибосом располагаются свободно (поодиночке или группами) или прикреплены к

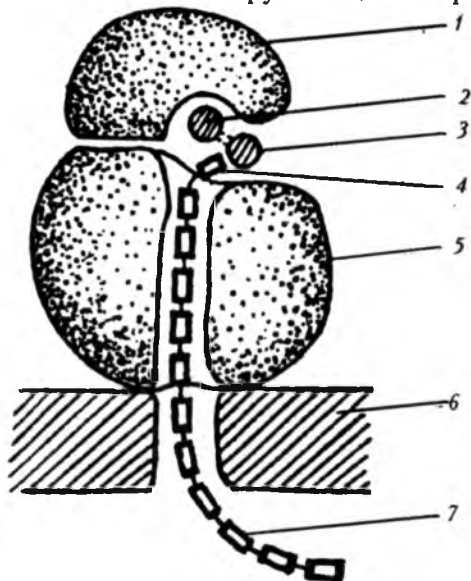


Рис. 1.7. Схема строения рибосомы:

- 1 — малая субъединица; 2 — иРНК; 3 — тРНК; 4 — аминокислота;
5 — большая субъединица; 6 — мембрана эндоплазматической сети;
7 — синтезируемая полипептидная цепь

наружной поверхности мембран ядра и эндоплазматической сети. Они обнаружены также в митохондриях и хлоропластах.

Аппарат (комплекс) Гольджи (назван по имени открывшего его ученого) обнаружен во всех эукариотических клетках. Электронно-микроскопическое строение аппарата Гольджи одинаково в клетках растительных и животных организмов, несмотря на большое разнообразие их форм и размеров. Аппарат Гольджи представляет собой систему диктиосом, каждая из которых образована стопкой из 3–12 расположенных параллельно друг другу дисковидных замкнутых цистерн диаметром 0,2–0,5 мкм и толщиной 20–40 нм, ограниченных гладкой мембраной. От цистерн отходят во все стороны мембранные компоненты в виде трубочек и пузырьков, образующих переплетение наподобие сети (рис. 1.8). Число диктиосом в клетке варьирует от одной до десятков и сотен в зависимости от типа клетки и фазы ее развития.

Аппарат Гольджи выполняет несколько важных биохимических функций. К нему по каналам эндоплазматической сети транспортируются белки, углеводы, жиры и другие продукты синтетической деятельности клетки, которые накапливаются в диктиосомах, а затем в виде капелек поступают в цитоплаз-

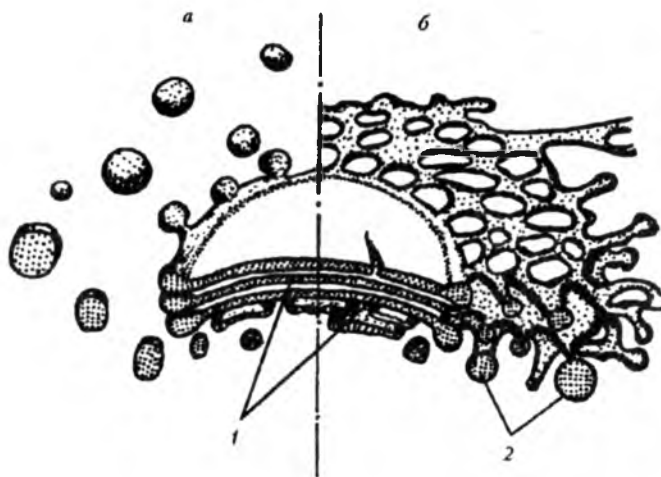


Рис. 1.8. Схема строения аппарата Гольджи:
а — цистерны в виде дисков; б — перфорированные цистерны;
1 — диктиосомы; 2 — секреторные пузырьки

му, где используются на нужды клетки либо выводятся наружу. У растений диктиосомы являются центром синтеза, накопления и секреции полисахаридов. При этом капельки заключаются в мембрану и в форме секреторных пузырьков транспортируют синтезированные вещества к плазмалемме. Сливаясь с ней, пузырьки выбрасывают свое содержимое из клетки, а мембраны пузырьков становятся участками плазмалеммы, способствуя тем самым ее обновлению и росту.

Пузырьки участвуют также в образовании вакуолей, первичных лизосом и формировании новой клеточной стенки у растений, происходящем после митоза.

Лизосомы были открыты в 1955 г. в клетках печени животных. Эти органеллы имеют диаметр около 1 — 2 мкм, ограничены одинарной мембраной и содержат примерно 60 гидролитических ферментов, осуществляющих расщепление белков, углеводов, липидов и других органических соединений при внутриклеточном переваривании.

Обладая способностью к активному перевариванию пищевых веществ, лизосомы участвуют в удалении отмирающих в процессе жизнедеятельности структурных компонентов клетки под действием ее собственных лизосом (при длительном голодании организма, самоликвидации зародыша и других образований). Значительное количество лизосом находится в лейкоцитах.

Вакуоли содержатся почти во всех растительных клетках и представляют собой полости в массе цитоплазмы, заполненные клеточным соком и окруженные полупроницаемой мембраной — тонопластом.

Форма и размеры вакуолей чрезвычайно изменчивы и зависят от возраста клетки, ее морфологических и функциональных особенностей.

Первоначально вакуоли возникают в результате накопления в пузырьках Гольджи и канальцах эндоплазматической сети растворимых в воде низкомолекулярных продуктов синтеза. В этих местах диаметр канальца увеличивается и его стенка становится тонопластом, ограничивающим вакуоль. В эмбриональных клетках они исключительно малы (часто неразличимы под световым микроскопом), но по мере роста и развития клетки объем вакуолей увеличивается. Затем отдельные вакуоли сливаются в одну большую вакуоль, которая занимает центральное положение и составляет до 70—90 % объема клетки, а цитоплазма со всеми органеллами располагается постенно.

Вакуоли заполнены клеточным соком, который пред-

ставляет собой водный раствор различных неорганических и органических веществ. Большинство из них относятся 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 минеральные соли, сахара (прежде всего сахароза, а также глюкоза и фруктоза), органические кислоты (яблочная, уксусная, щавелевая, лимонная и др.), аминокислоты, белки, дубильные вещества (танины), физиологически активные вещества (фитогормоны — регуляторы роста растений, фитонциды), алкалоиды (например, кофеин в семенах кофе, морфин в плодах мака, атропин у белены).

В клеточном соке многих растений содержатся пигменты. Самым распространенным из них является антоциан, который придает клеточному соку красный, синий или фиолетовый цвет. Его цвет меняется в зависимости от кислотности среды: в кислой среде он красный, в нейтральной — фиолетовый, в щелочной — синий. При этом имеются все переходные оттенки. Если учесть, что реакция клеточного сока в процессе жизнедеятельности меняется от кислотной до слабощелочной, то становится понятно, почему цветки ряда растений за время цветения изменяют свою окраску от розовой до синей.

Флавоны обуславливают желтый цвет лепестков многих растений, в частности ряда бобовых и сложноцветных, коровяка, примулы и др.

Большинство из перечисленных веществ клеточного сока могут вновь вовлекаться в процессы метаболизма, поэтому их можно рассматривать как запасные продукты.

Биологическое значение вакуолей состоит в том, что благодаря относительно высокой концентрации клеточного сока они являются главным осмотическим пространством клетки, играющим решающую роль в водном режиме и в поддержании тургорного давления (см. §1.4).

Митохондрии являются неотъемлемыми компонентами всех живых клеток эукариот. Форма, величина, число и положение митохондрий в цитоплазме постоянно меняются. Они выглядят как палочки, шарики, линзочки, нити длиной 0,5—0,7 мкм и до 1 мкм шириной. Кроме того, митохондрии очень динамичные структуры: они могут расти в длину, сжиматься, ветвиться, делиться — и все это за период меньше 1 мин.

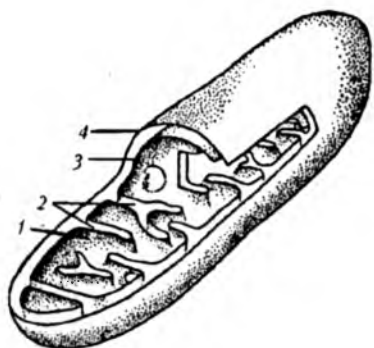


Рис. 1.9. Схема строения митохондрии:

1 — матрикс; 2 — кристы;

3, 4 — внутренняя и наружная мембраны соответственно

Число митохондрий в клетке варьирует в зависимости от типа, фазы развития и их функционального состояния. Обычно оно колеблется от нескольких единиц до нескольких сотен.

Оболочка митохондрий состоит из двух мембран — наружной и внутренней (рис. 1.9). Наружная гладкая, а от внутренней в полость митохондрии отходят многочисленные выросты — кристы. На мембранах крист располагаются окислительные ферменты, участвующие в энергетическом обмене. Кроме того, кристы разделяют внутреннюю полость митохондрии на отсеки (камеры) и резко увеличивают площадь поверхности внутренней мембраны. Внутренняя полость митохондрий заполнена близким по составу к цитоплазме веществом — матриксом, который содержит ДНК, все типы РНК, рибосомы, ряд витаминов и различные включения. ДНК обуславливает генетическую автономность митохондрий.

Вместе с хлоропластами митохондрии поставляют почти всю необходимую клетке доступную энергию (в виде АТФ), а в тех клетках, где хлоропласты отсутствуют, они одни выполняют эту важнейшую функцию.

Пластиды — характерные органеллы растительных клеток, форма и размеры которых разнообразны. Классифицируют пластиды главным образом по наличию или отсутствию в них тех или иных пигментов. Они часто совмещают в себе признаки нескольких типов пластид и способны переходить из одной формы в другую. Пластиды размножаются делением посредством простой перетяжки.

Они заново образуются из пропластид — мельчайших бесцветных образований, обнаруживаемых в спорах, яйцеклетках, эмбриональных клетках точек роста. Различают пластиды трех видов: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты.

Хлоропласты имеют зеленый цвет, обусловленный присутствием хлорофилла. Кроме него в состав хлоропластов входят желтые пигменты — каротиноиды. Это основные органеллы биологического синтеза. Именно они поставляют в клетку энергетический материал, синтезированный ими из CO_2 и H_2O в процессе фотосинтеза, образуют АТФ и восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ).

Число пластид в клетке значительно варьирует: от одной до десятков и нескольких сотен. Обычно клетки высших растений содержат около 30 хлоропластов линзовидной формы размером 3—10 мкм. Располагаются они в постенном слое цитоплазмы.

Строение хлоропластов одинаково для всех растений (рис. 1.10). Подобно митохондриям хлоропласты имеют наружную и внутреннюю мембраны, бесцветную гидрофильную белково-липоидную строму (или матрикс), в которой содержатся ДНК, РНК, рибосомы и включения (запасные липиды — пластоглобулы, крахмальные и белковые зерна). Кроме того, хлоропласты включают специальные фотосинтезирующие структуры — ограниченные одной мембраной плоские замкнутые мешочки (цистерны), называемые *тилакоидами* или *ламеллами*. В матриксе хлоропласта тилакоиды могут располагаться поодиночке или собираться в стопку, образуя так называемые граны. Число тилакоидов в гранях разных клеток может быть неодинаковым (обычно от 5 до 30), так же как и число гран в хлоропластах (от 20 до 200). Граны соединяются между собой межгранными тилакоидами в единую взаимосвязанную систему.

В мембранах тилакоидов гран сосредоточены светочувствительные пигменты, а также ферменты переноса электронов и сопряженного с ним фосфорилирования. Эти компоненты осуществляют световую стадию фотосинтеза. В строме содержатся ферменты фиксации CO_2 и превращения его в сахар. При определенных физиологических условиях хлоропласт образует и накапливает крахмал. Таким образом, сложная внутренняя структура хлоропласта дает возможность пространственного разоб-

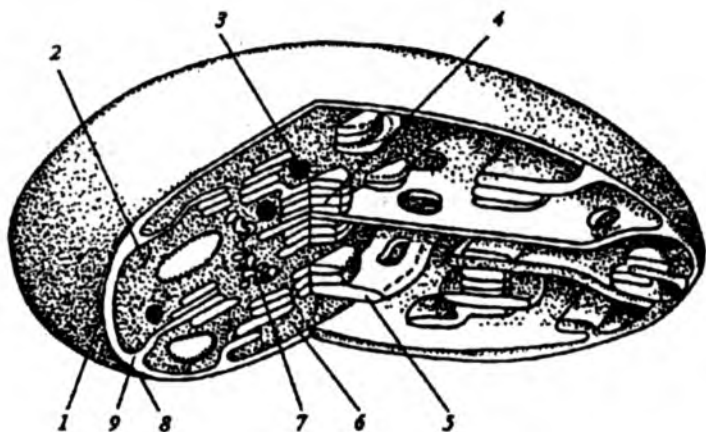


Рис. 1.10. Схема строения хлоропласта:

- 1 — наружная мембрана; 2 — рибосомы; 3 — пластоглобулы;
 4 — граны; 5 — тилакоиды; 6 — матрикс; 7 — ДНК;
 8 — внутренняя мембрана; 9 — межмембранное пространство

шения тех многочисленных и разнообразных реакций, которые в своей совокупности составляют суть процесса фотосинтеза.

В зависимости от степени освещенности хлоропласты перемещаются 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 пучку.

Хромопласты в большинстве случаев развиваются из хлоропластов, изредка — лейкопластов и являются причиной желтой, оранжевой и красной окраски многих цветков, плодов, осенних листьев и некоторых корней (морковь, кормовая свекла). Окраска пластид обусловлена присутствием пигментов группы каротиноидов, которые легко кристаллизуются и часто составляют преобладающую по объему часть пластиды, поэтому форма хромопласта в конечном счете определяется формой этих кристаллов. Она может быть дисковидной, зубчатой, серповидной, в виде треугольника, ромба и т.д. Хромопласты лишены хлорофилла и поэтому не способны к

фотосинтезу. Внутренняя структура их слабо выражена, встречаются остатки ламеллярных систем, свойственных хлоропластам.

Роль хромопластов состоит в том, что они обуславливают яркую окраску цветков и плодов, привлекающих насекомых и других животных для перекрестного опыления и распространения плодов.

Лейкопласты — бесцветные пластиды округлой и веретеновидной формы. Они встречаются в клетках органов, скрытых от солнечного света, — подземных частях растений, спорах, семенах, эпидермисе, сердцевине стебля. Лейкопласты содержат ДНК, зерна крахмала, пластоглобулы, рибосомы, единичные тилакоиды, скопления пузырьков или сеть разветвленных трубочек. Образование тилакоидов и хлорофилла чаще всего либо генетически подавлено (корни, эпидермис), либо тормозится отсутствием света (например, у картофеля на свету лейкопласты зеленеют и превращаются в хлоропласты).

Лейкопласты являются органеллами, в которых синтезируются и накапливаются запасные питательные вещества (крахмал, белки, жиры), используемые затем на нужды клетки, а в некоторых тканях (эпидермис, ситовидные трубки и др.) они вообще не имеют определенных функций. Чаще встречаются амилопласты, образующие крахмал из глюкозы и накапливающие его главным образом в запасяющих органах (клубнях, корневищах).

Клеточный центр обнаружен в клетках животных, некоторых водорослей и грибов. Он состоит из двух телец цилиндрической формы диаметром около 150 нм и длиной 300—500 нм, расположенных под прямым углом друг к другу. Эти тельца получили название центриолей. Стенки центриоли состоят из 9 тройных микротрубочек, соединенных между собой фибриллами.

Находясь непосредственно около ядра, клеточный центр участвует в процессе деления клетки: от центриолей начинается рост микротрубочек, формирующих веретено деления. Полюсы митоза устанавливаются только после расхождения центриолей, которые определяют ориентацию веретена, расположение хромосом и направления разрастания вновь образованных клеток.

К *органоидам движения* клетки относятся реснички и жгутики — подвижные цитоплазматические выросты, служащие либо для передвижения всего организма (у бактерий, водорослей, грибов, реснитчатых червей и др.) или

репродуктивных клеток (сперматозоидов, зооспор), либо для транспорта частиц и жидкостей у позвоночных животных и человека (например, реснички у мерцательных клеток носа и трахей, яйцевода и др.).

Большинство животных и человек движутся благодаря мышечным сокращениям. Основными сократительными элементами мышечного волокна являются миофибриллы. Основу их химической организации составляют специфические белки — актин и миозин. Миозин способен отщеплять остаток фосфорной кислоты от АТФ. Освобождаемая при этом энергия используется для осуществления сократительного процесса. Имеются данные о том, что движения ресничек и жгутиков цитоплазмы, нитей веретена деления, движения амебы обусловлены сократительными элементами (микротрубочками), которые по своим функциям аналогичны или близки к актину и миозину.

Включения характерны преимущественно для растительных клеток и в отличие от органелл представляют собой временные образования. К ним относятся запасные питательные вещества: крахмальные и белковые зерна, липидные капли, а также конечные продукты обмена веществ клетки — кристаллы щавелевокислого кальция, карбонаты калия (гипса), кремнезема и др. Первые из них накапливаются в плодах, во многих вегетативных органах и с возобновлением процессов роста и развития вовлекаются в обмен веществ.

В клетках животных организмов отмечены жиры, углеводы (гликоген), гранулы белковой природы и др.

Клетки имеют ряд преимуществ при отложении запасных веществ в виде твердых обезвоженных включений. Такое состояние увеличивает полезную массу продуктов запаса за счет экономии их объема, существенно уменьшает вероятность употребления этих продуктов болезнетворными бактериями, грибами и другими микроорганизмами, которые, как известно, не могут заглатывать пищу, а всасывают ее всей поверхностью тела. Помимо этого такие соединения отличаются химической инертностью, что весьма важно при длительном хранении их в живой клетке.

Ядро. Благодаря наличию ДНК ядро является местом хранения и воспроизводства наследственной информации, определяющей признаки данной клетки и всего организма. Оно служит также центром управления обменом веществ клетки, определяя, какие белки и в какое время должны

синтезироваться. Поэтому после удаления ядра из клетки она, как правило, быстро погибает.

Форма и размеры ядра очень изменчивы и зависят от вида организма, а также от типа, возраста и функционального состояния клетки. Оно может быть шаро- (5—20 мкм в диаметре), линзо-, веретенновидным и многолопастным. Лопастная форма обеспечивает значительно большую площадь соприкосновения ядерной оболочки с цитоплазмой и тем самым способствует увеличению скорости биохимических реакций.

Строение ядра одинаково для всех клеток. Оно состоит из ядерной оболочки, нуклеоплазмы, хроматина и ядрышек.

Ядро интерфазной клетки (в период между делением) отделено от цитоплазмы *двойной мембраной*, или так называемой *ядерной оболочкой*. Наружная мембрана, граничащая с гиалоплазмой, имеет сложную складчатую структуру, местами соединенную с каналами эндоплазматической сети, и образует единую систему сообщающихся каналов. На ней прикреплены рибосомы; внутренняя мембрана, контактирующая с нуклеоплазмой, их лишена. Пространство между мембранами ядерной оболочки называется перинуклеарным.

Ядерная оболочка пронизана множеством пор диаметром около 30—100 нм. Численность пор также колеблется: в зависимости от типа и физиологического состояния клетки на 1 мкм² ядерной оболочки их насчитывается в среднем от 10 до 30. В молодых клетках их всегда больше, чем в старых. Благодаря наличию пор, обеспечивающих избирательную проницаемость, ядерная оболочка контролирует обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Например, выход в цитоплазму иРНК и рибосомных субчастиц или поступление в ядро рибосомных белков, нуклеотидов и молекул, регулирующих активность ДНК. Она образуется после деления ядра из цистерн эндоплазматической сети и частично из фрагментов старой ядерной оболочки, разрушенной во время деления.

Внутреннее содержимое ядра составляет *нуклеоплазма* (или *ядерный сок*), заполняющая пространство между структурами ядра. В ней находятся одно или несколько ядрышек, значительное количество РНК и ДНК, различные белки, в том числе большинство ферментов ядра, а также свободные нуклеотиды, аминокислоты, промежуточные продукты обмена веществ. Нуклеоплазма осуществляет взаимосвязь всех ядерных структур.

Хроматин на окрашенных препаратах клетки в состоянии покоя представляет собой сеть тонких тяжей (фибрилл), мелких гранул или глыбок. Основу хроматина составляют нуклеопротеины — длинные нитевидные молекулы ДНК, соединенные со специфическими белками. В процессе деления ядра нуклеопротеины спирализуются, укорачиваются, уплотняясь (в 100 — 500 раз) в компактные палочковидные хромосомы, которые становятся заметными в световой микроскоп. Кроме того, в состав хромосомы входят РНК, кислые белки, липиды и минеральные вещества (ионы Ca^{2+} и Mg^{2+}), а также фермент ДНК-полимераза, необходимый для репликации ДНК.

У каждой хромосомы имеется первичная перетяжка (утонченный неспирализованный участок) — *центромера*, которая делит хромосому на два плеча. Центромера регулирует движение хромосом при клеточном делении: к ней прикрепляется нить веретена, разводящая хромосомы к полюсам.

В зависимости от расположения перетяжки определяют три основных вида хромосом (рис. 1.11): равноплечие — с плечами равной длины; неравноплечие — с плечами неравной длины; палочковидные — с одним длинным и другим коротким, едва заметным плечом. Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку, не связанную с прикреплением нити веретена. Этот участок хромосомы контролирует синтез ядрышек (ядрышковый организатор).

Каждая клетка того или иного вида живого организма имеет определенное число, размеры и формы хромосом. Совокупность хромосом соматической клетки (клетки тела многоклеточного организма), типичной для данной систематической группы животных или растений, называют *кариотипом*.

Число хромосом в зрелых половых клетках называется гаплоидным и обозначается буквой *n*. Соматические клетки содержат двойное число хромосом, которое называется диплоидным и равно $2n$. Парные хромосомы, т.е. одинаковые по форме, структуре и размерам, но имеющие разное происхождение (одна материнская, другая отцовская), называются *гомологичными*.

Количество хромосом в кариотипе не связано с уровнем организации животных и растений: примитивные формы могут иметь большее число хромосом, чем высокоорганизованные, и наоборот. Например, клетки одноклеточного животного радиоларии содержат 1000 — 1600 хромосом, а

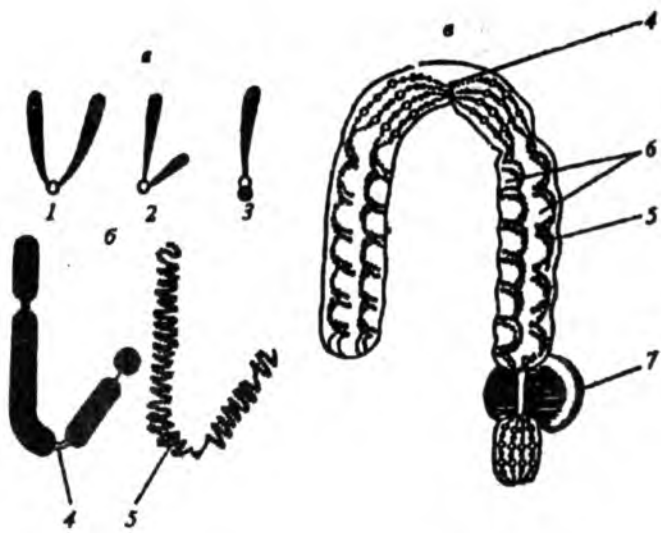


Рис. 1.11. Типы хромосом (а) и их тонкое строение (б, в):
 1 — равноплечая; 2 — неравноплечая; 3 — палочковидная;
 4 — центромера; 5 — спирально закрученная нить ДНК;
 6 — хроматиды; 7 — ядрышко

шимпанзе всего 48. Однако следует помнить, что все организмы одного вида имеют одинаковое количество хромосом, т.е. для них характерна видовая специфичность кариотипа. В клетках человека диплоидный набор составляет 46 хромосом, кошки — 38, пшеницы мягкой — 42, мухи домашней — 12, плодовой мушки дрозофилы — 8, кукурузы — 20, коровы — 60.

Ядрышки — это округлые, сильно уплотненные, не ограниченные мембраной участки клеточного 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 ядре их может содержаться от 1 до 10, а иногда, например в ядрах дрожжей, их может и не быть.

В состав ядрышек входит около 80 % белка, 10–15 % РНК, некоторое количество ДНК и других химических компонентов.

Во время деления ядра ядрышки разрушаются. В конце деления они вновь формируются вокруг определенных участков хромосомы — генов, называемых ядрышковыми организаторами. Под их контролем осуществляется синтез

рибосомной РНК и других структурных компонентов ядрышек. В ядрышке происходит объединение РНК с белком, в результате чего образуются и накапливаются рибонуклеопротеины — предшественники рибосом. Последние через поры ядерной оболочки переходят в цитоплазму, где заканчивается их оформление. Таким образом, ядрышко является центром синтеза рРНК и самосборки рибосом.

Большинство клеток имеют одно ядро, изредка встречаются двухъядерные (клетки печени) и многоядерные (многие водоросли и грибы, поперечно-полосатые мышцы). По наличию или отсутствию в клетках ядра их относят к эукариотическим или прокариотическим. К *прокариотическим* относятся бактерии и цианобактерии, в цитоплазме которых нет структурно сформированного ядра (единственная молекула ДНК у них расположена непосредственно в цитоплазме), а к *эукариотическим* — все остальные живые организмы, в клетках которых содержится оформленное ядро.

1.4. Обмен веществ и энергии в клетке

Главным условием жизни как отдельной клетки, так и организма в целом является обмен веществ и энергии с окружающей средой. Энергия необходима для осуществления множества различных жизненно важных процессов. К ним относятся химический синтез веществ, необходимых для построения органелл клетки и создания новых клеток при делении; активный транспорт веществ в клетку и из клетки; электрическая передача нервных импульсов; сокращение мышц; поддержание постоянной температуры тела у птиц и млекопитающих и др. При этом живым организмам необходим постоянный приток энергии как для осуществления этих процессов, так и для восполнения неизбежных потерь энергии в виде тепла. Источником энергии в этих случаях служит расщепление органических веществ. Совокупность реакций расщепления высокомолекулярных соединений, сопровождающихся выделением энергии, называется *энергетическим обменом* или *диссимиляцией*.

Запас органических веществ, расходуемых в процессе диссимиляции, должен непрерывно пополняться либо за счет пищи, как это происходит у животных, либо путем синтеза из неорганических веществ при использовании

света, как это имеет место у зеленых растений. Совокупность всех процессов биосинтеза называется *пластическим обменом* или *ассимиляцией*. Пластический обмен всегда сопровождается поглощением энергии.

Реакции пластического и энергетического обменов находятся в неразрывной связи и дополняют друг друга, составляя в совокупности обмен веществ и энергии в клетке. В этих процессах принимают участие практически все компоненты живой клетки, представляющей собой открытую систему, т.е. способную обмениваться веществом и энергией с окружающей средой. В таком обмене участвуют прежде всего вода и растворимые в ней вещества, а также газы (кислород, диоксид углерода, аммиак).

Обмен веществ клетки включает многочисленные химические реакции, объединенные в пространстве и во времени в единое упорядоченное целое. В такой сложной системе упорядоченность может достигаться только при участии эффективных механизмов регуляции. Ведущую роль в регуляции играют ферменты, определяющие скорость биохимических реакций. Не меньшее значение имеет и молекулярная структура клетки, ее пространственная организация в виде микроскопических отсеков, сформированных прежде всего мембранами эндоплазматической сети. В этих отсеках благодаря локализации определенных ферментов осуществляются те или иные обменные процессы.

Основная роль в обмене веществ принадлежит плазматической мембране, которая обладает избирательной проницаемостью.

Молекулярный транспорт через биологическую мембрану. Существует четыре основных механизма поступления веществ в клетку или выхода их из клетки наружу: диффузия, осмос, активный транспорт и экзо- или эндоцитоз.

В любом растворе происходит перемещение растворенных веществ из области высокой концентрации в область более низкой концентрации. Этот поток вещества в сторону меньшей концентрации (транспорт по градиенту концентрации) существует до тех пор, пока концентрации вещества в двух участках не выравняются. Перемещение вещества, движущей силой которого является градиент концентрации, называется *диффузионным*, а процесс — *диффузией*.

Скорость диффузии через мембрану зависит главным образом от размера молекулы и ее относительной растворимости в липидах. Это означает, что чем меньше молекула

и чем легче она растворяется в липидах, тем быстрее она будет диффундировать через мембрану. Например, малые неполярные молекулы легко растворяются в липидном слое мембраны, проходят через нее и оказываются в клетке. Незаряженные полярные молекулы небольших размеров (CO_2 , этанол, мочевина) проходят через мембрану быстро, а глюкоза, аминокислоты, жирные кислоты обычно диффундируют через мембрану медленно.

Интересно отметить, что вода легко диффундирует через липидный слой, несмотря на то, что молекулы воды относительно нерастворимы в жирах. Большая скорость диффузии воды отчасти объясняется тем, что ее молекулы малы и не заряжены. Напротив, для всех заряженных молекул (ионов) независимо от их размера липидные слои плазматической мембраны служат серьезным препятствием для проникновения в клетку.

За перенос различных полярных молекул, таких как ионы, сахара, аминокислоты, нуклеотиды и многие другие метаболиты, через клеточные мембраны ответственны специфические белки, называемые мембранными транспортными белками. Каждый конкретный белок предназначен для транспорта строго определенного химического соединения. Такие белки-переносчики способны соединяться с молекулой или ионом и без затраты энергии, т.е. пассивно транспортировать их через мембрану по градиенту концентрации. Этот процесс, получивший название *облегченной диффузии*, является главным механизмом избирательной проницаемости мембран.

В отличие от облегченной диффузии *активный транспорт* веществ осуществляется против их градиентов концентрации, т.е. вещества переходят из области низкой концентрации в область более высокой концентрации. В этом случае для переноса протонов или неорганических ионов через мембрану требуется энергия, источником которой служит АТФ. Благодаря затрате энергии необходимый растению катион, например калия, может проникнуть в клетки корня даже в том случае, если его концентрация в почвенном растворе в 100 раз ниже, чем в клеточном соке. Наоборот, менее нужный растению катион Na^+ они удаляют в окружающую среду даже при более высокой концентрации в ней этого элемента.

Механизмы активного поглощения существуют только для ионов питательных веществ; следовательно, клетка обладает определенной избирательной способностью

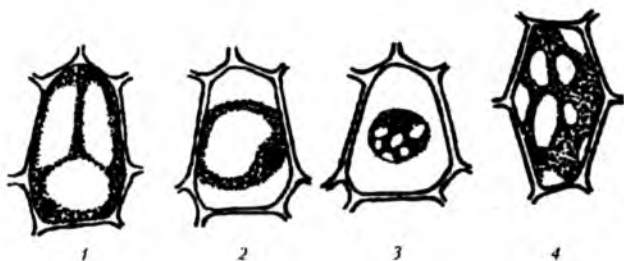


Рис. 1.12. Плазмолиз клетки:

- 1 — начальная стадия; 2 — выпуклый; 3 — полный;
4 — вогнутый (при высокой вязкости цитоплазмы)

по отношению к различным ионам. Остальные ионы проникают в клетку в соответствии с градиентом их электрохимического потенциала и проницаемостью мембран.

Вода поглощается преимущественно путем осмоса. *Осмос* — это диффузия воды через полупроницаемую мембрану, вызванная разностью концентраций. Если клетку поместить в воду (гипотонический раствор), то создается градиент водного потенциала: снаружи концентрация воды будет значительно выше, чем внутри. В силу этого вода поступает внутрь клетки по градиенту своей концентрации, причем мембрана избирательно пропускает только молекулы воды.

В гипертоническом (более концентрированном) растворе вода под действием осмотических сил выходит из клетки. Эритроциты в таком растворе сморщиваются. В растительной клетке наблюдается уменьшение вакуоли и цитоплазма отстает от клеточной стенки (явление плазмолиза, рис. 1.12). Это приводит к увяданию растений.

Движение молекул воды через мембрану можно приостановить, приложив к раствору определенное внешнее давление, получившее название *осмотического давления*. Оно вызывается стремлением молекул воды пройти сквозь полупроницаемую мембрану и выровнять концентрацию воды по обе ее стороны. Следовательно, чем выше концентрация раствора, тем большую силу надо приложить для того, чтобы воспрепятствовать проникновению воды в раствор через полупроницаемую мембрану. Поэтому более концентрированный раствор обладает большим осмотическим давлением по сравнению с разбавленным и сильнее поглощает воду из окружающего раствора. Другими слова-

ми, осмотическое давление определяется числом частиц в единице объема растворителя.

Поскольку концентрация ионов и молекул различных соединений в растительной клетке выше, чем в окружающей среде (например, в почве), в ней развивается *сосущая сила*, которая приводит к поглощению воды. В результате клетка набухает и создает внутреннее гидростатическое давление, направленное на клеточную стенку. Этому давлению, называемому *тургорным*, противостоит равное ему по величине механическое давление клеточной стенки, направленное внутрь клетки. Оно называется *давлением клеточной оболочки*.

По мере поступления воды осмотическое давление P клеточного сока и сосущая сила S уменьшаются, а тургорное давление возрастает до тех пор, пока они не уравновесят друг друга. После этого поглощение воды прекращается. Эта зависимость выражается следующим уравнением: $S = P - T$.

При полном плазмоллизе тургор равен нулю, а сосущая сила клетки — величине ее осмотического давления. В случае полного насыщения клетки водой тургорное давление равно осмотическому ($P = T$), вследствие чего сосущая сила будет равна нулю и поступление воды в клетку прекратится.

Макромолекулы (например, белки, полинуклеотиды или полисахариды) проникают внутрь клетки путем *эндоцитоза* (эндо — внутри; цито — клетка). Различают два типа эндоцитоза: фагоцитоз (поглощение твердых частиц) и пиноцитоз (поглощение жидкостей).

При фагоцитозе выросты цитоплазмы захватывают капельки жидкости с плотными частицами, например бактериями, и втягивают их в толщу цитоплазмы, где происходит их ферментативное расщепление до таких фрагментов, которые могут быть усвоены клеткой.

Благодаря способности к пиноцитозу клетки могут поглощать пузырьки жидкости. Процесс поглощения жидкости сходен с фагоцитозом. В месте соприкосновения капли с клеткой плазматическая мембрана образует впячивание в виде канальца. Этот каналец наполняется жидкостью. Затем он отшнуровывается и попадает в цитоплазму, где его мембранные стенки перевариваются, а содержимое высвобождается. При этом клетки могут поглощать как крупные молекулы, так и различные ионы, не способные проникать через мембрану по причине крайне малых для них пор.

Путем фаго- и пиноцитоза осуществляются питание простейших, защитные реакции высших организмов (лейкоциты поглощают чужеродные частицы), транспорт (клетки почечных канальцев всасывают белки из первичной мочи).

Процесс, обратный эндоцитозу, — *экзоцитоз* приводит к выведению содержимого пузырька во внешнюю среду. Например, клетки, продуцирующие гормон инсулин, упаковывают его во внутриклеточные пузырьки, которые сливаются с плазматической мембраной и открываются, высвобождая при этом инсулин.

Энергетический обмен (диссимиляция). Образующиеся в процессе фотосинтеза органические вещества и заключенная в них химическая энергия служат основными источниками материи и энергии для жизнедеятельности всех организмов. Однако использование животными, грибами, многими бактериями создаваемых зелеными растениями веществ и синтез на их основе специфических для каждого вида соединений возможны лишь после сложной и длинной цепи предварительных преобразований. То же относится и к содержащейся в продуктах фотосинтеза энергии. Будучи заключенной в химических связях органических веществ, она не может быть непосредственно использована клеткой для осуществления всех жизненно важных процессов. Для этого потенциальной энергии органических молекул необходимо придать более активную, мобильную форму. Это достигается путем расщепления богатых энергией соединений — углеводов, липидов, белков и др. с последующим запасанием выделившейся при этом энергии в молекулах специфических химических веществ, выполняющих роль аккумуляторов энергии (например, АТФ).

Распад органических веществ происходит в процессе их окисления и осуществляется в митохондриях. Распад без доступа кислорода (анаэробный процесс) называется *брожением*, при участии свободного кислорода (аэробный процесс) — *дыханием*. В результате процессов брожения органический материал распадается на более простые, богатые энергией органические продукты (молочная кислота, этиловый спирт и др.). При дыхании происходит полное расщепление органических веществ на бедные энергией конечные продукты (CO_2 и H_2O) с высвобождением значительного количества энергии. Выделившаяся в обоих процессах энергия запасается в форме макроэргических связей АТФ и может быть легко мобилизована клеткой.

Запасенная в молекулах АТФ энергия переносится вместе с отщепляющейся фосфорной кислотой на другие соединения. Это происходит, например, при образовании фосфорных эфиров глюкозы, играющих важную роль в процессе синтеза полисахаридов, в химических реакциях соединения профосфорилированных аминокислот в полипептиды и во многих других процессах.

Скорость синтеза АТФ в клетке в значительной мере регулируется скоростью ее использования, т.е. по мере убыли АТФ содержание ее должно восстанавливаться.

Единый процесс энергетического обмена можно условно разделить на три последовательных этапа. Первый из них — *подготовительный*. На этом этапе высокомолекулярные органические вещества в цитоплазме под действием соответствующих ферментов расщепляются на мелкие молекулы: белки — на аминокислоты, полисахариды (крахмал, гликоген) — на моносахариды (глюкозу), жиры — на глицерин и жирные кислоты, нуклеиновые кислоты — на нуклеотиды и т.д. На этом этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде тепла.

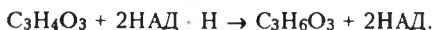
Второй этап — *бескислородный*, или *неполный*. Образовавшиеся на подготовительном этапе вещества подвергаются дальнейшему ферментативному расщеплению без участия кислорода. Примером может служить гликолиз.

Гликолиз — многоступенчатый процесс расщепления глюкозы в анаэробных условиях до пировиноградной кислоты (ПВК), а затем до молочной, уксусной, масляной кислот или этилового спирта, происходящий в цитоплазме клетки. Переносчиком электронов в этих окислительно-восстановительных реакциях служит никотинамидадениндинуклеотид (НАД) и его восстановленная форма НАД · Н. Суммарная реакция гликолиза имеет следующий вид:



Итак, продуктами гликолиза являются ПВК, водород в форме НАД · Н и энергия в форме АТФ.

При разных видах брожения дальнейшая судьба продуктов гликолиза различна. В частности, в клетках животных и молочнокислых бактерий ПВК восстанавливается до молочной кислоты:



В процессе спиртового брожения от ПВК сначала отщепляется CO_2 , а затем промежуточный продукт — уксусный альдегид — восстанавливается при участии НАД · Н в этиловый спирт:



Функция НАД и сходных с ним переносчиков водорода состоит в том, чтобы в первой реакции принимать водород (восстанавливаться), а во второй — его отдавать (окисляться).

Следовательно, в ходе бескислородного расщепления 1 моль глюкозы выделяется около 200 кДж, 80 из которой аккумулируется в двух молекулах АТФ. Остальная энергия (60 %) теряется в виде тепла.

Третий этап энергетического обмена — стадия *кислородного расщепления*, или *дыхания*, происходит в митохондриях. У аэробных организмов образованные на предыдущем этапе органические вещества расщепляются в последовательных окислительно-восстановительных реакциях до конечных продуктов (CO_2 и H_2O). При этом высвобождается значительное количество энергии (около 2600 кДж), больше половины которой (1440 кДж) расходуется на синтез 36 молекул АТФ:



Таким образом, расщепление в клетке 1 молекулы глюкозы до оксида углерода и воды обеспечивает синтез 38 молекул АТФ. Из них в кислородную стадию — 36. Кислородный процесс, таким образом, в 18 раз более эффективен, чем бескислородный.

Отсюда видно, что основную роль в обеспечении клетки энергией играет дыхание.

Пластический обмен (ассимиляция). По типу ассимиляции все клетки делятся на две группы — автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные клетки способны к самостоятельному синтезу необходимых для них органических соединений за счет CO_2 , H_2O и энергии света (фотосинтез) или энергии, выделившейся при окислении неорганических соединений (хемосинтез). К автотрофам принадлежат все зеленые растения, цианобактерии и некоторые бактерии.

Гетеротрофные клетки не могут синтезировать органические вещества из неорганических, поэтому для процессов ассимиляции им необходимы органические вещества, поступающие извне в виде пищи, в которой содержатся готовые углеводы, жиры, белки. Гетеротрофами являются все животные, большая часть бактерий, грибы, некоторые высшие растения — сапротрофы и паразиты (например, поддельник, зарази́ха, омела), а также клетки растений, не содержащие хлорофилла.

Фотосинтез — процесс преобразования энергии света в химическую энергию органических соединений, синтезируемых в зеленом растении из диоксида углерода и воды: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \overset{\text{свет}}{\rightarrow} \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$.

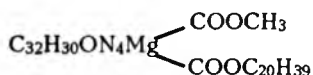
Такое преобразование происходит в хлоропластах, в которых на мембранах тилакоидов сосредоточены почти все компоненты фотосинтезирующей цепи.

Важнейшую роль в процессе фотосинтеза играют фотосинтезирующие пигменты: хлорофиллы, каротиноиды (каротины, ксанофиллы), а у цианобактерий и красных водорослей также фикобилины.

Известно около 10 хлорофиллов (*a*, *b*, *c*, *d*, *e* и др.), которые отличаются друг от друга по химическому строению, окраске, распространению среди живых организмов. У всех высших растений содержатся хлорофиллы *a* и *b*. Хлорофиллы *c* и *d* обнаружены у многих водорослей. В клетках фотосинтезирующих зеленых и пурпурных бактерий — бактериохлорофиллы *a* и *b*.

Основными пигментами, участвующими в фотохимических реакциях, являются хлорофилл *a* для зеленых растений и бактериохлорофилл *a* для бактерий.

По химическому строению хлорофилл — это сложный эфир двухосновной хлорофиллиновой кислоты и двух остатков спиртов — фитола ($\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{O}-$) и метанола ($\text{CH}_3\text{O}-$):



Центральное место в молекуле хлорофилла занимает атом магния.

Свет поглощают все пигменты, но из них только фотосинтетически активные (основные) принимают непосредственное участие в фотохимических реакциях. Вспомогатель-

ные пигменты (хлорофилл *b*, каротиноиды) передают поглощенную энергию квантов света активным пигментам, расширяя тем самым спектр действия фотосинтеза. Таким образом, молекула хлорофилла *a* получает кванты от окружающих ее многочисленных молекул других пигментов, выполняя чрезвычайно важную роль активного центра.

Хлорофиллы поглощают свет в синей и красной областях спектра, каротиноиды — в синей и сине-зеленой. В зеленой и желтой областях высшими растениями свет не поглощается и фотосинтез не происходит.

Процесс фотосинтеза представляет собой цепь окислительно-восстановительных реакций, где происходит восстановление диоксида углерода до уровня углеводов и окисление воды до кислорода.

Всю совокупность фотосинтетических реакций принято подразделять на две фазы — световую и темновую.

Для *световой фазы* характерно то, что энергия солнечной радиации, поглощенная пигментными системами, преобразуется прежде всего в энергию макроэргических связей АТФ (рис. 1.13).

При попадании кванта света на молекулу хлорофилла один из ее электронов переходит на более высокий энергетический уровень, т.е. оказывается в возбужденном состоянии. В случае возвращения электрона в исходное состояние его

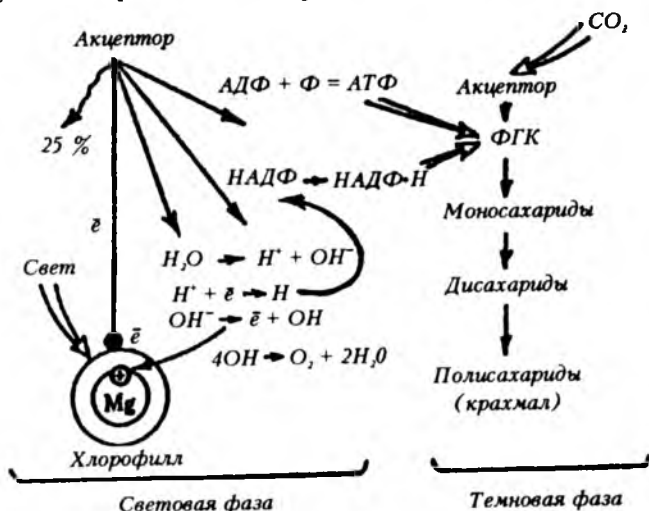


Рис. 1.13. Схема фотосинтеза

избыточная энергия может выделяться в виде флуоресценции или тепла или передаваться в качестве возбуждающей энергии другим молекулам. Кроме того, эта энергия может использоваться в фотохимических реакциях. В результате этого богатый энергией электрон воспринимается акцептором и поступает в электронтранспортную цепь. Перенос электрона по цепи переносчиков (сложных органических соединений, встроенных в хлоропласт) сопровождается высвобождением значительного количества энергии, которая расходуется на синтез АТФ из АДФ и H_3PO_4 . Этот процесс получил название *фотосинтетического фосфорилирования*. Другая часть энергии возбужденных электронов используется на *фотоокисление (фотолиз) воды*.

Образовавшаяся в молекуле хлорофилла электронная дырка действует как сильный окислитель и через ряд переносчиков при участии иона марганца отнимает электрон от воды. Этот электрон заполняет электронную дырку в молекуле хлорофилла. Происходит фотоокисление воды и выделяется свободный кислород: $2\text{H}_2\text{O} \xrightarrow{\text{свет}} 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2$.

Высвобождающиеся при этом протоны H^+ используются в реакциях восстановления сложного органического соединения никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ).

Таким образом, световые реакции фотосинтеза помимо молекулярного кислорода дают два богатых энергией соединения: АТФ и НАДФ · Н.

Темновая фаза осуществляется в строме хлоропластов без непосредственного поглощения света. Цепь реакций, приводящих к восстановлению СО до уровня органических веществ на этой фазе, идет за счет использования энергии АТФ и НАДФ · Н, синтезированных в световую фазу (см. рис. 1.13).

Восстановление молекул CO_2 начинается с их фиксации через устьица листа молекулами акцептора — пятиуглеродного сахара рибулозодифосфата. При взаимодействии рибулозодифосфата и CO_2 образуется сначала промежуточное нестойкое шестиуглеродное соединение, которое затем распадается на две молекулы фосфоглицериновой кислоты (ФГК). Дальнейшее превращение ФГК требует участия продуктов световой фазы фотосинтеза — АТФ и НАДФ · Н. В конечном итоге через ряд промежуточных четырех-, пяти-, шести-, семиуглеродных соединений образуются прежде всего углеводы (моно-, ди- и полисахариды), а также другие органические вещества (амино- и органические кислоты, белки, липиды, нуклеиновые кислоты и др.).

Уникальность и общебиологическое значение фотосинтеза определяется тем, что ему своим существованием обязано все живое на нашей планете. Этот процесс является основным источником образования органических соединений, а также единственным источником свободного кислорода на Земле. Из кислорода образовался озоновый слой, защищающий живые организмы от коротковолновой ультрафиолетовой радиации.

Процесс фотосинтеза у зеленых и пурпурных бактерий в общих чертах протекает так же, как и у зеленых растений. Но у растений источником водорода, который используется для восстановления соответствующих соединений, является вода, а у бактерий — сероводород (изредка карбоновые кислоты). Поэтому бактериальный фотосинтез протекает без выделения кислорода: $6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{S} + \text{свет} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 12\text{S} + 6\text{H}_2\text{O}$.

Поскольку фотосинтез является основным источником образования органического вещества в растениях, в совокупности с процессом ассимиляции минеральных элементов из почвы он создает материальную базу для формирования их урожая. Следовательно, направленная регуляция процесса фотосинтеза — один из наиболее эффективных путей управления продуктивностью растений и воздействия на их урожайность.

Продуктивность фотосинтеза обусловлена прежде всего генетическими особенностями самого растения, а также влиянием на него многочисленных факторов внешней среды (свет, влага, тепло, элементы минерального питания и др.). Поэтому одним из важнейших путей повышения фотосинтетической продуктивности является создание высокоурожайных сортов растений, особенно низкорослых форм. Это дает возможность растениям рационально использовать продукты фотосинтеза, потребляя большую их часть на формирование хозяйственно ценных органов. Такие сорта являются устойчивыми к полеганию, что позволяет выращивать их с применением высоких доз минерального питания, повышающих продуктивность растений.

Теоретические расчеты показывают, что коэффициент полезного использования лучистой энергии можно увеличить примерно в 8—10 раз, а следовательно, и повысить урожайность сельскохозяйственных растений. Для этого необходимо, чтобы весь комплекс приемов агротехники был направлен не только на удовлетворение потребностей растений в минеральной пище и воде, но и на обеспечение

быстрых темпов развития большой площади листьев. Важно также, чтобы развитие листового аппарата не вызывало самозатенения растения, так как это сопровождается снижением эффективности фотосинтеза. Правильный выбор густоты стояния и способа размещения растений обеспечивает возможность избежать потери солнечной энергии.

Такие элементы минерального питания, как азот, калий, фосфор, магний, железо, цинк и медь, оказывают непосредственное влияние на процесс ассимиляции CO_2 и недостаток любого из них вызывает понижение интенсивности фотосинтеза. Поэтому, регулируя обеспечение растений минеральными элементами, можно управлять процессами их углеродного питания.

Действенными путями повышения продуктивности фотосинтеза являются также рациональное географическое размещение сельскохозяйственных растений с учетом их видовых, сортовых и биологических особенностей, высокая культура агротехники (оптимальные нормы и сроки высева семян, орошение, внесение удобрений и т.д.); борьба с сорняками, вредителями и болезнями культурных растений, которые нарушают структуру и функции хлоропластов и снижают продуктивность фотосинтеза.

При выращивании растений в парниках и теплицах широко и эффективно используется метод светокультуры. Научно обоснованное интенсивное освещение различными источниками света, применяемое в лаборатории Б.С.Мошкова (С.-Петербург), позволяет получать 180 кг и более томатов с 1 м² площади (6 урожаев в год по 30 кг/м²), 21 урожай в год гибрида редиса и капусты. В условиях светокультуры растений удается получить суточный прирост биомассы 80–120 г/м², что в пересчете на гектар составляет 800–1200 кг.

Повышению продуктивности фотосинтеза способствует также поддержание наиболее благоприятного температурного (20–25 °С) и водно-воздушного режимов корневой зоны и листьев растений. Например, путем повышения концентрации CO_2 в теплицах до 0,1–0,3 % (обычно содержание CO_2 в воздухе около 0,03 %) можно увеличить урожай овощных культур в 1,5 раза и больше.

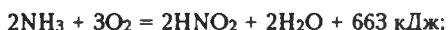
Таким образом, создавая благоприятные условия для фотосинтетической деятельности растений, можно резко повысить их урожайность.

Кроме фотосинтеза существует еще одна форма автотрофной ассимиляции — *хемосинтез*, свойственный неко-

торым бактериям. В отличие от фотосинтеза источником энергии здесь служит не свет, а окисление некоторых неорганических соединений — сероводорода, серы, аммиака, водорода, азотистой кислоты, закисных соединений железа и марганца.

Открытие бактериального хемосинтеза принадлежит известному русскому ученому С.Н. Виноградскому.

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

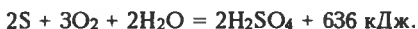


Азотная кислота, реагируя с минеральными соединениями почвы, превращается в соли азотной кислоты, которые хорошо усваиваются растениями.

Бесцветные серобактерии окисляют H_2S и накапливают в клетках серу:



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



Железобактерии переводят двухвалентное железо в трехвалентное:



Энергия, выделяемая при окислении данных соединений, используется бактериями-хемосинтетиками для восстановления CO_2 до органических веществ.

Биосинтез белков. Все морфологические, анатомические и функциональные особенности любой 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 в конечном итоге зависят и

его биологические свойства, определяется последовательностью нуклеотидов в молекуле ДНК.

Последовательность нуклеотидов в полинуклеотидной цепи специфична для каждой клетки и представляет собой *генетический код*, посредством которого записана информация о синтезе 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. Код является триплетным, т.е. каждая аминокислота кодируется известным сочетанием из трех расположенных рядом нуклеотидов (кодон). Нетрудно подсчитать, что число возможных комбинаций из четырех нуклеотидов по три составит 64, что более чем достаточно для кодирования 20 аминокислот, входящих в состав белка.

Выяснилось, что код является множественным, или "вырожденным", т.е. одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими триплетами (от 2 до 6), в то время как каждый триплет кодирует только одну аминокислоту. 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 запятых. Это значит, что если произойдет выпадение одного нуклеотида, то при считывании генетической информации его место займет ближайший нуклеотид из соседнего кодона, благодаря чему изменится весь порядок считывания. Поэтому правильное считывание кода с иРНК обеспечивается только в том случае, если он считывается со строго определенного пункта. Стартовыми кодонами в молекуле иРНК являются триплеты АУГ и ГУГ.

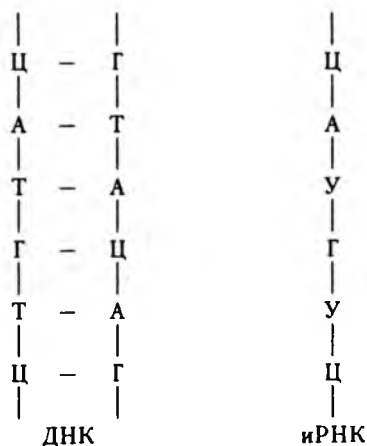
Нуклеотидный код универсален для всех живых организмов и вирусов: одинаковые триплеты кодируют одинаковые аминокислоты.

К настоящему времени расшифрованы триплеты для всех 20 аминокислот, входящих в состав природных белков. Например, аминокислота лизин кодируется триплетом ТТТ, валин — ЦАА, триптофан — АЦЦ и т.д. Таким образом, 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 ин-

формацию о структуре одного белка, 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.

Итак, план построения белка закодирован 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 преимущественно в цитоплазме. Следовательно, для передачи генетической информации с ДНК к месту синтеза белка требуется посредник. Таким посредником 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, а лишь на небольшом ее участке, соответствующем определенному гену. При этом часть двойной спирали ДНК раскручивается, обнажая короткий участок одной из цепей, который теперь будет служить матрицей для синтеза иРНК. Затем вдоль этой цепи движется фермент РНК-полимераза, соединяя между собой нуклеотиды в растущую цепь иРНК. Транскрипция может протекать одновременно на нескольких генах одной хромосомы и на генах, расположенных на разных хромосомах. В результате транскрипции образуется иРНК, последовательность нуклеотидов которой является точной копией последовательности нуклеотидов матрицы

— одного или группы рядом расположенных генов. Так, если в молекуле ДНК имеется азотистое основание цитозин, то в РНК — гуанин и наоборот. В ДНК комплементарной парой является аденин — тимин. Однако 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 фиксированы специальными триплетами, которые контролируют запуск (инициирующие) и остановку (терминирующие) синтеза. Они выполняют функцию знаков препинания между генами.

Синтезированная в ядрах иРНК отделяется от ДНК и через поры ядерной оболочки поступает в цитоплазму, где прикрепляется к малой субъединице рибосомы. Соединение аминокислот в полипептидную цепочку происходит на большой субъединице. На одной молекуле иРНК может размещаться несколько рибосом. Их число определяется длиной иРНК. Комплекс из иРНК и нескольких рибосом (от 2 до 15 и более) называется полирибосомой или полисомой. Именно на полисомах происходит синтез белка, или *трансляция* (рис. 1.14). В процессе синтеза белка рибосома защищает иРНК и синтезируемый белок от разрушающего действия клеточных ферментов типа РНК-аз и протеаз. Механизм защитного действия заключается в том, что нить иРНК проходит между большой и малой субъединицами рибосом, а начальная часть вновь синтезируемого белка находится в каналоподобной структуре большой субъединицы (см. рис. 1.7).

Трансляция начинается со стартового кодона АУГ. Отсюда каждая рибосома прерывисто, триплет за триплетом движется вдоль молекулы иРНК, 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 тРНК. Благодаря определенному расположению комплементарных нуклеотидов цепочка тРНК имеет форму, напоминающую лист клевера. При этом каждая тРНК имеет акцепторный конец, к которому присоединяется активированная аминокислота. Активацию аминокислот осуществляют специфичные ферменты аминоацил-тРНК-синтетазы, т.е. для каждой аминокислоты существует свой фермент.

Механизм активации заключается в том, что фермент одновременно взаимодействует с соответствующей амино-

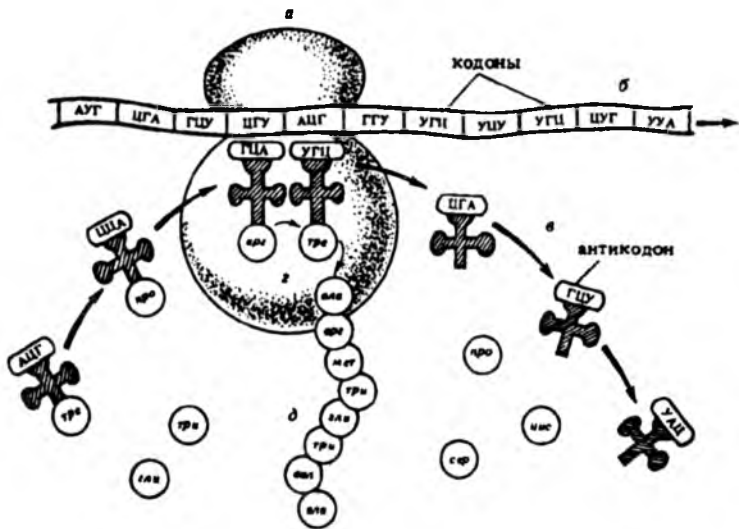


Рис. 1.14. Схема биосинтеза белка:

а — рибосома; б — иРНК; в — тРНК; г — образование пептидной связи; д — растущая полипептидная цепь

кислотой и с АТФ, которая теряет при этом фосфат. Тройной комплекс из фермента, аминокислоты и АМФ называется активированной (богатой энергией) аминокислотой, способной спонтанно образовать пептидную связь, что и приводит к синтезу полипептидов. 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 (кодон); отсюда и его название — антикодон. Таким образом, именно комплексы аминоацил-тРНК считывают информацию, закодированную в иРНК.

Комплекс аминоацил-тРНК с помощью антикодона присоединяется к кодону иРНК на малой субъединице рибосомы. Затем к той же рибосоме прикрепляется второй комплекс в соответствии со следующим кодоном. В рибосоме оказываются две аминокислоты, ориентированные по отношению друг к другу таким образом, что карбоксильная группа одной аминокислоты оказывается рядом с аминогруппой другой аминокислоты. В результате между ними

возникает пептидная связь. Первая тРНК, освободившись от аминокислоты, покидает рибосому. Далее к образованному дипептиду таким же образом пристраивается третья аминокислота, принесенная в рибосому своей тРНК, четвертая и т.д. Все это продолжается до тех пор, пока рибосома не дойдет до одного из трех терминирующих кодонов: УАА, УАГ или УГА. После этого синтез белка прекращается.

Таким образом, последовательность кодонов иРНК определяет последовательность включения аминокислот в цепь белка.

Большое значение имеет участие в этом процессе полисом, что дает возможность молекуле иРНК последовательно присоединяться к ним и служить матрицей для синтеза нескольких одинаковых молекул белка. После завершения синтеза белка иРНК под действием ферментов распадается на отдельные нуклеотиды.

Следовательно, роль нуклеиновых кислот в биосинтезе белков заключается в преобразовании генетической информации, представленной в виде последовательности нуклеотидов ДНК, в структуру молекулы иРНК. Затем происходит синтез белков из аминокислот.

Синтез белковых молекул осуществляется непрерывно и идет с большой скоростью: в одну минуту образуется от 50 до 60 тыс. пептидных связей. Синтез одной молекулы белка длится всего 3 — 4 с. В результате половина белков нашего тела (всего в нем около 17 кг белка) обновляется за 80 дней. За всю свою жизнь человек полностью обновляет весь свой белок около 200 раз.

Каждый этап биосинтеза катализируется соответствующими ферментами и снабжается энергией АТФ. Синтезированные белки поступают в каналы эндоплазматической сети, по которым транспортируются в комплекс Гольджи, а затем используются на нужды клетки.

Авторегуляция химической активности клетки. В процессе длительной эволюции клетки живых организмов выработали в себе способность сохранять свой состав на относительно постоянном уровне независимо от меняющихся условий окружающей среды. Регуляция химической деятельности клетки достигается с помощью ряда процессов, среди которых особое значение имеет изменение структуры самой цитоплазмы, а также структуры и активности ферментов. Регуляция зависит от температуры, степени кислотности, концентрации субстрата, при-

сутствия в растворе некоторых макро- и микроэлементов. Например, 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.

Локальное разрушение плазматической мембраны служит сигналом, запускающим процесс синтеза "строительного" материала — структурных белков и липидов; восстановление структуры мембраны прекращает интенсивный синтез этих веществ. Повышение концентрации глюкозы в крови приводит к усилению выработки гормона поджелудочной железы — инсулина, уменьшающего содержание этого сахара в крови. После снижения уровня глюкозы в крови происходит замедленное выделение гормона.

Таким образом, многочисленные биохимические реакции осуществляются по принципу авторегуляции (саморегуляции): недостаток поступления каких-либо питательных веществ мобилизует внутренние ресурсы организма, а избыток вызывает запасание этих веществ. Благодаря саморегуляции количество всех химических компонентов поддерживается в клетке на постоянном уровне.

1.5. Деление клетки

Все новые клетки образуются путем деления уже существующих. При этом весь материал делящейся (материнской) клетки равномерно распределяется между двумя новыми (дочерними). Появление молодых дочерних клеток обеспечивает достаточно высокий уровень физиологических процессов в организме, поскольку у стареющих клеток он часто заметно снижается.

У одноклеточных организмов деление клеток является и способом их размножения. Многоклеточный организм начинает свое развитие также с одной-единственной клетки. Последовательные ее деления приводят к возникновению многочисленных новых клеток, которые дифференцируются и образуют различные структуры многоклеточного зародыша, а затем и взрослого организма.

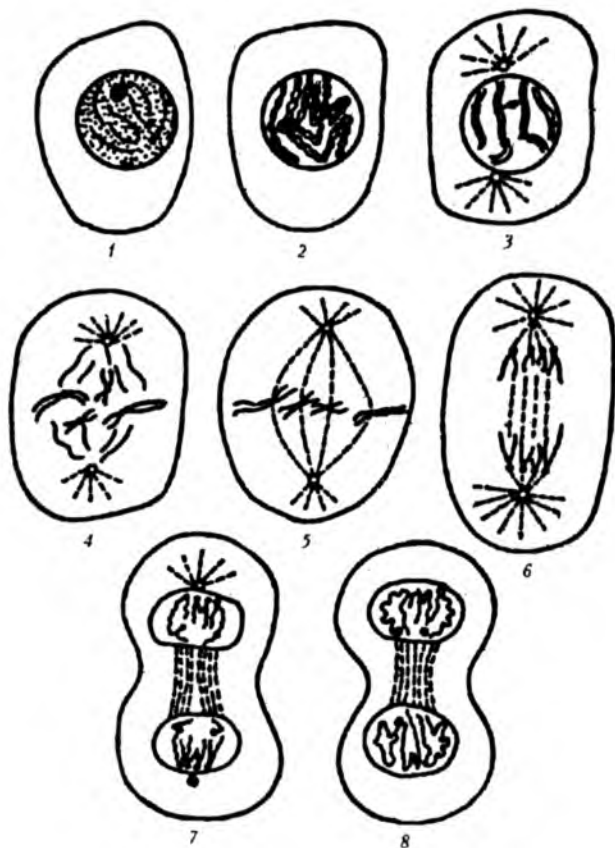


Рис. 1.15. Митоз клетки животного:

- 1 — неделяющаяся клетка; 2, 3 — ранняя и поздняя стадии профазы;
 4, 5 — ранняя и поздняя стадии метафазы; 6 — анафаза;
 7, 8 — ранняя и поздняя стадии телофазы

В зависимости от специализации клетки заметно отличаются друг от друга по продолжительности жизни. Например, нервные клетки после завершения эмбрионального периода развития организма уже не делятся и функционируют на протяжении всей его жизни. Другие клетки, например костного мозга, эпителия, тонкого кишечника, корневого чехлика, эпидермиса, в процессе жизнедеятельности быстро разрушаются и поэтому в этих тканях клетки размножаются непрерывно. Скорость их размножения при развитии организма, а также локализация размножения

находятся под строгим генетическим контролем, определяющим возникновение характерной формы, свойственной представителям данного вида.

Деление клетки начинается с деления ядра. Существует три способа деления — митоз, амитоз и мейоз. В жизни организма эти три способа деления неравноценны. Основным способом деления ядер и образования новых клеток является митоз. Путем митоза возникают все соматические (вегетативные) клетки живых организмов. Амитоз имеет ограниченное распространение. Мейоз связан с процессом размножения грибов, растений и животных и происходит в цикле развития каждого организма при образовании половых клеток и спор.

Митоз, кариокинез, или непрямо́е деление, ядра протекает почти одинаково в клетках животных и растений и свидетельствует о том, что механизм митоза является результатом длительного процесса эволюции. Поскольку деление ядра обычно сопровождается клеточным делением, термин "митоз" часто употребляют в более широком значении, имея в виду и сам митоз, и деление клетки, которое за ним следует.

Процесс развития клетки от начала деления до следующего деления называется *митотическим* или *клеточным* циклом (рис. 1.15), а период между двумя делениями — интерфазой.

Интерфаза предшествует делению клетки и является важным подготовительным периодом. В это время происходит прежде всего удвоение хромосом, в основе которого лежит способность молекул ДНК к репликации. Удвоившаяся хромосома состоит из двух одинаковых половинок (хроматид), соединенных в одной точке — центромере.

Кроме того, в интерфазе удваиваются центриоли клеточного центра и другие органеллы, синтезируются АТФ, все формы РНК и белки, необходимые для построения митотического аппарата, или ахроматинового веретена. После завершения процессов биохимической подготовки клетки к делению начинается митоз.

Митоз является непрерывным процессом, однако его условно разделяют на четыре стадии — профазу, метафазу, анафазу и телофазу, в зависимости от того, где располагаются и как выглядят в этот период хромосомы в световом микроскопе, а также от физико-химического состояния цитоплазмы и ядра.

Профаза начинается с увеличения объема ядра. При этом нити хроматина укорачиваются и уплотняются благодаря спирализации, которая приводит к тому, что в ядре появляются короткие, хорошо видимые в световой микроскоп хромосомы. Каждая хромосома разделена в продольном направлении на две половины (хроматиды), соединенные центромерой. В профазе происходит расхождение сестринских центриолей к полюсам клетки. Между ними начинается формирование ахроматинового веретена.

К концу профазы исчезает ядрышко и растворяется ядерная оболочка, а хромосомы оказываются в цитоплазме.

В *метафазе* спирализация хромосом достигает максимума и укороченные хромосомы перемещаются к центру клетки, где они располагаются в одной плоскости, образуя экваториальную (метафазную) пластинку. В этот период легко подсчитать число хромосом, изучить их морфологические особенности.

В метафазе завершается формирование ахроматинового веретена, которое состоит из нитей двух типов — центральных (опорных) и хромосомных (тянущих). Опорные нити соединяют полюсы клетки между собой, а хромосомные нити — полюсы с центромерами хромосом. Митотический аппарат строится преимущественно из белков (тубулина, актина, миозина и др.).

Анафаза начинается с того, что центромеры делятся и хроматиды каждой хромосомы начинают расходиться к полюсам клетки. Предполагается, что этот процесс обеспечивается сокращением хромосомных нитей. Во время движения хроматиды, которые уже можно назвать дочерними хромосомами, изгибаются наподобие шпильки, концы которой повернуты в сторону экватора клетки. В конце анафазы у каждого полюса находится диплоидный набор хромосом.

В *телофазе* происходят процессы, обратные тем, которые наблюдались в профазе: начинается деспирализация (раскручивание) хромосом, они набухают и вокруг каждого набора хромосом образуется ядерная оболочка. Формируются ядрышки. Вследствие этого возникают два дочерних ядра с таким же набором хромосом, какой имело ядро материнской клетки.

Телофаза обычно сопровождается делением цитоплазмы с образованием двух одноядерных клеток. В живо-

тных клетках цитоплазма делится путем кольцевидной перетяжки с образованием двух отдельных клеток. У растений посредине клетки при участии нитей веретена формируется плазматическая мембрана, которая распространяется к периферии, разделяя клетку пополам. После образования поперечной перегородки каждая дочерняя клетка рядом с ней строит со своей стороны целлюлозную клеточную стенку.

Продолжительность митоза зависит от вида организма, типа ткани, физиологического состояния клетки, внешних условий и колеблется от нескольких минут до 2—8 ч, занимая около $1/25$ времени всего митотического цикла. При повышении температуры среды скорость деления ядра возрастает за счет более быстрого прохождения самых длительных профазы и телофазы.

Биологическое значение митоза заключается в строго равномерном распределении между дочерними клетками материальных носителей наследственности — молекул ДНК, входящих в состав хромосом. Благодаря сохранению одинакового генетического материала у материнской и дочерней клеток в ряду многочисленных клеточных делений обеспечивается их наследственное сходство.

Амитоз, или *прямое деление*, встречается у одноклеточных организмов, а также в некоторых высокоспециализированных с ослабленной физиологической активностью клеток тканей растений и животных. Например, 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.

При амитозе происходит простая перетяжка ядра на две равные или неравные части, а затем клетка делится. Компоненты клетки, в том числе и ДНК, распределяются произвольно.

Амитоз в отличие от митоза и мейоза является самым экономичным способом деления клетки, так как затраты энергии при этом весьма незначительны.

Мейоз — особый тип клеточного деления, которое происходит на определенных этапах жизненного цикла организмов, размножающихся половым путем. Сущность мейоза состоит в том, что из одной материнской клетки с диплоидным набором хромосом возникают четыре гаплоидные клетки — гаметы или споры.

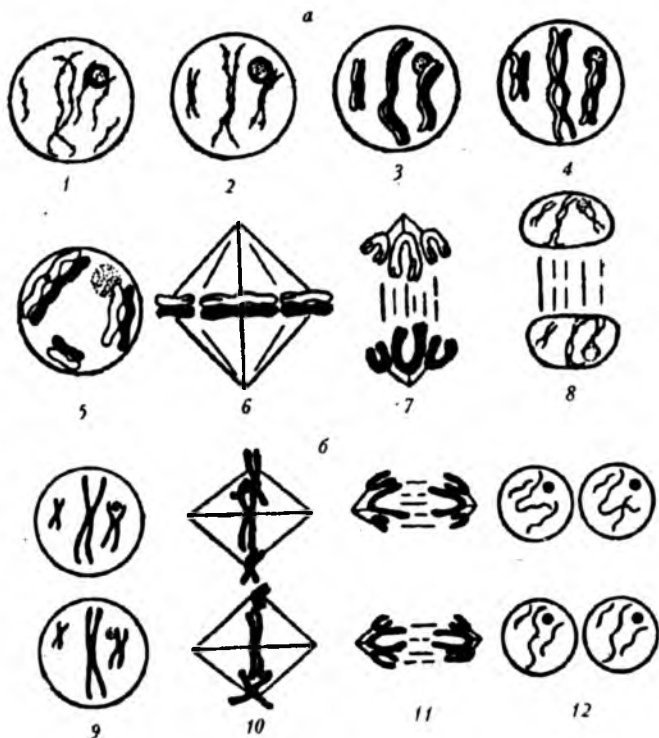


Рис. 1.16. Схема мейоза:

a, б — первое (1–8) и второе (9–12) деления; 1–5 — профаза I; 6 — метафаза I; 7 — анафаза I; 8 — телофаза I; 9 — профаза II; 10 — метафаза II; 11 — анафаза II; 12 — телофаза II

Мейоз включает два последовательных деления клеточного ядра: первое обычно редукционное, сопровождающееся уменьшением (редукцией) числа хромосом вдвое; второе — эквационное (уравнительное), при котором клетки сохраняют гаплоидный набор хромосом. В каждом из них различают те же четыре стадии, что и в митозе, — профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 1.16).

В интерфазе, предшествующей первому делению, удваивается количество ДНК, в результате чего каждая хромосома становится двуххроматидной. Это означает, что в каждом таком ядре перед мейозом содержится эквивалент четырех наборов гомологичных хромосом. Поэтому для образования гамет с гаплоидным набором хромосом необ-

ходимы два ядерных деления, при каждом из которых число хромосом уменьшается вдвое.

Первое мейотическое деление начинается с профазы I, где происходит сближение гомологичных хромосом и их попарное соединение — конъюгация. В некоторых точках четыре хроматиды гомологичных хромосом связаны настолько прочно, что во время последующего расхождения хромосом в этих точках происходит разрыв и обмен отдельными участками хроматид. Это явление получило название *кроссинговера*. После кроссинговера расходятся уже измененные хромосомы, т.е. с другим сочетанием генов. Вот почему дочерние организмы никогда не представляют собой точную копию одного из родителей, а лишь бывают в той или иной мере на них похожи. Конъюгация и кроссинговер — важнейшие генетические процессы, связанные с комбинативным изменением наследственных свойств организма.

В конце профазы I разрушаются ядерная оболочка и ядрышко, формируется ахроматиновое веретено, а гомологичные хромосомы попарно начинают перемещаться к центру клетки.

В метафазе I конъюгированные хромосомы располагаются на нитях веретена деления по экватору таким образом, что центромеры гомологичных хромосом обращены к разным полюсам клетки. В анафазе I гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, расходятся к полюсам клетки. На каждом полюсе собирается половинное число (гаплоидный набор) хромосом. В короткой по продолжительности телофазе I восстанавливаются ядерная оболочка и ядрышко, после чего материнская клетка делится на две дочерние.

В период между первым и вторым делениями мейоза в отличие от обычной интерфазы репродукция хромосом не происходит. Хромосомы уже удвоенные и состоят из сестринских хроматид.

Второе мейотическое деление следует сразу же после первого и сходно с обычным митозом. Профаза II не продолжительная. В метафазе II хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости клетки. В анафазе II осуществляется разделение их центромер и каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой. В телофазе II завершается расхождение сестринских хромосом к полюсам и наступает деление клетки. В результате из двух гаплоидных клеток образуется четыре гаплоидные дочерние клетки.

Редукционное деление является как бы регулятором, препятствующим непрерывному увеличению числа хромосом. Не будь такого механизма, при половом размножении число хромосом удваивалось бы в каждом новом поколении организмов. Другими словами, благодаря мейозу поддерживается определенное и постоянное число хромосом во всех поколениях каждого вида растений и животных.

Кроме того, мейоз способствует увеличению наследственной изменчивости организмов благодаря различным комбинациям хромосом в дочерних наборах. Число возможных комбинаций пар хромосом равно 2^n в степени n , где n — число хромосом в гаплоидном наборе. Например, у человека число возможных комбинаций составляет 2^{23} . Этим объясняется наличие различных половых клеток у одного организма и разнообразие потомства.

Глава 2. РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

2.1. Размножение организмов

Способность к размножению или самовоспроизведению является одним из обязательных и важнейших свойств живых организмов. Размножение поддерживает длительное существование вида, обеспечивает преемственность между родителями и их потомством в ряду многих поколений. Оно приводит к увеличению численности особей вида и способствует его расселению.

Различают два типа размножения: *бесполое* и *половое*. В бесполом размножении участвует только одна родительская особь, которая делится, почкуется или образует споры. Размножение при помощи вегетативных органов (у растений) и частей тела (у животных) называется вегетативным. В случае полового размножения особи нового поколения появляются при участии двух организмов — материнского и отцовского.

Вегетативное размножение основано на способности организмов восстанавливать (регенерировать) недостающие части. Этот способ размножения широко распространен в природе, но с наибольшим разнообразием оно осуществляется у растений, особенно у цветковых.

При делении одноклеточных бактерий, водорослей,

простейших образуются два дочерних организма. У многоклеточных водорослей, грибов, лишайников размножение осуществляется соответственно обрывками нитей, гиф и обломками слоевищ. Примером вегетативного размножения может служить почкование, характерное для некоторых кишечнополостных (гидры) и дрожжевых грибов. Если при этом дочерние особи не отделяются от материнской, могут возникать колонии.

У цветковых растений в природе новые особи могут возникать из вегетативных органов: стебля (кактусы, элодея, ряска, роголистник), листа (фиалка, бегония, лилия, гиацинты), корня (малина, крыжовник, осот, одуванчик), видоизмененных побегов: клубня (картофель), луковицы (лук, чеснок, тюльпан, нарцисс), корневища (пырей, хвощ, иван-чай), усов (земляника) и др. Вегетативное размножение растений широко используется в сельскохозяйственной практике.

У многоклеточных животных в силу высокой специализации клеток организма вегетативное размножение встречается значительно реже. Кроме кишечнополостных оно наблюдается у губок, плоских и некоторых кольчатых червей. У отдельных видов млекопитающих (южноамериканский броненосец) встречается вегетативное размножение зародышей, когда в ранний период эмбрионального развития делящийся зародышевый диск дает начало нескольким особям (от 4 до 8). Подобное можно наблюдать и у человека — однойяйцевые близнецы.

У многих организмов для воспроизводства потомства образуются специализированные клетки — споры, каждая из которых прорастает и дает начало новому организму. *Спорообразование* встречается у простейших (малярийный плазмодий), грибов, водорослей, мхов, плаунов, хвощей, папоротников. У голо- и покрытосеменных растений споры непосредственно в процессе размножения не участвуют.

Споры образуются путем митоза или мейоза в обычных вегетативных клетках материнского организма или специальных органах — спорангиях и представляют собой микроскопические одноклеточные образования.

При любой форме бесполого размножения — частями тела или спорами — наблюдается увеличение численности особей данного вида без повышения их генетического разнообразия: все особи являются точной копией материнского организма. Эта особенность используется человеком для

получения однородного, с хорошими признаками потомства у плодово-ягодных, декоративных и других групп растений. Новые признаки у таких организмов появляются только в результате мутаций.

Половое размножение существенно отличается от бесполого тем, что в данном случае генотип потомков возникает в результате рекомбинации генов, принадлежащих обоим родителям. Это повышает возможности организмов в приспособлении к меняющимся условиям среды.

Половое размножение характеризуется наличием полового процесса, одним из важнейших этапов которого является слияние половых клеток, или гамет, — специализированных гаплоидных клеток. Гаметы различаются по строению и физиологическим свойствам и делятся на мужские (подвижные — сперматозоиды, неподвижные — спермии) и женские (яйцеклетки). В отличие от спор одна гамета за исключением случаев партеногенеза не может дать начало новой особи. Этому предшествует процесс слияния двух половых клеток — оплодотворение, в ре-

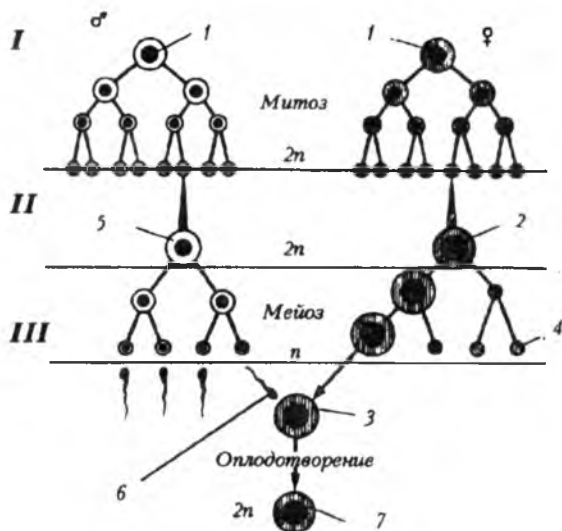
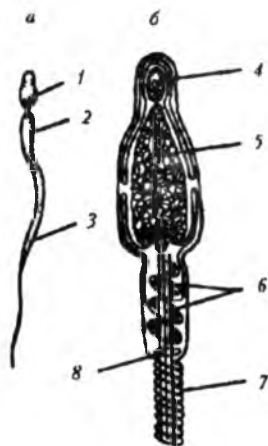


Рис. 2.1. Схема сперматогенеза (а) и овогенеза (б):
 I, II, III — периоды размножения, роста и созревания соответственно;
 1 — первичные половые клетки; 2 — ооциты; 3 — яйцеклетка; 4 — направительное тельце; 5 — сперматоциты; 6 — сперматозоид; 7 — зигота

Рис. 2.2. Общий вид (а) сперматозоида млекопитающих и его строение (б):
 1 — головка; 2 — шейка;
 3 — хвостик; 4 — аппарат Гольджи (акросома); 5 — ядро;
 6 — митохондрии; 7 — осевая нить (жгутик); 8 — центриоли



зультате которого образуется зигота. В дальнейшем из зиготы развивается зародыш нового организма.

Образование половых клеток (гаметогенез) у водорослей, многих грибов и высших споровых растений происходит путем митоза или мейоза в специальных органах полового размножения: яйцеклеток — в оогониях или архегониях, сперматозоидов и спермиев — в антеридиях. У многоклеточных животных развитие яйцеклеток (овогенез) и сперматозоидов (сперматогенез) осуществляется в половых железах — яичниках и семенниках. В процессе формирования половых клеток выделяют три стадии — размножение, рост и созревание (рис. 2.1).

Первичные половые клетки 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. Затем происходит их мейотическое деление, что приводит к образованию четырех гаплоидных клеток.

При сперматогенезе все четыре клетки в дальнейшем превращаются в сперматозоиды. Типичный сперматозоид состоит из головки, шейки и хвостика (рис. 2.2). Головка содержит ядро и незначительное количество цитоплазмы. На кончике головки располагается аппарат Гольджи, преобразованный в кольцевое тельце — акросому. В ней образуются ферменты, растворяющие мембрану яйцеклетки при оплодотворении. В цитоплазме шейки сосредоточены митохондрии, одна или несколько центриолей.

При овогенезе мейотическое деление ядра сопровождается неравным делением цитоплазмы, в результате чего из ооцита развиваются одна крупная яйцеклетка и три маленькие клетки, называемые направительными тельцами, которые вскоре погибают. Биологический смысл формирования направительных телец заключается в необходимости сохранения в яйцеклетке максимального количества желтка, необходимого для развития будущего зародыша. Достигается это за счет утраты трех полноценных хромосомных наборов, входящих в состав направительных телец.

Яйцеклетки многоклеточных животных в зависимости от количества желтка имеют разную величину (у морского ежа — 0,085 мм, у человека — 0,2 мм, у сельдевой акулы — 22 см). Типичное ядро яйцеклетки содержит гаплоидный набор хромосом. В цитоплазме функционируют митохондрии, рибосомы, аппарат Гольджи и слабо развитая эндоплазматическая сеть, накапливается значительное количество нуклеотидов, аминокислот, белков и других компонентов, необходимых для ранних стадий развития зародыша. Яйцеклетка всегда окружена одной или несколькими оболочками, имеющими сложное строение. После периода созревания яйцеклетка готова к оплодотворению.

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*. У одних животных с таким типом оплодотворения обычно не бывает никаких дополнительных половых структур, кроме протоков, выводящих гаметы из организма наружу. Другие же, преимущественно наземные, имеют наружные половые органы для переноса спермальной жидкости из тела самца в тело самки, где и происходит оплодотворение. В данном случае речь идет о *внутреннем оплодотворении*.

У животных в спермальной жидкости находятся миллионы сперматозоидов, каждый из которых активно движется по направлению к яйцеклетке. Как только первый сперматозоид проникает сквозь мембрану яйцеклетки, тут же образуется оболочка оплодотворения, которая не допускает проникновения в яйцеклетку других сперматозоидов. Затем оба ядра движутся навстречу друг другу и сливаются. Так образуется зигота, которая имеет диплоидный набор хро-

мосом. В ядре зиготы все хромосомы вновь становятся парными: в каждой паре гомологичных хромосом одна из них отцовская, другая — материнская. Следовательно, диплоидный набор хромосом, характерный для соматических клеток каждого вида организмов, восстанавливается именно при оплодотворении.

У покрытосеменных растений наблюдается двойное оплодотворение.

Партеногенез (девственное размножение) — это развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки. При диплоидном партеногенезе (у тлей, дафний, коловраток, некоторых ящериц, одуванчика) мейоз не происходит и развитие начинается с диплоидных ооцитов. Такой партеногенез способствует быстрому размножению популяций вида.

При гаплоидном партеногенезе развитие начинается с гаплоидной яйцеклетки. Возникающие при этом организмы либо гаплоидны (самцы пчел — трутни), либо диплоидны. Это наблюдается в том случае, если яйцеклетка сливается с одним из направительных телец или если хромосомы удваиваются без последующего деления ядра и клетки.

Искусственный партеногенез можно вызвать у многих животных, даже млекопитающих, путем воздействия на яйцеклетку временным повышением температуры, различными химическими веществами и физическими факторами.

2.2. Индивидуальное развитие организмов

Из оплодотворенной яйцеклетки начинается индивидуальное развитие организмов — *онтогенез*, которое заключается в постепенной реализации наследственной информации, полученной от родителей. Онтогенез включает весь период жизни особи от зиготы до смерти организма (жизненный цикл). За это время организмы проходят определенный путь развития, в котором 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 у животных, а у растений — до прорастания семян.

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

В результате семи-восьми последовательных митотических делений оплодотворенной яйцеклетки образуются многочисленные (128 и более) бластомеры. При делении дочерние клетки не расходятся и не увеличиваются в размерах. С каждым последующим делением они становятся все меньше, поэтому процесс деления в этом случае носит название *дробления*.

У бедных желтком яиц происходит полное дробление, т.е. делится вся масса яйца (например, у ланцетника). В случае высокого содержания желтка наблюдается частичное дробление — дробится только диск цитоплазмы с ядром, а сам желток остается без изменений (головоногие моллюски, насекомые, костистые рыбы, пресмыкающиеся, птицы). В результате дробления образуется однослойный зародыш — бластула. В типичном случае она напоминает собой полый шарик с эпителиеподобной стенкой (бластодермой) из одного ряда мелких бластомеров и центральной полостью (бластоцелем, или первичной полостью тела), заполненной жидкостью (рис. 2.3).

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

Губки и кишечнополостные заканчивают свое развитие на стадии двух зародышевых листков. У всех остальных многоклеточных животных параллельно с гастрюляцией или после ее завершения (у ланцетника) образуется еще и третий зародышевый листок — мезодерма. Она формируется в виде эпителиального слоя из энтодермы и всегда расположена между экто- и энтодермой в первичной полости тела (см. рис. 2.3).

Во время гастрюляции клетки дифференцируются, т.е. становятся различными как по биохимическому составу, так и по структуре. Биохимическая специализация клеток обеспечивается дифференцированной активностью их генов. Генетическая информация реализуется в конечном итоге через специфические белки, присутствие которых в

клетке определяет, какие реакции будут в ней протекать, будет ли клетка подвижной или нет и др.

Дальнейшая дифференцировка клеток каждого зародышевого листка приводит к образованию одних и тех же тканей и органов у подавляющего большинства животного мира, т.е. *органогенезу*.

Из эктодермы у позвоночных образуются нервная система, органы чувств, покровный эпителий с ее железами и

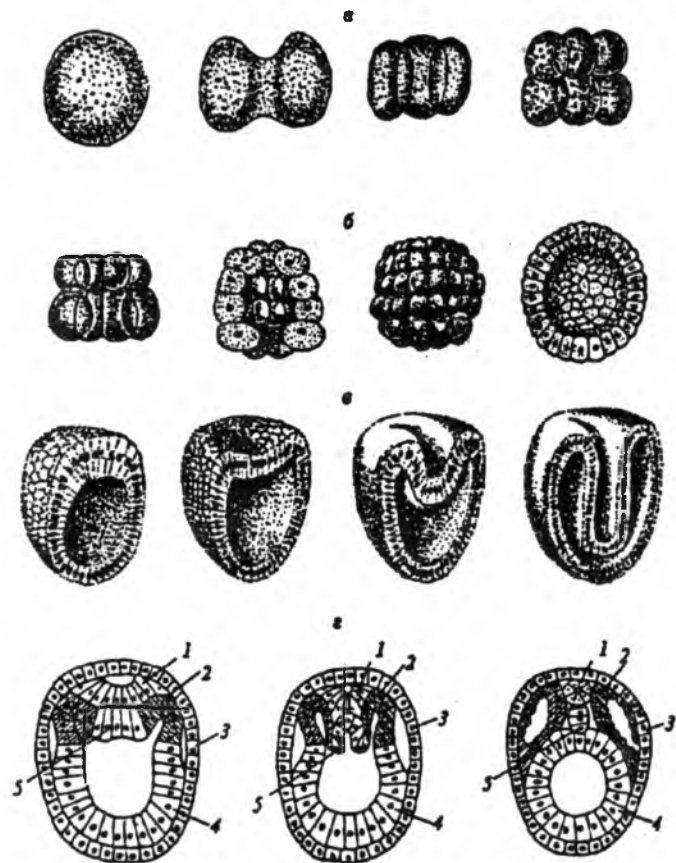


Рис. 2.3. Эмбриональное развитие ланцетника:

- а — начальные фазы развития яйца; б — образование бластулы;
 в — развитие гастролы; г — поперечные срезы через формирующийся зародыш; 1 — нервная трубка; 2 — мезодерма; 3 — эктодерма; 4 — энтодерма; 5 — хорда

производными структурами (хитин, известковые раковины, волосы, перья, когти, копыта и т.п.), у насекомых — передняя и задняя кишка, трахейная система.

Из энтодермы формируются эпителий средней кишки с его придаточными железами (печень и поджелудочная железа у позвоночных, железы средней кишки у многих беспозвоночных, у хордовых — жабры и их производные (легкие, плавательный пузырь и др., а также щитовидная железа); из мезодермы — мышечная, соединительная, хрящевая и костная ткани, кровеносная система, почки, половые железы.

Одновременно с мезодермой из энтодермы образуется хорда — гибкий скелетный тяж, расположенный у эмбрионов всех хордовых на спинной стороне. Впоследствии хорда у всех позвоночных замещается позвончиком и только у некоторых низших позвоночных ее остатки сохраняются между позвонками даже во взрослом состоянии.

Затем 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. Из энтодермы возникают хорда, мезодерма, кишечник и связанные с ним ткани и органы. 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.

В постэмбриональном, или послезародышевом, периоде 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, когда рождающийся организм имеет все основные органы, свойственные взрослому животному (рыбы, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие), и непрямое, когда эмбриональное развитие приводит к образованию личинки, которая по внешним и внутренним признакам

значительно отличается от взрослого организма (плоские и кольчатые черви, ракообразные, насекомые, земноводные). 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 жаберные щели, боковая линия, хвост, двухкамерное сердце, один, как и у рыб, круг кровообращения. Когда личинка достигает определенного уровня развития, происходит ее метаморфоз, в процессе которого вырабатываются признаки взрослого организма. При этом гусеница превращается сначала в куколку, затем в бабочку, а головастик — 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 и 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 их ареала.

Индивидуальное развитие завершается старением и смертью. О механизме старения единой точки зрения пока нет. Ясно только одно, что при старении происходят значительные физиологические изменения, резкое снижение эффективности иммунной системы, что приводит к общему снижению жизненных процессов и устойчивости организма к заболеваниям, а потом и к смерти.

Глава 3. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

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

Наследственность, т.е. способность родительских форм передавать при размножении свои признаки потомству, консервативна, она сохраняет уже возникшие черты и свойства организмов на протяжении многих поколений.

Изменчивость, т.е. способность потомков приобретать новые свойства, отсутствующие у родителей, революционна. Она источник формирования новых признаков и свойств, которые не были присущи предкам данных

форм живых организмов. Изучение этих двух свойств живой природы и составляет предмет генетики.

Основной задачей генетики является изучение следующих проблем: 1) хранение наследственной информации (изучение материальных структур клетки — носителей генетической информации); 2) механизм передачи генетической информации от поколения к поколению клеток или организмов; 3) реализация генетической информации (изучение механизмов становления признаков в онтогенезе под контролем генов и влиянием условий внешней среды); 4) изменение генетической информации (изучение типов, причин и механизмов изменчивости). Кроме того, генетика призвана решать и практические задачи, такие как 1) выбор наиболее эффективных типов скрещивания (отдаленная гибридизация, неродственные или близкородственные скрещивания разных степеней) и способов отбора (индивидуальный, массовый или другие формы отбора); 2) управление развитием наследственных признаков (изучение путей и механизмов влияния на эти процессы с целью содействия формированию наиболее ценных признаков и подавления, по возможности, нежелательных); 3) искусственное получение новых наследственно измененных форм растений и животных, а также разработка мероприятий по защите живой природы, и в первую очередь человека, от вредных мутагенных воздействий внешней среды; 4) разработка методов генетической инженерии для получения высокоэффективных продуцентов различных биологически активных соединений, а в перспективе и ее внедрение в генетику растений, животных и даже человека.

Методы, используемые в генетике, разнообразны, но основной из них — гибридологический, т.е. скрещивание (гибридизация) организмов, отличающихся друг от друга по одному или нескольким признакам с последующим анализом потомства. Он используется на молекулярном (гибридизация молекул ДНК и РНК), клеточном (гибридизация соматических клеток) и организменном (в его классическом варианте) уровнях.

Кроме того, в зависимости от уровня исследования (молекулярный, клеточный, организменный, популяционный) изучаемого объекта (бактерии, растения, животные, человек) и других факторов используются самые разнообразные методы современной биологии, химии, физики и математики. Среди них генеалогический, близнецовый, рекомбинационный, мутационный, популяционный, цитологический, большая группа новейших методов молекулярной биологии и молекулярной генетики.

3.1. Основные закономерности наследования признаков

Особенности метода генетического анализа Менделя. Впервые законы наследования признаков были открыты чешским ученым Г. Менделем в 1865 г. Он положил в основу изучения наследования новые принципы. Для проведения опытов Мендель выбрал, во-первых, удачный объект — горох, у которого, как у самоопылителя, все формы являются практически гомозиготными линиями. Во-вторых, в отличие от своих предшественников для анализа Мендель использовал только один или два контрастных

(альтернативных) признака (белая и красная окраска цветков, желтые и зеленые семена, гладкая и морщинистая поверхность семян и т.д.). В-третьих, он анализировал наследование выбранного признака у потомков гибридов первого, второго и последующего поколений индивидуально. В-четвертых, ученый использовал количественные методы учета и анализа результатов, т.е. подсчитывал количество потомков, несущих различные альтернативные признаки.

Современники Менделя не смогли оценить важность сделанных им выводов, и его законы были забыты. Они были переоткрыты только в 1900 г. одновременно в трех странах: в Голландии — де Фризом, в Германии — К.Корренсом и в Австрии — Э.Чермаком.

Как уже отмечалось, Мендель впервые использовал скрещивание родительских форм, отличающихся по одной (моногибридное), двум (дигибридное) и несколькими парам (полигибридное) признаков.

Моногибридное скрещивание. Скрещивание, при котором родительские формы отличаются только одной парой контрастных, альтернативных признаков, называется моногибридным.

Признак — единица морфологической, физиологической или биохимической дискретности организма, позволяющая отличать его от других организмов. Например, отдельный признак или комплекс признаков — морфологический (синяя окраска венчиков цветков в отличие от лиловой, фиолетовой, красной), физиологический (скороспелость в отличие от позднеспелости у других растений) или биохимический (синтез в клетках растений какого-либо вещества в отличие от растений, не способных к этому синтезу), позволяет однозначно выделить один организм из массы других.

Совокупность всех признаков организма принято называть *фенотипом*.

Признаки проявляются в организме под контролем наследственных факторов, названных в начале XX в. датским биологом В.Иогансенем генами. Совокупность всех генов организма называют *генотипом*.

При скрещивании белоцветковых форм гороха с такими же белоцветковыми Мендель получал во всех последующих поколениях только белоцветковые. Аналогичная ситуация наблюдалась и в случае пурпурноцветковых. При скрещивании же растений гороха, имеющих пурпурные цветки, с белоцветковыми растениями (рис. 3.1) все гибриды первого поколения F_1 имели пурпурные цветки; но при их самоопы-

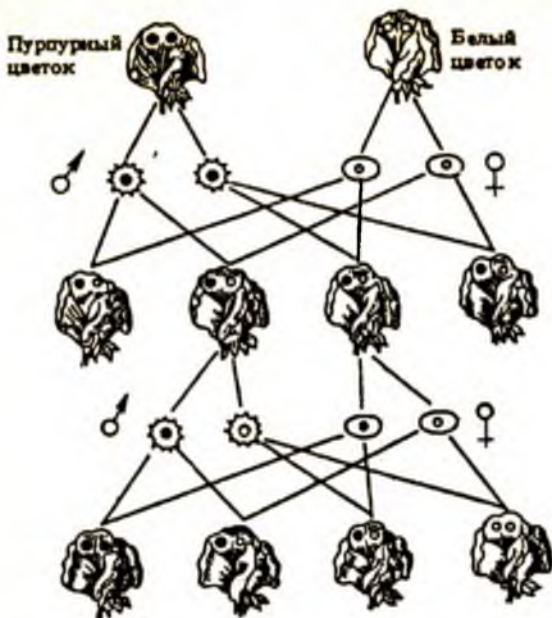


Рис. 3.1. Схема менделевского скрещивания горохов пурпурноцветковых с белоцветковыми: черными кружками обозначены доминантные аллели, белыми — рецессивные

лении среди гибридов второго поколения F_2 кроме пурпурноцветковых растений (три части) появлялись и белоцветковые (одна часть). Это появление двух (или больше) типов потомков у внешне одинаковых родителей называется *расщеплением*. Мендель предположил, что за признак окраски цветков отвечает какой-то наследственный фактор. Родительский фактор белой окраски проявляется только в F_2 . Значит, его должны были иметь и клетки гибридов F_1 , но в скрытом состоянии. Отсюда два важных вывода: 1) наследственные факторы парные; 2) один наследственный фактор может подавлять проявление другого. Он был назван *доминантным*, а другой, подавляемый, — *рецессивным*. Эти два состояния наследственных факторов, или генов, получили название *аллельных*, а само это явление названо аллелизмом. Значит, *аллель* — это форма существования гена. Поскольку каждый аллель контролирует один из пары альтернативных признаков, говорят об ал-

тельных признаках как формах появления гена. Благодаря наличию двух аллелей возможны и два состояния организма: гетеро- и гомозиготное. Если организм содержит оба одинаковых аллеля данного гена, то он называется *гомозиготным* по данному гену (или признаку), а если разных, то *гетерозиготным*.

Таким образом, Мендель, ничего не зная о хромосомах и локализации в них генов, механизмах митоза и мейоза, сумел правильно объяснить результаты своих опытов и сформулировать законы наследования.

Цитологические основы моногибридного скрещивания вытекают из правил поведения хромосом в мейозе и слияния гамет. Общепринятая система записи моногибридного скрещивания (генетическая символика), а также схема поведения хромосом в клетках родителей и гибридов в ходе моногибридного скрещивания приведена на рис. 3.2. После прописной буквы *P* (родители) и двоеточия записывается генотип материнской формы — две буквы (для диплоидных организмов), обозначающие два аллеля, локализованные в соответствующих местах (локусах) каждой из пары гомо-

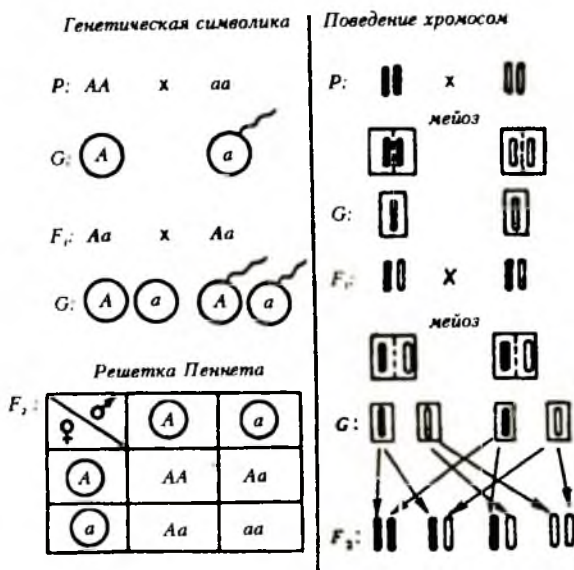


Рис. 3.2. Схема поведения хромосом и аллелей в моногибридном скрещивании

логичных хромосом. После знака умножения (\times — скрещивание) записывается генотип отцовской формы, а строкой ниже, после F_1 , — генотипы потомков первого, ниже — второго, третьего и т.д. поколений. В случае необходимости после буквы G записываются типы гамет, формируемых родительскими организмами.

На схеме видно, что в каждой родительской гамете содержится только одна из пары гомологичных хромосом и, следовательно, только один локализованный в ней из пары аллелей, содержащихся в каждой родительской клетке. Это разделение аллелей произошло в ходе мейоза при формировании гамет, когда хромосомы в профазе первого деления попарно проконъюгировали, а в анафазе — к каждому полюсу отошла только одна из двух гомологичных хромосом.

После оплодотворения в зиготе происходит восстановление диплоидного набора хромосом, и в ходе дальнейшего деления клеток путем митоза в каждой клетке организма окажутся материнская хромосома с аллелью A и отцовская — с аллелью a . Значит, гибрид F_1 будет гетерозиготен и поэтому в ходе мейоза у него будет формироваться два типа гамет: гаметы, несущие доминантный аллель A , и гаметы, несущие рецессивный аллель a . При равновероятном образовании двух типов спермиев у растений или сперматозоидов у животных и двух типов яйцеклеток, а также при их равновероятном слиянии (комбинировании) возникнут четыре типа зигот (а затем и организмов) в равных количествах. По генотипу это будут: доминантные гомозиготы — одна часть, гетерозиготы — две части и рецессивные гомозиготы — одна часть, а по фенотипу — с доминантными признаками (в случае полного доминирования) — три части и с рецессивными — одна часть.

На основании анализа результатов моногибридного скрещивания были сформулированы правило доминирования, правило чистоты гамет, а также первый и второй законы Менделя.

Правило доминирования вытекает из способности одних аллелей (доминантных) подавлять действие других (рецессивных). Различают полное и неполное доминирование. При полном доминировании фенотип гетерозигот соответствует фенотипу родителя с доминантным признаком, а при неполном является промежуточным.

Правило чистоты гамет, установленное Менделем, демонстрирует дискретность гена, несмешиваемость аллелей друг с другом и другими генами. До Менделя было

широко распространено представление о гибридизации (и половом размножении вообще) как о смешении наследственности (типа слияния красной и белой жидкости). Мендель впервые показал, что наследственные факторы в гаметах гибрида первого поколения остаются точно такими же, как у родителей. Они не смешиваются, не претерпевают изменений после совместного пребывания в гибридном организме. Цитологические основы "чистоты гамет" (дискретности аллелей) состоят в локализации аллелей в разных хромосомах каждой гомологичной пары.

Суть закона единообразия гибридов первого поколения (*первый закон Менделя*) заключается в том, что все гибриды первого поколения имеют один и тот же фенотип. В случае полного доминирования это доминантный фенотип, поэтому первый закон Менделя иногда называют *законом доминирования*. Цитологическая основа его состоит в том, что при слиянии единственного типа яйцеклеток от гомозиготной по доминантным аллелям матери и единственного типа спермиев от гомозиготного (рецессивного) отца возможен только один тип зигот — всегда гетерозиготы.

Закон расщепления (второй закон Менделя) гласит: во втором поколении гибридов от скрещивания гомозиготных доминантного и рецессивного родителей наблюдается расщепление на исходные родительские признаки в следующем отношении: три части доминантных и одна рецессивных потомков. Цитологическая основа этого расщепления — распределение в мейозе доминантных и рецессивных аллелей при формировании как мужских, так и женских гамет с последующим их независимым комбинированием, равновероятным слиянием.

Дигибридное скрещивание. Скрещивание, при котором родительские формы отличаются по двум парам альтернативных признаков (по двум парам аллелей), называется *дигибридным*.

Проводя скрещивание гомозиготных родительских форм, имеющих желтые семена с гладкой поверхностью и зеленые семена с морщинистой, Мендель получил все растения с желтыми гладкими семенами и сделал вывод, что эти признаки являются доминантными. Во втором поколении после самоопыления гибридов F_1 он наблюдал следующее расщепление: 315 желтых гладких, 101 желтых морщинистых, 108 зеленых гладких и 32 зеленых морщинистых. Используя другие гомозиготные родительские формы

(желтые морщинистые и зеленые гладкие), Мендель получил аналогичные результаты и в первом, и во втором поколениях гибридов, т.е. расщепление во втором поколении в отношении 9 : 3 : 3 : 1 (рис. 3.3). Он сделал вывод о том, что оба признака могут комбинироваться в любых вариантах, другими словами, признаки наследуются независимо друг от друга. Это подтвердили и результаты математического анализа: расщепления по каждой паре альтернативных признаков были одинаковы и подчинялись закономерностям моногибридного наследования. Так, из 556 семян желтых было 416, а зеленых — 140 (3 : 1), гладких



		♂			
		AB	Ab	aB	ab
F ₂ :	♀ AB	AB AB Желтые круглые	Ab AB Желтые круглые	ab AB Желтые круглые	ab AB Желтые круглые
	Ab	AB Ab Желтые круглые	Ab Ab Желтые морщинистые	aB Ab Желтые круглые	ab Ab Желтые морщинистые
	aB	AB aB Желтые круглые	Ab aB Желтые круглые	aB aB Зеленые круглые	ab aB Зеленые круглые
	ab	AB ab Желтые круглые	Ab ab Желтые морщинистые	aB ab Зеленые круглые	ab ab Зеленые морщинистые

Рис. 3.3. Дигибридное скрещивание горохов, различающихся по форме и окраске семян

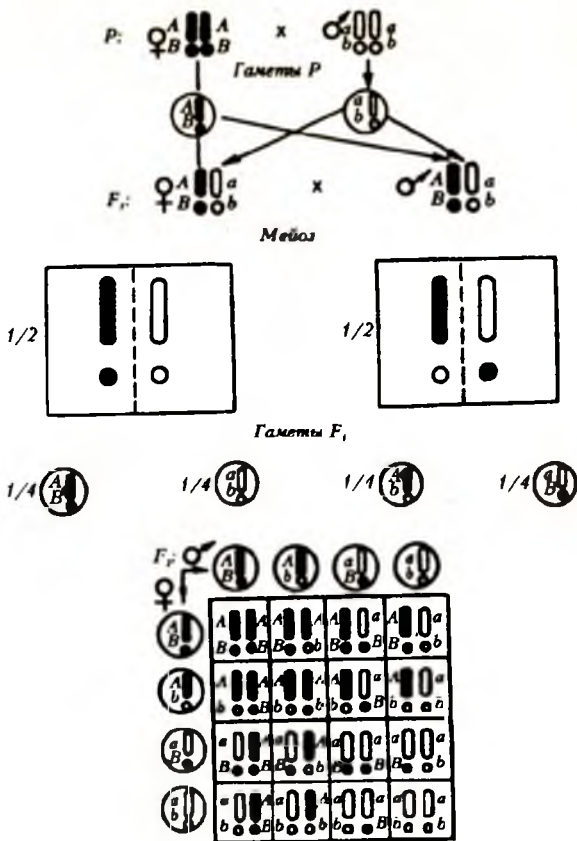


Рис. 3.4. Цитологические основы расщепления признаков при дигибридном скрещивании

— 423, а морщинистых — 133 (3 : 1). Следовательно, признаки, наследуемые от родителей, комбинируются у их потомков независимо друг от друга.

Закон независимого наследования признаков, или независимого комбинирования генов (третий закон Менделя), гласит, что каждая пара аллельных генов (и альтернативных признаков, контролируемых ими) наследуется независимо друг от друга. Отметим, что закон действителен только для генов, локализованных в разных парах гомологичных хромосом. Рассмотрим поведение хромосом при дигибридном скрещивании (рис. 3.4).

Цитологические основы закона независимого наследования признаков, как и первых двух законов, вытекают из анализа поведения хромосом. На рисунке материнские хромосомы изображены темными с доминантными аллелями $AABB$, а отцовские — светлыми с рецессивными аллелями $aabb$, что позволяет следить за их поведением при формировании гамет в мейозе и при их слиянии в зиготы. Гомозиготные родители формируют только один тип гамет, содержащих полный гаплоидный набор хромосом. Каждая хромосома содержит только один ген, способный независимо комбинироваться с генами других хромосом. Поэтому максимально доступное для одновременного анализа в одном скрещивании число свободно комбинирующихся генов у каждого вида равно гаплоидному набору хромосом (у дрозофилы — 4, у человека — 23 и т.д.).

При слиянии гамет родителей образуется единообразное (согласно первому закону Менделя) первое поколение, которое будет образовывать уже четыре типа гамет: два родительских (отцовского и материнского) и два рекомбинантных, содержащих один отцовский ген и один материнский (Ab и aB). Это соответствует двум равновероятным вариантам расположения хромосом в мейозе и их расхождения к полюсам: $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$ и $\frac{A}{a} \frac{b}{B}$ (см. рис.3.4). Поэтому

образование всех четырех типов гамет равновероятно, т.е. все они образуются в равных количествах, как яйцеклетки, так и спермии. По решетке Пеннета получим 16 возможных вариантов зигот, а значит, и потомков. Они распадаются на четыре фенотипических класса: доминантные по обоим признакам — 9 частей, доминантные по первому и рецессивные по второму признаку — 3 части, рецессивные по первому и доминантные по второму — 3 части и рецессивные по обоим признакам — 1 часть. Генотипических классов — девять: $1AABB$, $2AABb$, $1AAbb$, $2Aabb$, $4AaBb$, $2AaBB$, $1aaBb$, $2aaBb$, $1aabb$.

Статистический характер расщепления определяется вероятностным характером комбинирования в мейозе хромосом, а значит, и заключенных в них генов. Поэтому законы расщепления для любого числа генов при полигибридном скрещивании могут быть выведены математически. Действительно, число типов гамет (и число фенотипов) при моногибридном скрещивании равно 2, при дигибридном — 4 (2^2), а при полигибридном — 2^n ; число генотипов равно соответственно 3, $3^2(9)$ и 3^n ; расщепление по фенотипу — для моно-

гибридного 3 : 1, дигибридного — 9 : 3 : 3 : 1 (3 : 1)² и для полигибридного — (3 : 1)ⁿ.

Поскольку характер расщепления статистический, полученные экспериментальные данные редко соответствуют абсолютно точно теоретически ожидаемым, например 3:1 или 9 : 3 : 3 : 1 и т.д. (см. результаты Менделя). Специальные методы статистической обработки позволяют установить достоверность соответствия практически полученных результатов теоретически ожидаемым.

Анализирующее скрещивание. В случае полного доминирования судить о генотипе организма по его фенотипу невозможно, так как и доминантная гомозигота (*AABB*) и гетерозигота (*AaBb*) будут обладать фенотипически доминантными признаками. Для того чтобы отличить доминантную гомозиготу от гетерозиготы, применяется анализирующее скрещивание, т.е. скрещивание исследуемого организма с рецессивной гомозиготой.

Проведем дигибридное анализирующее скрещивание: *AaBb* × *aaabb*. Так как дигетерозигота образует четыре типа гамет (*AB*, *Ab*, *aB*, *ab*) в равных отношениях (по 25 %), то при слиянии этих яйцеклеток с единственным типом спермиев, образуемых двойным рецессивом (*ab*), получим по 25 % четырех типов потомков: *AaBb*, *Aabb*, *aaBb*, *aabb*, т.е. фенотипически те же, что и при обычном дигибридном скрещивании, но в другом соотношении. Вместо расщепления 9 : 3 : 3 : 1 при анализирующем скрещивании имеем расщепление 1 : 1 : 1 : 1.

Если бы анализируемая форма была не дигетерозиготной, а, например, доминантной гомозиготной, то результат был бы другой: скрещивание *AABB* × *aaabb* дает в первом поколении гибрид *AaBb*. Если же анализируемая форма является гетерозиготной только по одному из генов, а по второму гомозиготной (причем совершенно неважно, доминантной или рецессивной), результат будет другим. Так, *Aabb* × *aaabb* дает расщепление только по первому гену 1 : 1, т.е. *1Aabb* : *1aabb*; по второму гену от скрещивания рецессивных гомозигот расщепления нет. И наоборот, скрещивание *AaBb* × *aaabb* дает расщепление только по второму гену 1 : 1, т.е. *1AaBb* : *1Aabb*, а по первому гену от скрещивания доминантной и рецессивной гомозигот расщепления нет, все потомки гетерозиготны.

Таким образом, анализирующее скрещивание позволяет определить генотип особей с доминантным фенотипом. При таком скрещивании каждый аллель анализируемой формы проявляется на фоне второго рецессивного аллеля: доминан-

тный потому, что подавляет действие рецессивного, а рецессивный потому, что находится в гомозиготном состоянии. Поскольку проявляется каждый аллель, получим расщепление 1 : 1 по каждому гетерозиготному фактору.

3.2. Генотип как целостная исторически сложившаяся система

При формировании представлений о связи между геном и признаком изначально предполагалось, что каждому признаку соответствовал особый детерминант (наследственный фактор), который обуславливал развитие своего признака. Однако такие прямые и однозначные связи гена с признаком на самом деле скорее исключение, чем правило. Было установлено, что на один признак могут влиять многие гены 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, было показано, что при развитии организма (в онтогенезе) проявляется действие скорее не отдельных генов, а всего генотипа как целостной системы со сложными связями и взаимодействиями ее компонентов. Более того, эта система не является застывшей, она динамична, меняется, совершенствуется во времени, в результате мутаций появляются новые аллели или гены. Могут формироваться также новые хромосомы и даже новые геномы. Вновь возникшие гены могут сразу же вступать во взаимодействие с уже имевшимися генами или менять, модифицировать характер работы последних, даже будучи рецессивными, т.е. не проявляясь сами по себе непосредственно.

Таким образом, в каждый конкретный промежуток времени у каждого вида растений и животных генотип проявляет себя как исторически сложившаяся к данному моменту целостная система.

Характер проявления гена может изменяться под влиянием различных факторов. Законы Менделя отражают законы наследования, т.е. передачи генов в ряду поколений, только при обязательном соблюдении двух условий: гены должны быть локализованы в разных парах гомологичных хромосом (это дает им возможность независимо комбинироваться и наследоваться) и за каждый признак должен отвечать только один ген. Однако это далеко не всегда так. Для того чтобы убедиться в том, что характер

проявления генов разнообразен, рассмотрим свойства генов и особенности их проявления в признаках:

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

2) ген специфичен в своем проявлении, т.е. отвечает за строго определенный признак (на молекулярном уровне каждый ген отвечает за синтез одного конкретного белка или полипептидной цепочки);

3) ген может действовать градуально, т.е. может усиливать степень проявления признака (например, увеличивать количество синтезируемого вещества) 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; при этом чаще всего наблюдается усиление или ослабление признаков — в таком случае это кумулятивное (накопительное) действие гена, которое обуславливает проявление так называемых количественных признаков;

6) ген может вступать во взаимодействие с другими генами, что приводит к появлению новых признаков. Поскольку гены дискретны и специфичны, они взаимодействуют не непосредственно, а продуктами своих реакций — веществами, синтезированными под их контролем;

7) действие гена может быть модифицировано изменением его местоположения в хромосоме (эффект положения) или условиями внешней среды и другими факторами.

Множественное, или плейотропное, действие генов — это способность гена воздействовать на несколько признаков одновременно. Плейотропия обусловлена тем, что обмен веществ представляет собой сложные метаболические цепи реакций синтеза, превращения и распада. Каждое звено этой цепи контролируется отдельным геном. Мутация любого из них чаще всего затрагивает не один какой-то признак, а несколько и тем самым может влиять на жизнеспособность ее носителей. Причиной этого явления может быть и нарушение синтеза только одного фермента, но участвующего во многих биохимических реакциях. Примером плейотропного действия гена у человека является болезнь серповидноклеточная анемия. Мутация по этому гену приводит к замене всего лишь одной аминокислоты в молекуле гемоглобина, что изменяет форму эритроцитов (они приобретают серповидную форму

вместо двояковогнутого диска) и вызывает нарушения в сердечно-сосудистой, пищеварительной и нервной системах. В гомозиготном состоянии эта мутация является летальной в детском возрасте.

Гены с плейотропным летальным действием приводят к расщеплению, не соответствующему законам Менделя (2 : 1 вместо 3 : 1). Это наблюдается при наследовании платиновой (белая) окраски меха у лисиц, окраски меха ширази (серая) у овец и др. Например, при скрещивании гетерозиготных платиновых лисиц ($Pp \times Pp$) получим две части платиновых (Pp) и одну просто бурых (pp), потому что доминантные (PP) гомозиготы погибают на эмбриональных стадиях развития.

Аллельные взаимодействия генов. Явление, когда за один признак отвечает 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 типы аллельных взаимодействий: доминирование, неполное доминирование, градуальное действие генов, сверхдоминирование и кодоминантность.

Доминирование — это такой тип взаимодействия двух аллелей одного гена, когда один из них полностью исключает проявление действия другого. Это возможно при условии, если 1) доминантный аллель в гетерозиготном состоянии обеспечивает синтез продуктов, достаточный для проявления признака такого же качества и интенсивности, как и в состоянии доминантной гомозиготы у родительской формы, и 2) рецессивный аллель совсем неактивен либо продукты его активности не взаимодействуют с продуктами активности доминантного аллеля. Примером полного доминирования является доминирование красной окраски цветков у гороха над белой, желтой окраски семян над зеленой, высокого роста растений над карликовостью, карих глаз над голубыми, темных волос над светлыми, вьющихся над прямыми у человека и т. д.

Неполное доминирование, или *промежуточное наследование*, наблюдается в том случае, если признак у гибрида (гетерозиготы) является фенотипически промежуточным между родительскими формами. Механизм его состоит в том, что рецессивный аллель неактивен, а степень активности доминантного аллеля недостаточна для того, чтобы обеспечить нужный уровень проявления признака, соответствующий доминантной гомозиготе (родительской форме). Примером неполного доминирования является наследование окра-

ски цветков у ночной красавицы (рис. 3.5). Как видно из схемы, доминантная гомозигота имеет красную окраску цветков, рецессивная — белую, а гибрид F_1 — промежуточную между родительскими формами розовую окраску. При неполном доминировании расщепление по фенотипу во втором поколении всегда соответствует расщеплению по генотипу (1 : 2 : 1 при моногибридном скрещивании), так как каждому генотипу отвечает определенный фенотип.

Градуальное действие генов в некотором смысле по молекулярному механизму совпадает с неполным доминированием. Рассмотрим пример, иллюстрирующий градуальное действие гена. Поскольку эндосперм семени развивается из триплоидного ядра (диплоидного вторичного ядра зародышевого мешка, слившегося с гаплоидным спермием), его клетки триплоидны, а значит, содержат по три аллеля каждого гена. У кукурузы ген Y отвечает за накопление витамина А в клетках эндосперма. Было установлено, что при наличии в эндосперме двух доминантных аллелей Y , т.е. YYy , количество витамина А в 2, а при трех YYY — в 3 раза больше, чем при наличии одного доминантного аллеля (Yyy).

Сверхдоминирование — это более сильное проявление признака у гетерозиготной особи Aa , чем у любой из гомозигот (AA и aa). Согласно одной из гипотез, это явление лежит в основе гибридной силы организма, т.е. гетерозиса (см. § 3.7).

Кодоминантность — участие обоих аллелей в определении признака у гетерозиготной особи. Классическим примером кодоминантности может служить наследование IV группы крови у человека (группа АВ). Эритроциты людей этой группы имеют как антигены типа А (детерминируемые геном I^A , имеющимся в одной из хромосом клетки), так и антигены типа В (детерминируемые геном I^B , присутствующим в другой гомологичной хромосоме). Таким образом, здесь проявляют свое действие оба аллеля — I^A (в гомозиготном состоянии контролирует II группу крови, группу А) и I^B (в гомозиготном контролирует III группу крови, группу В).

Следует отметить, что ген может иметь не два, а большее число аллелей. В данном случае у гена I их три: I^0 , I^A и I^B . Однако есть гены, имеющие десятки аллелей. Это явление называется *множественным аллелизмом*, а все аллели одного гена — серией множественных аллелей, из которых каждый диплоидный организм может иметь любые, но только два аллеля. Между этими аллелями возможны все перечисленные варианты аллельных взаимодействий.

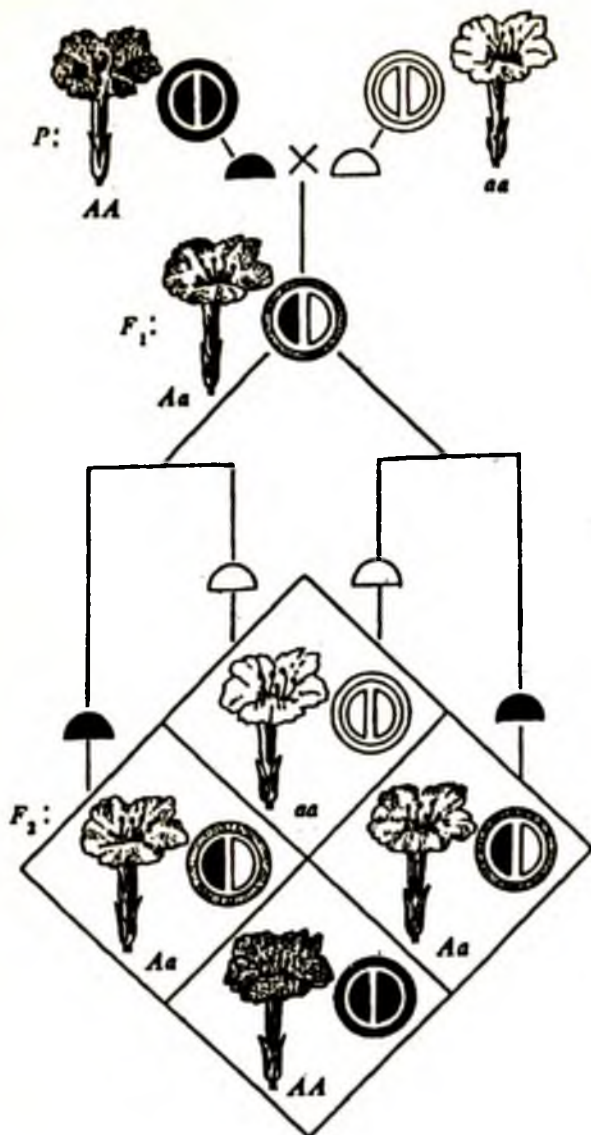


Рис. 3.5. Наследование окраски цветков у ночной красавицы (неполное доминирование)

Таким образом, разные аллели одного гена могут проявлять свое действие независимо друг от друга, оказывать модифицирующее влияние или находиться в антагонистических отношениях (доминирование).

Неаллельные взаимодействия генов. Среди неаллельных взаимодействий генов можно выделить следующие типы: кооперацию, или новообразование, комплементарность, эпистаз и полимерию.

Явление кооперации генов обычно рассматривается на примере наследования формы гребней у кур. У некоторых пород кур имеется ген *P*, обуславливающий развитие гребня гороховидной формы, у других — ген *R*, контролирующий его розовидную форму. Рецессивные аллели и в том, и в другом случае детерминируют формирование простого листовидного гребня. Если скрещивать кур с розовидным гребнем и петухов с гороховидным (или наоборот), то в первом поколении все куры будут иметь ореховидный гребень (рис. 3.6). Таким образом, при совместном действии гена *P*, имеющего собственное фенотипическое проявление, и гена *R*, контролирующего собственный признак — розовидную форму гребня, появляется новый, третий признак (новообразование). Он не может проявиться под контролем любого из этих генов в отдельности, а только при их совместном действии, т.е. при кооперации. Рассматривая механизм этого типа взаимодействия генов, следует подчеркнуть, что оба гена дискретны, специфичны, контролируют синтез своего ферментативного белка, каждый из которых обеспечивает осуществление конкретной реакции.

Таким образом, кооперация, или новообразование, — это такой тип взаимодействия двух или нескольких генов, при котором доминантные аллели, имеющие собственное фенотипическое проявление, при совместном действии обуславливают появление нового, третьего признака.

Комплементарное взаимодействие обусловлено так называемыми дополнительными генами, т.е. генами, которые могут вызывать проявление признаков только при совместном действии, дополняя работу друг друга. Сам по себе ни один из этих генов фенотипического проявления не имеет. Комплементарность — самый распространенный тип взаимодействия генов. Известно, что синтез большинства сложных соединений представляет собой процесс многоэтапный и каждый этап данного процесса, контролируемый особым ферментом, детерминируется

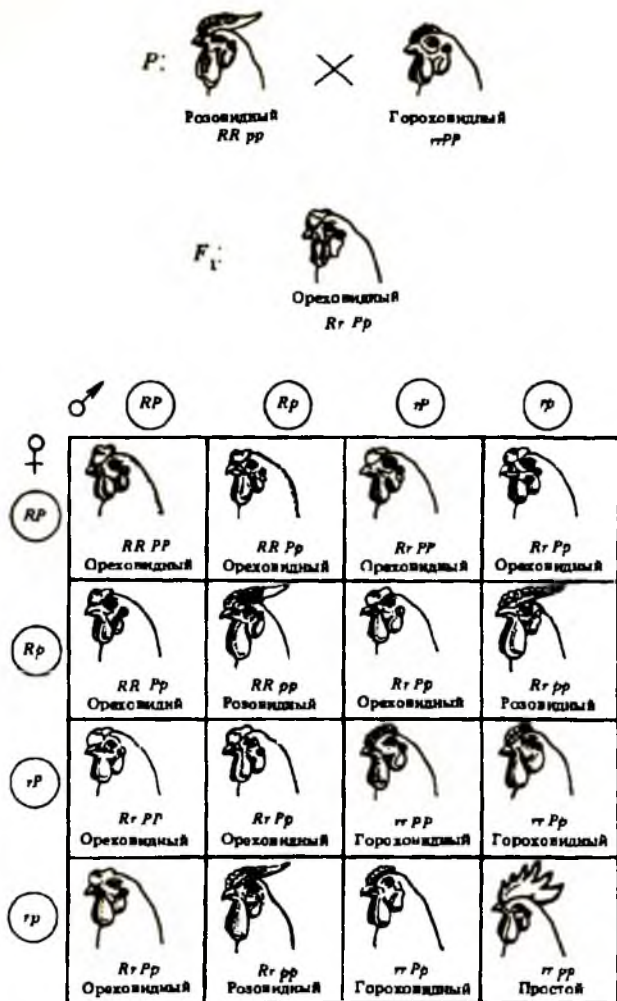


Рис. 3.6. Наследование формы гребня у кур

отдельным геном. Примером такого процесса является наследование окраски цветков у душистого горошка (рис. 3.7). При скрещивании двух белоцветковых форм $AAbb \times aaBB$ в F_1 получим все растения с пурпурными цветками, а в F_2 наблюдается расщепление на пурпурно- и

белоцветковые формы в отношении 9 : 7. Окрашенные цветки имеют только растения, несущие доминантные аллели обоих генов. Чтобы представить себе механизм взаимодействия генов, обратим внимание на то, что каждый доминантный аллель контролирует какой-то один участок цепи биосинтеза пурпурного пигмента, обуславливающего окраску цветка (рис. 3.8). Поэтому естественно, что синтез пигмента и, следовательно, окраска цветка возможны только при наличии обоих доминантных аллелей. Отсутствие любого из них приводит к отсутствию

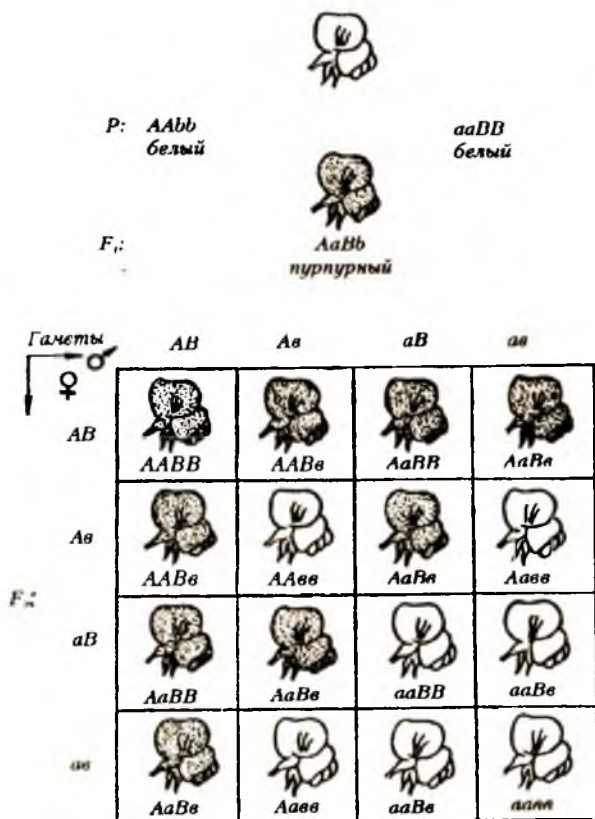


Рис. 3.7. Наследование окраски цветков у душистого горошка



Рис. 3.8. Схема механизма комплементации при синтезе пигмента в пурпурных цветках (а) и его нарушения при рецессивном состоянии генов (б): A^- , B^- , — комплементарные гены; a , b — ферменты; А, Б, П — исходный, промежуточный и конечный (пигмент) продукты соответственно



контролируемого им фермента (a или b) и блокирует синтез пигмента на одном из этапов.

Эпистаз — это такой тип взаимодействия генов, при котором доминантный аллель одного гена подавляет действие как доминантного, так и рецессивного аллелей другого гена. Рассмотрим проявление эпистаза на примере наследования

оперения у кур (рис. 3.9). Ген C контролирует окраску оперения (cc — белое оперение), а ген I — ген-ингибитор (подавитель) гена окраски (тоже белое оперение). При скрещивании белых кур породы леггорн ($CCII$) с белыми курами породы виандот ($ccii$) в F_1 все белые, а в F_2 — 13 частей белых и 3 части окрашенных, т.е. окрашенное оперение только у тех, которые имеют доминантный ген окраски C , не блокированный наличием гена-ингибитора I . Белое оперение наблюдается у кур, у которых отсутствует ген окраски, а также у кур, имеющих доминантный аллель гена-ингибитора.

Эпистаз можно сравнить с полным доминированием. И в том, и в другом случае наблюдается подавление одного аллеля другими. Однако при эпистазе это аллели разных генов, а при доминировании — аллели одного гена.

Полимерия — это такой способ взаимодействия генов, при котором несколько генов, обладающих однозначным (аналогичным) действием, отвечают за наследование одного и того же признака. Такие гены называются полигенами, полимерными, или множественными, генами. Если при этом для полного проявления признака достаточно одного доминантного аллеля (любого из 4, 6, 8 или больше доми-

нантных аллелей), то это некумулятивная полимерия. Например, у пастушьей сумки для формирования треугольных стручков достаточно наличия одного аллеля *A* из четырех возможных. Округлый стручок формируется только при генотипе *aabb*. Если же каждый доминантный аллель усиливает степень проявления признака, то это кумулятивная полимерия. В отличие от градуального действия гена здесь наблюдается не только суммирование действия аллелей одного гена, но и аллели разных генов обладают накопительным действием. Полигены контролируют наследование всех хозяйственно ценных признаков, обуславливающих урожайность (массу семян, плодов, их количество) и качество урожая (количество белков, жиров, витаминов, сахаров в плодах и семенах, в клубнях и

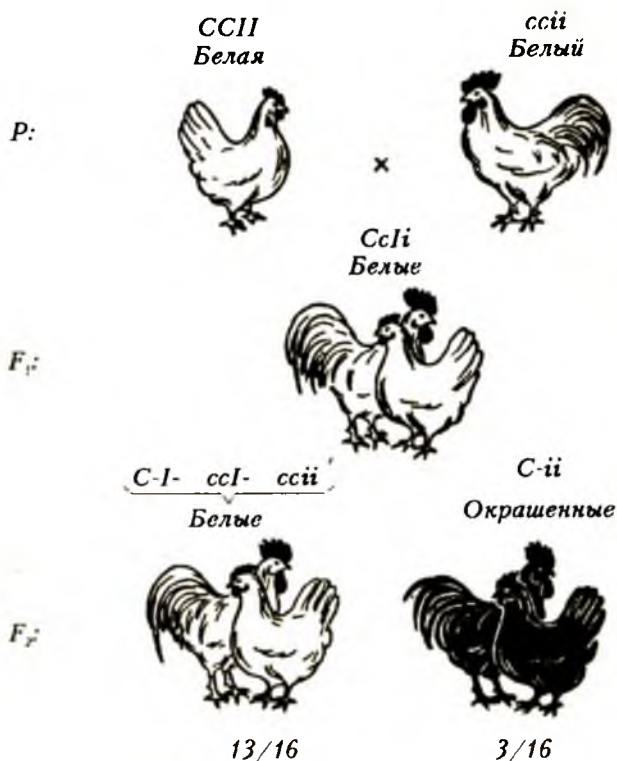


Рис. 3.9. Наследование окраски оперения у кур

листьях) сельскохозяйственных растений, продуктивность животных, а также многие важные параметры физической силы, здоровья и его умственных способностей. Все эти признаки называются количественными. В значительной степени они подвержены влиянию условий внешней среды, условий выращивания растений и животных, воспитания человека.

Рассмотрев особенности проявления признаков в индивидуальном развитии, мы убедились, что связь между геном и признаком весьма сложная. На проявление каждого признака действует, как правило, не один ген, а система генов, возможно, весь генотип. При этом характер влияния разных генов и аллелей одного гена на признак может быть разнообразным: он может быть различным по способу и степени влияния, гены могут оказывать влияние на проявление одного и того же признака независимо друг от друга, вступать в антагонистические взаимодействия, кооперироваться, а также, дополняя действие друг друга, контролировать цепи последовательных метаболических реакций.

Вся эта сложная система взаимодействий, выработанная в ходе эволюционного процесса под контролем естественного отбора, представляет собой единую целостную и гармоничную систему — генотип, который всегда реализуется в конкретных условиях среды при его взаимодействии с этими условиями.

Таким образом, проявление большей части признаков не является результатом строго однозначной детерминации признака единственным наследственным фактором, а представляет собой результат влияния целого комплекса взаимодействующих генов и условий внешней среды на формирование каждого конкретного признака.

3.3. Хромосомная теория наследственности

В 1902 г. независимо друг от друга американский цитолог У.Сеттон и немецкий цитолог и эмбриолог Т.Бовери высказали предположение о том, что гены расположены в хромосомах. Их утверждение базировалось на косвенных фактах параллелизма в поведении генов и хромосом в ходе формирования гамет (в частности, в мейозе), оплодотворения, а также их парности и т.д. Однако экспериментальное доказательство локализации

конкретных генов в конкретных хромосомах было получено американским генетиком Т. Морганом только в 1910 г. и послужило основой для создания им хромосомной теории наследственности.

Формированию этой теории способствовали факты, открытые при изучении генетики пола и главным образом отмеченные при этом различия в наборе хромосом (их числе и морфологии) у организмов различных полов.

Генетика пола. Человека издавна интересовал механизм определения пола. В эпоху, предшествовавшую возникновению генетики, были выдвинуты десятки гипотез, пытавшихся объяснить причины появления особей разного пола, причем всегда в равном количестве.

По мере изучения механизма детерминации пола выделились несколько типов его определения, наиболее изученным из которых является хромосомное.

Хромосомное определение пола — это наиболее распространенный механизм, связанный с наличием особых половых хромосом, детерминирующих формирование мужского и женского полов (все остальные хромосомы, не связанные с определением пола, называются аутосомами). Пол, содержащий различные половые хромосомы (X и Y) и, следовательно, образующий в ходе мейоза разные гаметы (половина с X -хромосомой и половина с Y -хромосомой), называется гетерогаметным полом, а пол, содержащий в каждой клетке одинаковые половые хромосомы (X -хромосомы), — гомогаметным. Различают следующие типы хромосомного определения пола (рис. 3.10): XY , XO , ZW и ZO .

При гетерогаметности мужского пола самцы содержат либо одну X -, либо X - и Y -хромосомы, а самки — две X -хромосомы. В этом случае различают два типа определения пола — XY - и XO -типы. XY -тип, или тип дрозофилы и человека, — самый распространенный способ определения пола, характерный для млекопитающих, большинства позвоночных и некоторых беспозвоночных. XO -тип встречается у большинства прямокрылых, клопов, жуков, пауков. Самки содержат две X -хромосомы, а самцы — одну.

При гетерогаметности женского пола (самцы содержат две $Z(X)$ -хромосомы, а самки — либо $Z(X)$ и $W(Y)$, либо одну $Z(X)$) выделяют также два типа определения пола — ZW и ZO . ZW -тип встречается у птиц, некоторых рыб, бабочек и других животных, а ZO -тип — у некоторых молей и других беспозвоночных.

Определение пола по плоидности встречается у пчел.

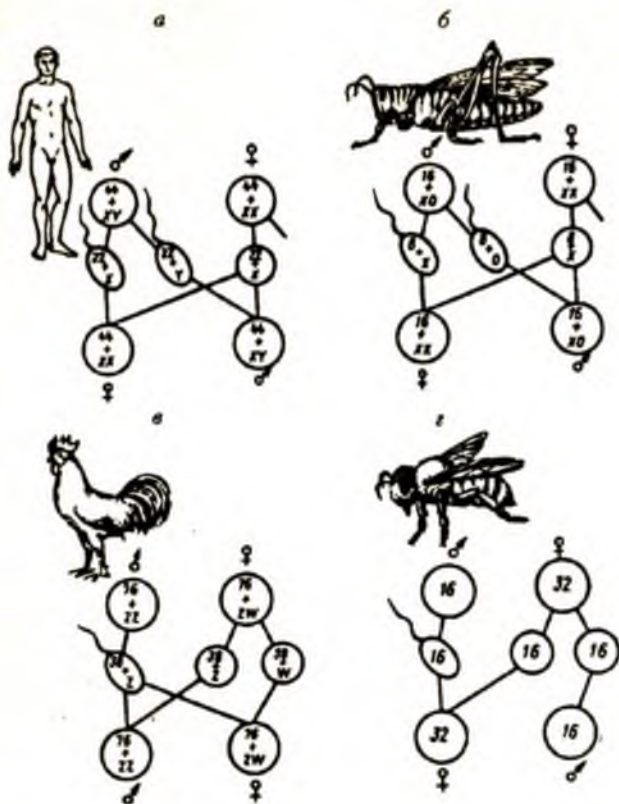


Рис. 3.10. Основные типы определения пола:
 а — XY; б — XO; в — ZW; з — по плоидности

Самки пчел диплоидны, а самцы — гаплоидны, так как развиваются партеногенетически из неоплодотворенных яйцеклеток (см. рис. 3.10, з).

Механизм хромосомного определения пола изучен у многих видов. Проведем анализ схемы определения пола у дрозофилы. В ходе мейоза у самок образуется один тип гамет, содержащих гаплоидный набор аутосом и одну X-хромосому. Самцы образуют два типа гамет, половина из которых содержит три аутосомы и одну X-хромосому, а половина — три аутосомы и одну Y-хромосому (3A + X и 3A + Y). Таким образом, самцы гетерогаметны, а самки гомогаметны. При оплодотворении яйцеклеток (3A + X)

спермиями с X-хромосомами будут формироваться особи женского пола ($6A + XX$), а от слияния яйцеклеток со спермиями, несущими Y-хромосому, будут развиваться самцы ($6A + XY$). Так как число мужских гамет, несущих X- и Y-хромосомы, одинаково, то и количество самцов и самок тоже одинаково.

Таков же механизм хромосомного определения пола у человека, клетки которого содержат 44 аутосомы и две X-хромосомы у женщины либо XY-хромосомы у мужчины.

Половые хромосомы, как и аутосомы, содержат гены. Механизм их наследования, и особенно проявления, отличен от механизма аутосомных генов и требует специального рассмотрения.

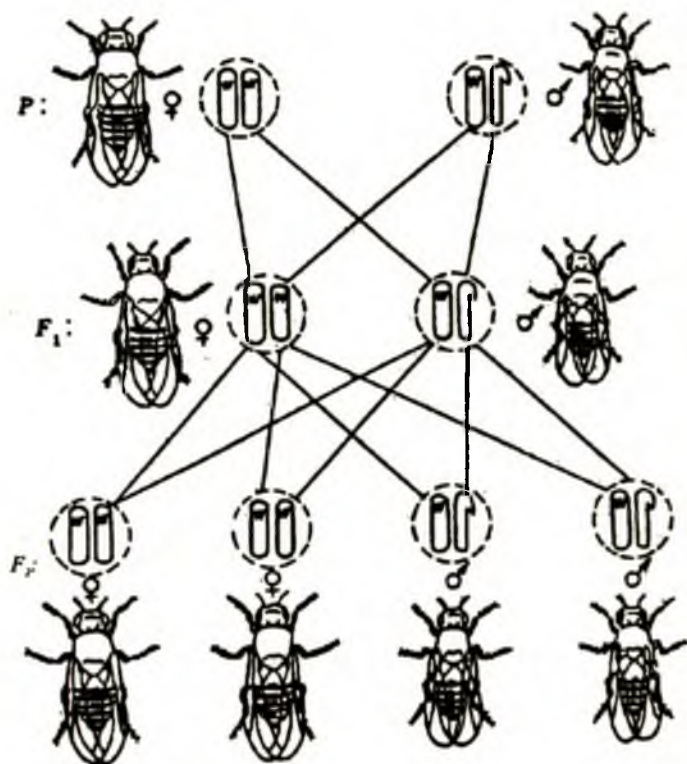


Рис. 3.11. Наследование сцепленных с полом признаков (белой окраски глаз) у дрозофилы

Наследование, сцепленное с полом, — это наследование признаков, гены которых локализованы в половых хромосомах. Учитывая то, что у гомогаметного пола половые хромосомы одинаковые, а у гетерогаметного — разные, наследование этих признаков отличается от аутосомного наследования. Так, например, у дрозофилы ген белой окраски глаз находится в X-хромосоме (значит, сцеплен с полом) и рецессивен по отношению к красной окраске глаз (рис. 3.11). Из схемы следует, что результаты скрещивания белоглазой самки с красноглазым самцом отличаются от результатов скрещивания красноглазой самки с белоглазым самцом. Это явление используется для определения признаков, сцепленных с полом. Поскольку для аутосомных признаков направление скрещивания не имеет значения (результаты обоих скрещиваний одинаковы), эта особенность и служит критерием для разграничения признаков, сцепленных с полом, и аутосомнонаследуемых.

Рассмотрим особенности наследования признаков, сцепленных с полом. Во-первых, эти признаки наследуются крест-накрест, т.е. от отца к дочерям (отец и дочери красноглазые) и от матери к сыновьям (мать и сыновья белоглазые). Во-вторых, у гетерогаметного пола проявляются не только доминантные, но и рецессивные признаки. Проявление рецессивных признаков объясняется так называемым гемизиготным состоянием — гены половых хромосом у гетерогаметного организма представлены в единственном числе, так как гены X-хромосомы, как правило, не имеют своих аллелей в Y-хромосоме и наоборот. С этим связано проявление многих наследственных заболеваний, например дальтонизма, гемофилии. Гетерозиготные мамы — носительницы заболеваний передают их половине своих сыновей с "дефектной" X-хромосомой, а больные сыновья через своих дочерей-носительниц — половине внуков.

Сцепленное наследование. Согласно третьему закону Менделя, максимально возможное число генов, которые могут подчиняться закону независимого наследования признаков, у каждого вида не может превышать его гаплоидного числа хромосом. Однако на самом деле количество генов у каждого вида на несколько порядков выше. Как же наследуются все остальные гены, т.е. гены, локализованные в одной паре гомологичных хромосом? Каким законам они подчиняются?

Полное сцепление приводит к появлению в F_2 только родительских фенотипов. Еще в 1906 г. английские генети-

ки У. Бэтсон и Р. Пеннет в опытах с душистым горошком, анализируя результаты дигбридного скрещивания, обнаружили нарушение закона независимого наследования, появление родительских комбинаций признаков в больших количествах. Однако объяснить механизм этого "притяжения", "сцепления" смогли только Т. Морган и генетики его школы, создав хромосомную теорию наследственности и показав, что причина сцепления генов — это расположение их в одной паре гомологичных хромосом. Итак, сцепленное наследование — явление совместной передачи признаков от родителей к потомкам. Гены этих признаков локализованы в одной паре гомологичных хромосом. Весь комплекс генов, локализованных в одной паре гомологичных хромосом, называется *группой сцепления*.

Для анализа сцепленного наследования удобнее всего использовать анализирующее скрещивание. Дигетерозигота $AaBb$ образует в одинаковых количествах четыре типа гамет, которые при анализирующем скрещивании дадут четыре класса потомков в равных количествах, т.е. по 25 % каждого. Два из них (50 %) будут родительского типа (с желтыми гладкими семенами — материнского и с зелеными морщинистыми семенами — отцовского фенотипа), а два рекомбинантные, т.е. содержат один признак отца и один признак матери. Таким образом, при независимом наследовании количество рекомбинантных потомков равно 50 %.

Проанализируем опыт Моргана, основанный на скрещивании дрозофил, различающихся по двум парам признаков: серые с зачаточными и черных с нормальными (длинными) крыльями. Полученных дигетерозиготных самцов (серое тело и нормальные крылья) он скрещивал с самками, рецессивными по обоим признакам (черное тело и зачаточные крылья), т.е. проводил анализирующее скрещивание (рис. 3.12, *a*). В результате были получены потомки только родительского типа, т.е. серые с зачаточными крыльями и черные с нормальными крыльями в отношении 1 : 1. Таким образом, здесь наблюдалось полное сцепление признаков, но не происходило их перемешивания (рекомбинации). Однако часто наблюдается появление потомков, несущих как признаки отца, так и признаки матери, несмотря на их сцепление. Это так называемое частичное сцепление.

Причиной рекомбинации сцепленных генов является *кроссинговер*. Полное сцепление — скорее исключение, чем

правило, и объясняется отсутствием кроссинговера у самцов дрозофилы. Как правило, в ходе мейоза наблюдается перекрест родительских хромосом — кроссинговер, приводящий к обмену их участками и образованию новых рекомбинантных (кроссоверных) хромосом, содержащих участки (гены) как

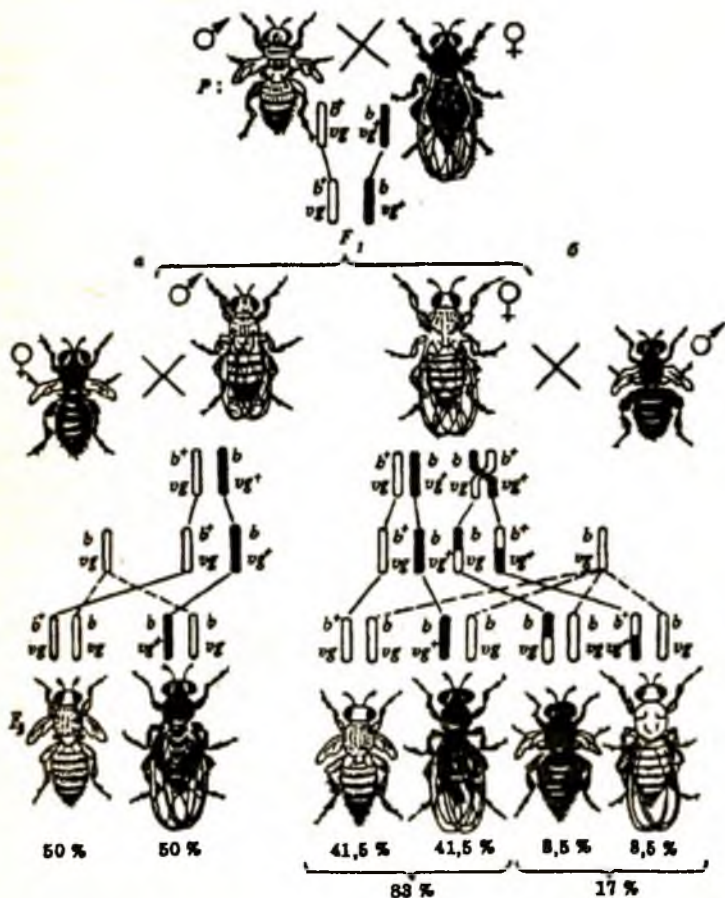


Рис. 3.12. Наследование сцепленных признаков у дрозофилы: *a* — полное сцепление (дигетерозиготен самец, у которого отсутствует кроссинговер); *2* — сцепление с кроссинговером (дигетерозиготна самка, у которого кроссинговер не подавлен); b^+ , b^- — серая и черная окраски тела, vg^+ , vg^- — длинные и зачаточные крылья соответственно

отцовских, так и материнских хромосом (см.рис. 3.12,б). Именно поэтому второе скрещивание, где дигетерозиготой является самка дрозофилы, у которой кроссинговер протекает нормально, дало не только родительские комбинации, но и рекомбинантных потомков с серым телом и нормальными крыльями, а также с черным телом и зачаточными крыльями. Правда, количество рекомбинантных потомков невысоко и составляет 17 %, а родительских — 83 %.

Сравнивая результаты дигибридного анализирующего скрещивания при независимом комбинировании генов (см.рис. 3.4) с результатами при кроссинговере (см.рис. 3.12,б), необходимо отметить, что в обоих случаях получаются четыре одинаковых типа потомков: два — родительских и два — рекомбинантных. Разница только в процентном соотношении между родительскими (их всегда 50 % при независимом наследовании) и рекомбинантными (их всегда меньше 50 % при сцепленном наследовании) потомками. Это соотношение и служит критерием для определения, сцеплены ли гены, находятся ли они в одной или в разных парах гомологичных хромосом.

Генетические карты хромосом строятся с учетом процента кроссоверных потомков. Чем ближе расположены два гена в хромосоме, тем меньше вероятность кроссинговера между ними и, следовательно, меньше процент кроссоверных потомков. Большой процент рекомбинантных потомков в анализирующем скрещивании свидетельствует о том, что гены расположены на карте дальше друг от друга. Поэтому, определяя процент кроссоверных по различным признакам потомков, можно построить генетическую карту хромосомы.

Биологическое значение кроссинговера чрезвычайно велико. Вместе с процессом случайного комбинирования, перемешивания в ходе мейоза целых хромосом матери и отца кроссинговер обеспечивает комбинативную изменчивость — один из типов наследственной генотипической изменчивости. В мейозе, таким образом, происходит комбинирование наследственной информации родителей не только в виде целых блоков, групп сцепления, но и в пределах групп сцепления за счет кроссинговера. Это позволяет создать новые, ранее не существовавшие комбинации генов и обеспечить повышение выживаемости в борьбе за существование в ходе эволюционного процесса. Человек специально проводит гибридизацию с целью получения в результате комбинативной изменчивости необходимых вариантов комбинаций для использования в селекционном процессе.

3.4. Основные закономерности изменчивости

Все многообразие существующей органической природы и ее совершенство были бы невозможны без изменчивости. Изменчивость поставляет материал для эволюции и селекции, на основе которого в ходе искусственного и естественного отбора возникают новые органические формы, происходит формирование адаптации.

Типы изменчивости были выделены еще Дарвином, который различал наследственную и ненаследственную изменчивость. Ненаследственную изменчивость иначе называют фенотипической, или модификационной. Несмотря на то, что она не наследуется, ее роль в природе довольно значительна. В ходе эволюционного процесса фенотипическая изменчивость повышает пластичность организмов, а следовательно, и устойчивость в борьбе за существование определенных форм, т.е. способствует отбору определенных генотипов. При одном конкретном генотипе возможен практически бесконечный спектр фенотипов в различных условиях внешней среды. Если учесть, что взаимодействие всех жизненных форм со средой происходит как раз на уровне фенотипа, то очевидна биологическая значимость этой формы изменчивости.

Мутационная, генотипическая или наследственная, изменчивость базируется на возникновении отдельных мутаций и в конечном счете на мутационном процессе в целом. *Мутации* — это резкие скачкообразные, случайные, внезапные и ненаправленные изменения исходной типичной формы с образованием константных новых наследственных признаков, которые ранее в природе не существовали.

Модификационная изменчивость. Определить вклад генотипа и условий внешней среды в формирование фенотипа довольно сложно. Впервые четкая грань между генотипом и фенотипом была проведена в 1909 г. В.Иогансенем. В процессе индивидуального развития организма фенотип может меняться, а генотип остается таким же, каким был получен от родителей при слиянии их гамет (процесс мутирования в данном случае во внимание не принимается). Как правило, роль генотипа в определении фенотипа является решающей. Это относится в первую очередь к проявлению ряда качественных признаков (красная окраска цветков, желтая и зеленая окраска семян гороха, голубой цвет глаз у человека), а также к большинству простых биохимических признаков (синтез определенных специфических белков).

Однако роль условий внешней среды в реализации многих или даже большинства признаков игнорировать нельзя. Они могут модифицировать, т.е. изменять, характер проявления признака, но только в определенных, наследственно обусловленных пределах, называемых *нормой реакции*. Такая изменчивость признака в ту или иную сторону под влиянием условий внешней среды называется модификационной. Она не наследуется, а проявляется только в индивидуальном развитии данного организма. Влиянию условий внешней среды в большей степени подвержены количественные признаки. Поэтому по фенотипу часто невозможно определить, является ли он следствием только генотипа или генотипа и условий среды. Для того чтобы представить всю сложность взаимодействия генотипа с условиями среды, а также определить долю вклада генотипа и условий среды в фенотипическое проявление признака, обычно применяются специальные методы математического анализа.

Статистические закономерности модификационной изменчивости позволяют провести ее количественный анализ. Для каждого сорта растений при статистическом анализе количественных признаков можно определить среднее значение по каждому показателю: урожайности, высоте растений, числу колосков, зерен, их массе, содержанию белка, клейковины, масличности и другим признакам сорта. Для пород животных это, например, величина удоев, жирномолочность, яйценоскость. Все параметры каждого сорта растений и породы животных генетически детерминированы и могут изменяться только в пределах нормы реакции. Поэтому попытки добиться хороших 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 пород животных улучшенного генотипа. Поэтому перед учеными стоит задача получить высокопродуктивные породы сельскохозяйственных животных и сорта растений интенсивного типа, отзывчивых на хорошие условия возделывания и выращивания.

Для того чтобы изучить закономерности модификационной изменчивости, следует использовать два гомозиготных сорта, отличающихся по продуктивности и выращенных при обязательном соблюдении всех условий полевого опыта, т.е. выращивании обоих сортов в одинаковых условиях на одной и той же делянке с соблюдением изоляции — предотвращения перекрестного опыления сортов. При этом необходимо ис-

пользовать растения каждого сорта, полученные из одного зернышка, одного вегетативного клона (картофелины или луковицы). Возможен и другой подход к изучению статистических закономерностей модификационной изменчивости: можно сравнивать признаки одного растения (например, сотня листьев одного растения).

Таблица 3.1. Вариационные ряды для двух сортов пшеницы по числу зерен в колосе

Фенотипические классы по числу зерен	Среднее значение класса v	Частота встречаемости p	
		сорта А	сорта В
35—40	38	3	
41—45	43	8	
46—50	48	22	
51—55	53	31	
56—60	58	25	
61—65	63	9	4
66—70	68	2	6
71—75	73		15
76—80	78		20
81—85	83		25
86—90	88		19
91—95	93		8
96—100	98		3

Результаты подсчета числа зерен в колосьях (варианты) двух сортов пшеницы мягкой (сорта А и Б) разбиты на классы — группы колосьев с одинаковым числом зерен в колосе (табл. 3.1, графа 1). В графах 3 и 4 приводится частота встречаемости классов, т.е. количество колосьев, имевших указанное число зерен (для сорта А и Б). Графы 1—3 — это вариационный ряд для сорта А, а графы 1, 2, 4 — для сорта Б. Следовательно, вариационный ряд — это двойной ряд чисел, состоящий из обозначения классов и соответствующих им частот. Среднее значение признака (числа зерен в колосе) для сорта А и сорта Б определяется по формуле $M = \Sigma (vp)/n$, где M — средняя величина признака; v — вариант (среднее значение класса); p — частота встречаемости вариант; n — общее число вариант; Σ — знак суммирования.

На основании вариационного ряда строятся графики (рис. 3.13). Для этого на оси абсцисс откладываются сред-

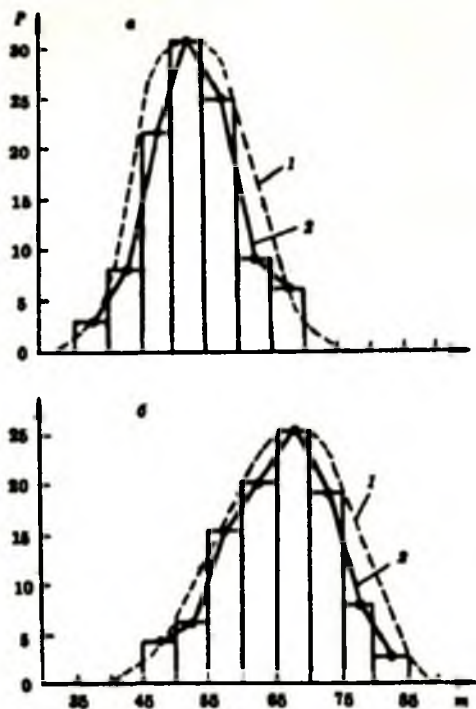


Рис. 3.13. Графики распределения колосьев пшеницы сорта А (а) и сорта Б (б) по числу зерен: m — фенотипические классы колосьев по числу зерен; p — частота встречаемости различных фенотипических классов колосьев

ние значения классов, а на оси ординат — их частоты. С помощью графика получим эмпирическую 2 (экспериментальную) и вариационную 1 кривые. Теоретически ожидаемая кривая 1 свидетельствует о нормальном распределении, которое характерно для большинства признаков. Самые низкие частоты имеют классы с наименьшими и наибольшими значениями по числу зерен. Наибольшее количество колосьев соответствует среднему числу зерен. Это значит, что у большей части растений проявилось генетически детерминированное количество зерен, у части растений число зерен увеличилось под влиянием условий внешней среды, а у части — уменьшилось. По теории вероятностей количество тех и других одинаково, поэтому кривая имеет симметричный характер (нормальное распределе-

ние). Чем больше величина отклонения, тем меньше его вероятность, т.е. частота встречаемости такого класса.

Сравним среднее значение признака для сорта А и сорта Б. Среднее генетически детерминированное число зерен в колосе сорта Б составляет 81,0. Оно может колебаться в зависимости от условий выращивания в пределах нормы реакции где-то от 60 до 100 зерен на колос, т.е. 81 ± 20 зерен на колос. Для сорта А генетически детерминированное число зерен составляет в среднем $53,1 \pm 17$, т.е. норма реакции — от 35 до 70 зерен на колос. Эти данные, а также вариационные кривые (см. рис. 3.13) показывают, что колосья с числом зерен от 60 до 70 могут быть как у сорта А (максимальная численность в наилучших условиях выращивания), так и у сорта Б (минимальное число зерен при выращивании в условиях, ниже оптимальных).

Таким образом, генетически детерминированное число зерен в колосе сорта Б более высокое, чем в колосе сорта А. Оно лежит за пределами нормы реакции сорта А. Это значит, что, какими бы прекрасными ни были условия выращивания сорта А, он никогда не достигнет среднего числа зерен сорта Б, а в равных условиях сорт Б всегда будет обладать значительными преимуществами. Таким же способом можно проанализировать и другие компоненты урожайности растений (число колосков и колосьев, массу зерен и т.д.), продуктивности животных (удой молока, жирномолочность, яйценоскость). При проведении анализа становится очевидным, что удои беспородного крупного рогатого скота никогда не достигнут удоев высокопородистого. Таков же механизм детерминации интеллектуальных способностей человека. Так, ребенок с низким уровнем музыкальных способностей никогда не достигнет уровня гениального музыканта независимо от мастерства учителей, степени усердия и настойчивости обучаемого, хотя он и сможет стать сносным музыкантом (в пределах нормы реакции). Следует отметить, что таким характером наследования обладает каждый полигенный признак, в том числе и комплекс признаков, обуславливающих умственные способности человека. Так как признаков множество, то каждый ребенок обладает максимальными способностями, и даже не в одной, а в нескольких областях. Задача психологии и педагогики как раз и состоит в том, чтобы как можно раньше найти эту область и обеспечить максимальное развитие ребенка в этом направлении наряду с общим образованием.

Мутационная изменчивость. Основы учения о мутации были заложены нидерландским ботаником Х. Де Фризом в 1901 г. Им же был предложен и термин "мутация", который обозначал скачкообразные изменения наследственных признаков.

Причины мутации известны далеко не всегда. Условия внешней среды как единственная причина неопределенной изменчивости (мутаций) установлены еще Дарвином. Согласно современным представлениям, внешние факторы, воздействуя на организмы, постоянно вызывают в них мутационные изменения. Это явление называют *спонтанным мутационным процессом*, а сам процесс вызывания мутаций — *мутагенезом*. Преднамеренное вызывание мутаций путем разнообразных экспериментальных воздействий называется *индуцированным мутагенезом*, а факторы, используемые для индукции мутаций, равно как и факторы спонтанного мутагенеза, — *мутагенами*. Это могут быть физические (ультрафиолетовое и ионизирующее излучение и др.) и химические факторы, а также воздействие экстремальных условий (высокие и низкие температуры, давление, механические воздействия и т. д.).

Так как генотип представляет собой целостную систему взаимосвязанных и взаимодействующих генов, то мутации чаще всего нарушают целостность этой системы и являются вредными для организма. Наряду с такими мутациями встречаются нейтральные, а иногда и полезные мутации.

Вредное влияние возникающих мутаций практически нейтрализовано тем, что большинство из них являются рецессивными. Однако имеются и доминантные мутации, которые подавляют проявление нормального дикого признака.

В зависимости от места возникновения мутаций их делят на генеративные и соматические. Генеративные возникают в половых клетках и передаются по наследству следующим поколениям организмов (потомкам). Соматические мутации появляются во всех остальных клетках тела и передаются по наследству в ходе митоза всем клеткам, возникающим из мутантной путем деления, но не передаются путем полового размножения потомкам. В результате соматических мутаций возникают химерные, мозаичные особи, содержащие пятна потомков мутантной клетки: темные родинки, мозаичность по окраске шерсти у животных и волос у человека (седая прядь) и др. Однако соматические мутации могут иметь селекционное и даже эволюционное значение у вегетативно размножа-

ющихся форм, если мутантные клетки дают начало новому вегетативно размножающемуся организму.

По характеру изменения генотипа мутации принято разделять на генные, хромосомные, геномные и цитоплазматические, или внехромосомные.

Генные, или точковые, мутации — это изменения структуры ДНК в пределах одного гена, которые могут осуществляться следующими способами.

1. Замена одной нуклеотидной пары ДНК другой, что вызывает замену одной аминокислоты в белковой молекуле другой. Внешне это может не проявляться, если такая замена не затрагивает активного центра фермента или третичной структуры белка либо может приводить к серьезным последствиям (например, к серповидноклеточной анемии).

2. Выпадение одной или нескольких нуклеотидных пар, что может привести либо к замене одной или нескольких аминокислот (число утраченных нуклеотидов кратно 3), либо к полному изменению всех аминокислот, начиная с места выпадения (число утраченных нуклеотидов не кратно 3).

3. Вставка одной или нескольких нуклеотидных пар, что дает те же результаты, что и в случае выпадения.

4. Инверсия (поворот на 180°) нескольких нуклеотидных пар изменяет генетическую запись (информацию) на затронутом участке гена.

Таким образом, генные мутации вызывают изменения в синтезируемом белке, который в свою очередь приводит к изменению признака.

Хромосомные мутации, или хромосомные перестройки, выражаются в изменении структуры хромосом, которые можно выявить и изучить под микроскопом. Их разделяют на меж- и внутривнутрихромосомные.

Внутрихромосомные мутации делятся на следующие типы: 1) дупликации (удвоение одного из участков, например В, хромосомы ABCDE приводит к образованию ABBCDE); 2) делеции (утрата одного из участков, в частности CD, хромосомы ABCDE дает ABE); 3) инверсия (поворот одного из участков, например BCD, хромосомы ABCDE формирует ADCBE); и др.

Межхромосомные перестройки, или транслокации, представляют собой перенос участка одной хромосомы ABCDE на другую негомологичную хромосому КМОР, т.е. обмен с ней равными или неравными участками (АМОЕ и КВСДР).

Хромосомные перестройки уменьшают вероятность

скрещивания их носителей с исходной формой, выполняя тем самым роль изолирующего барьера в процессе видообразования. Транслокации используются и как способ генетической (хромосомной) инженерии, позволяющий изменять группы сцепления, пересаживать блоки нужных генов на другие хромосомы, отрывать их от нежелательных генов (в селекции).

Геномные мутации (или полиплоидия) — это изменение числа хромосом в геноме клетки. Как известно, *геном* — это совокупность генов, заключенных в гаплоидном наборе хромосом. Они делятся на анеуплоидию, или гетероплоидию, и собственно полиплоидию, или эуплоидию.

Анеуплоидия — это изменение числа хромосом в геноме, не кратное гаплоидному. Если не хватает одной хромосомы, то это моносомия, если одной пары — нуллисомия, а если одна из них лишняя — это трисомия и т.д.

Гетероплоидия имеет важное значение в эволюции и селекции. В селекции моносомия и нуллисомия используются, например, для того, чтобы определить, в какой паре хромосом находится ген, т.е. для локализации хозяйственно ценных признаков по группам сцепления и для облегчения последующих манипуляций с ними. Многие наследственные заболевания являются следствием анеуплоидии: болезнь Дауна — результат трисомии по 21-й хромосоме, синдром Шерешевского — Тернера — результат моносомии ($44 + X$) по X-хромосоме у женщин, синдром Кляйнфельтера — результат наличия избыточной одной или нескольких X-хромосом у мужчин ($44 + XXU$).

Эуплоидия — это изменение числа хромосом, кратное гаплоидному. Различают автополиплоидию (удвоение числа хромосом одного генома) и аллополиплоидию (увеличение числа хромосом путем сочетания геномов разных видов). Удвоение хромосом может происходить спонтанно в митозе, хотя и довольно редко. С более высокой частотой удвоение хромосом происходит после обработки колхицином точки роста растений, что приводит к разрушению нитей ахроматинового веретена в делящихся клетках и нерасхождению хромосом к полюсам в анафазе митоза. В мейозе нерасхождение хромосом вызывает формирование диплоидных нередуцированных гамет, слияние которых с гаплоидными дает начало триплоидным организмам. Их получают и путем скрещивания тетраплоидов (образующих в результате мейоза диплоидные гаметы) с диплоидами. Кроме того, что триплоиды имеют более высокое, чем диплоиды, содержание сахаров, витами-

нов и других полезных соединений, они ценны своей стерильностью, так как не образуют семян и позволяют получать, например, бессемянные арбузы, виноград, помидоры и т.д. Роль полиплоидов в селекции чрезвычайно велика вследствие их более высокой продуктивности и качества урожая по сравнению с диплоидами. В эволюции сочетание различных типов полиплоидизации с гибридизацией — один из основных путей видообразования. Свидетельством тому являются полиплоидные ряды многих видов и в первую очередь пшениц.

Нехромосомные мутации возникают вне кольцевой молекулы ДНК у прокариот (в плазидах) либо во внехромосомной, внеядерной ДНК у эукариот. Поэтому такие мутации у эукариот чаще всего называют цитоплазматическими. Как известно, *цитоплазматическая наследственность* у эукариот обусловлена наличием ДНК в некоторых цитоплазматических органеллах (митохондрии, пластиды). По аналогии с геномом совокупность всех генов клеточных пластид называют *пластомом*, а митохондрий (по-другому, хондриосом) — *хондриомом*.

Мутационная изменчивость была доказана многочисленными исследованиями и подтверждена экспериментально. Впервые экспериментально получены мутации у грибов путем их облучения радием в 1925 г. микробиологами Г. А. Надсоном и Г. С. Филипповым. Однако наибольший вклад в разработку этой проблемы внес американский генетик Г. Мёллер, использовавший для этой цели рентгеновские лучи. В настоящее время широко используются методы физического и химического мутагенеза для получения разнообразного исходного материала как в теоретической генетике, так и в практической селекции. Это позволяет повышать частоту спонтанного мутирования в сотни и тысячи раз, так как сама по себе она невысокая (10^{-6} на один ген на поколение). Правда, с учетом числа генов в геноме количество мутантных форм может достигать даже нескольких процентов (например, в организме человека ежедневно возникает около сотни мутантных клеток). Таким образом, метод экспериментального мутагенеза облегчает поиск конкретных мутантных форм.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Он был сформулирован Н. И. Вавиловым, выдающимся генетиком и селекционером, внесшим бесценный вклад в мировую науку. Сущность закона состоит в том, что "виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм

в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов”.

В основе закона гомологических рядов лежит тождественность генотипической изменчивости у особей со сходным набором генов, у родственных видов и родов и даже классов, т.е. у групп организмов, возникших в ходе эволюционного процесса путем дивергенции от одного общего предка и формирования изоляционных барьеров (например, хромосомные перестройки) при сохранении сходного набора генов.

Закон гомологических рядов универсален. Он может быть приложен к представителям как растительного, так и животного царства, а также и к микроорганизмам. Гомологические ряды отмечены у представителей разных классов и типов животных по морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам. Так, например, у разных классов животных встречается мутация альбинизма; бесшерстность у млекопитающих гомологична отсутствию оперения у птиц, чешуи у рыб; мутация короткопалости свойственна многим отрядам млекопитающих и птиц; мутация безухости наблюдается у многих отрядов млекопитающих и человека; мутации голозерности и безостости характерны почти для всех культивируемых злаков.

Универсальность закона представляет широкие возможности для его практического использования в сельскохозяйственном производстве, селекции, медицине. Закон гомологических рядов — это программа для целенаправленного поиска в природе готовых мутаций либо их экспериментального получения. Так были собраны и получены голозерные (не пленчатые) формы злаков, односеменная свекла, не нуждающаяся 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: катаракта глаза мышей, крыс, собак, лошадей; сахарный диабет крыс; врожденная глухота морской свинки, мыши, собаки и ряд других дефектов.

3.5. Генетика и теория эволюции

Дарвиновская теория эволюции базируется на трех факторах: изменчивости, наследственности и естественного отбора, движущей силой которого является борьба за существование. Только наследственная изменчивость может яв-

ляться материалом для эволюции, действия естественного отбора. Поэтому генетика фактически является теоретической основой как селекции (создания новых форм человеком), так и эволюции (создания новых видов путем естественного отбора), и в первую очередь микроэволюции.

Генетические основы учения о микроэволюции. Учение о микроэволюции разработано Н.В.Тимофеевым-Ресовским. *Микроэволюция* включает самые начальные этапы эволюционного процесса. Она начинается на молекулярно-генетическом уровне и завершается образованием новых видов. Мельчайшее эволюционное изменение называется *элементарным эволюционным явлением*. Для его осуществления необходимо, чтобы на уровне элементарной структуры (популяции) возник *элементарный эволюционный материал* (мутация). Тогда при действии *элементарных эволюционных факторов*, т.е. мутационного процесса, популяционных волн (волн жизни), изоляции и естественного отбора на популяцию и наблюдается элементарное эволюционное явление.

Мутации являются материалом для эволюции и селекции. Это связано с тем, что мутационной изменчивости подвержены абсолютно все признаки и свойства организма. Эти изменения являются наследственными. Возникают они с постоянной частотой, равной примерно 1 мутация каждого гена на 1 млн потомков. Большинство мутаций являются рецессивными, поэтому, несмотря на то, что мутации, как правило, вредны, они не исчезают, а накапливаются в популяции в гетерозиготном состоянии и формируют так называемый генетический груз, т.е. совокупность всех "вредных" мутаций в популяции. Все мутации могут выходить с определенной частотой на эволюционную арену, так как при случайном скрещивании двух гетерозигот четвертая часть потомков от этого скрещивания будет нести мутантный признак. Если проявившаяся мутация обеспечивает лучшую приспособленность к конкретным условиям существования, то особи, обладающие этой мутацией, будут оставлять значительно большее количество потомков. Это значит, что мутантные особи постепенно начнут вытеснять дикую форму. Мутации являются материалом не только для естественного, но и для искусственного отбора. Более того, в случае искусственного отбора процесс будет идти с гораздо большей интенсивностью и эффективностью благодаря благоприятствующим условиям, которые будут искусственно создаваться человеком для нужных ему мутаций.

Генетика популяций. Это раздел генетики, изучающий особенности наследования генов в популяциях. Совокупность генов всех особей популяции называется *генофондом* популяции. Популяция — та структура, тот уровень организации вида, на котором проявляются начальные элементарные этапы процесса эволюции.

Одной из интереснейших особенностей популяции является ее способность сохранять равновесие, т.е. постоянство соотношения генотипов, которое определяется в первом же поколении. Для изучения данного свойства попытаемся создать модельную (искусственную) популяцию. Предположим, что имеется громадное количество особей перекрестноопыляющихся растений, гетерозиготных по фактору A , т.е. Aa . Очевидно, одна половина всех яйцеклеток и спермиев, производимых всеми особями популяции, будет нести доминантный аллель A , а другая — рецессивный аллель a . По решетке Пеннета (рис. 3.14) с учетом вероятностей появления различных типов гамет получим вероятность образования

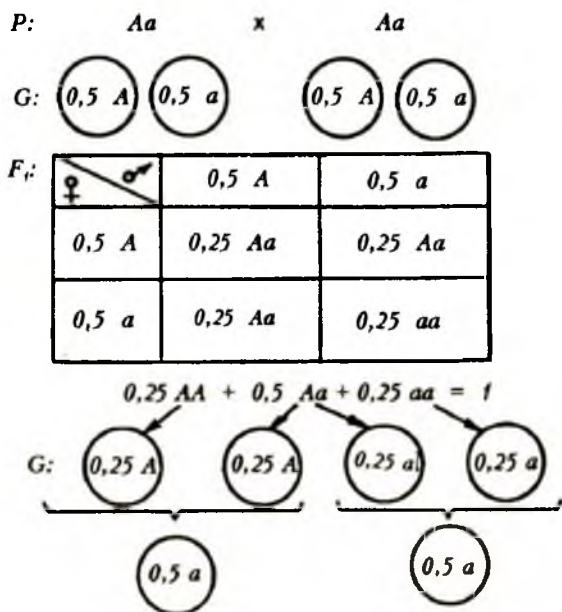


Рис. 3.14. Схема наследования у перекрестноопыляющейся популяции растений пары аллелей в ряду поколений

различных генотипов в популяции в $F_1 : 0,25AA + 0,5Aa + +0,25aa = 1$. Это соотношение различных генотипов в популяции и называется генетической структурой популяции.

Для того чтобы определить, какой она будет во втором поколении, подсчитаем количество гамет с доминантными и рецессивными аллелями (см. рис. 3.14). Результаты подсчета показывают, что частоты гамет останутся прежними (0,5A и 0,5a). Другими словами, генетическая структура популяции в F_2, F_3, F_4 и т.д. будет точно такой же, как и в F_1 . Следовательно, генетическая структура популяций является константной, т.е. не меняется в ряду поколений.

Чем же определяется генетическая структура популяции? От чего зависит соотношение ее генотипов? Очевидно, от частот гамет (0,5A \times 0,5a), т.е. соотношения гамет с доминантными и рецессивными аллелями. В использованной модельной популяции количество спермиев и яйцеклеток с доминантными и рецессивными аллелями было одинаково. А если оно будет различным? Легко определить, что при соотношении, например, 0,2B и 0,8b получим генетическую структуру популяции $0,04BB + 0,32Bb + 0,64bb = 1$. В 1908 г. Г. Харди и В. Вайнберг независимо друг от друга установили закон, который позволяет связывать между собой частоты аллелей и соотношение в популяции генотипов и фенотипов.

Чтобы вывести формулу Харди — Вайнберга, частоту доминантного аллеля обозначим буквой p , а частоту рецессивного аллеля q , причем частоты обоих аллелей — это их доли от единицы. В случае, когда ген имеет только два аллеля, то $p + q = 1$. Подставив в решетку Пеннета частоты доминантных аллелей p и рецессивных q , получим формулу Харди — Вайнберга: $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$. Зная частоту встречаемости в популяции хорошо различимого рецессивного фенотипа (например, 16 % белых цветков aa), по этой формуле можно определить частоты аллелей — рецессивного a ($\sqrt{0,16}$, т.е. 0,4) и доминантного A ($1 - 0,4 = 0,6$), а также частоты доминантной гомозиготы (0,6², т.е. 0,36) и гетерозиготы (удвоенное произведение частот доминантных и рецессивных аллелей, т.е. $2 \times 0,4 \times 0,6 = 0,48$).

Закон Харди — Вайнберга справедлив только для достаточно большой, свободно скрещивающейся популяции, в которой могут осуществляться статистические закономерности, а также при отсутствии факторов, которые могут изменять соотношение частот аллелей. К факторам динамики генетической структуры популяции относятся мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естествен-

ный отбор и др., которые могут изменять частоты генов в популяции или нарушать свободное скрещивание в ней особей.

Мутационный процесс приводит к сдвигу частот аллелей за счет постоянно идущего процесса возникновения мутаций по данному гену $A \rightarrow a$ и $a \rightarrow A$ с частотой 1 мутация на 1 млн особей на поколение.

Популяционные волны, или волны жизни, — это резкое изменение численности особей в популяции вследствие, например, стихийных бедствий (наводнение, лесные пожары и др.), которые могут случайно привести к изменению соотношения частот аллелей — *дрейфу генов*.

Кроме того, сюда же относится, например, действие такого фактора, как миграция особей в популяцию и из нее. Согласно формуле Харди — Вайнберга, изменение частот аллелей в последующих поколениях будет воспроизводиться автоматически. Это и есть элементарный эволюционный процесс (или явление), т.е. длительное направленное изменение генетической структуры популяции. Таким образом, генофонд популяции воспроизводится неизменным из поколения в поколение до тех пор, пока элементарные эволюционные факторы не вызовут изменений генетической структуры популяции.

3.6. Значение генетики для медицины и здравоохранения

Генетика человека, или медицинская генетика, начала формироваться в 30-е гг. XX в. В это время стали появляться факты, подтверждающие, что наследование признаков у человека подчиняется тем же закономерностям, что и у других видов.

Идеи и методы генетики находят применение во всех областях человеческой деятельности, связанной с живыми организмами. Они имеют важное значение для решения проблем медицины, микробиологической промышленности, т.е. в производстве антибиотиков, витаминов, ферментных и гормональных препаратов, а также других новейших лечебных средств для здравоохранения.

Генетика способствует изучению закономерностей развития организма человека и проявления его наследственных особенностей, в том числе индивидуальных, творческих, физических и интеллектуальных способностей.

Очевидна роль генетики и в изучении наследственных болезней человека и способов их профилактики, лечения, а также путей предотвращения вредного воздействия на наследственность физических и химических факторов окружающей среды.

Круг заболеваний, к возникновению которых наблюдается наследственная предрасположенность, довольно широк. Наследственными болезнями следует называть те, развитие которых контролируется действием одного или нескольких генов и передача потомству подчиняется законам наследственности. Различают несколько групп наследственных заболеваний: хромосомные болезни, заболевания обмена веществ, наследственные нарушения иммунитета, эндокринной, нервной системы и др.

Хромосомные болезни характеризуются изменением структуры и числа хромосом. Их частота среди новорожденных составляет около 1 % (следует учитывать, что наиболее грубые хромосомные аномалии вызывают гибель зародыша на ранних стадиях развития). Хромосомные болезни могут вызываться отклонениями численности половых хромосом. Так, у 0,1 % мужчин выявляется синдром Кляйнфельтера, связанный с наличием лишней X-хромосомы. Больные характеризуются высоким ростом, недоразвитием гонад, умственной отсталостью. При недостатке одной X-хромосомы у женщин развивается синдром Шерешевского — Тернера, проявляющийся в малом росте, медленном половом развитии, признаках полового инфантилизма. К таким заболеваниям относятся и случаи с избыточной X-хромосомой у женщин, характеризующиеся иногда недоразвитием гонад и умственной отсталостью.

Наличие избыточной 21-й хромосомы приводит к синдрому Дауна, выражающемуся в формировании черепа неправильной формы, характерном косом разрезе глаз, маленьких ушных раковинах, диспропорции туловища и конечностей, укороченных и искривленных пальцах и т.д. Заболевание может приводить к множественным нарушениям: пороку сердца, нарушениям функции желез внутренней секреции, отставанию в психическом развитии.

Вероятность нарушения нормального хода мейоза при формировании гамет, приводящего к хромосомным болезням, повышается с возрастом родителей (с 35 лет вероятность в 2 раза выше), а также при курении, употреблении

спиртных напитков и вредных химических веществ (наркотиков, пестицидов и т.д.).

Наследственные болезни обмена веществ включают обширную группу заболеваний, затрагивающих нарушения обмена практически всех типов метаболитов. Так, известно более 30 наследственных болезней обмена аминокислот, болезни обмена липидов, углеводов и т.д. Например, болезнь аминокислотного обмена фенилкетонурия связана с рецессивно наследуемым отсутствием синтеза фермента фенилаланингидроксилазы, превращающего аминокислоту фенилаланин в тирозин. Это приводит к синтезу токсических продуктов, и как следствие к слабоумию и множеству других особенностей, связанных с поражением центральной нервной системы. Своевременный перевод новорожденного уже с первых недель жизни на специальную диету, лишенную фенилаланина, предотвращает развитие заболевания. Если не исключить фенилаланин из пищи, то через три-четыре месяца у ребенка проявятся симптомы тяжелого поражения нервной системы, переходящего в неизлечимое слабоумие.

Профилактика наследственных болезней — основной путь предотвращения наследственных заболеваний у человека. Для этого существует сеть учреждений, обеспечивающих медико-генетическое консультирование населения. В первую очередь его услугами должны пользоваться лица, вступающие в брак, у которых имеются генетически неблагоприятные родственники: с отягощенной наследственностью, психическими заболеваниями, глухие и слепые от рождения и т.д.

Генетическая консультация обязательна при вступлении в брак родственников (в том числе и дальних), 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.

При рождении больного ребенка в некоторых случаях возможно его медикаментозное, диетическое и гормональное лечение. Только в отдаленной перспективе будет возможна коррекция генотипа для устранения причин наследственных заболеваний — мутантных генов. Сейчас же единственный путь лечения — это устранение вредных или добавление в виде лекарственных препаратов недостающих в организме продуктов генов.

3.7. Селекция растений, животных и микроорганизмов

Генетические основы селекции. Селекция является одной из важнейших областей практического приложения генетики. Генетика — теоретическая основа селекции. Вместе с тем селекция опирается и на достижения других наук: систематики и географии растений, цитологии, эмбриологии, биологии индивидуального развития, биохимии и физиологии, молекулярной биологии и др. Хотя она и использует методы данных наук, однако имеет свой предмет и методы исследования.

Селекция — это наука о путях и методах создания новых и улучшения существующих пород домашних животных, сортов возделываемых растений и штаммов полезных микроорганизмов. Селекция как метод столь же древняя, как и человеческая цивилизация. Однако хотя генетика и возникла гораздо позже, тем не менее определяющая роль в решении селекционных задач принадлежит ей. Она помогает рационально планировать селекционный эксперимент и селекционные мероприятия в сельскохозяйственном производстве исходя из законов наследственности и изменчивости, конкретных особенностей наследования того или иного признака, а также частной генетики той или иной культуры растений, вида животных или микроорганизмов.

Теоретические исследования в области генетики подготовили почву для сознательной, планируемой селекции. Применение достижений генетики, молекулярной биологии, биохимии, использование тестов для ранней диагностики селекционной перспективности исходного материала в селекции позволяют ускорить выведение новых сортов растений. Разработка генетикой количественных признаков позволила поставить на научную основу один из важнейших разделов селекции — селекцию на продуктивность, начать селекцию на качество (вкус, внешний вид, лежкость плодов и овощей, содержание белка и аминокислот, жирномолочность и др.). Использование цитологических и цитогенетических данных позволило впервые эффективно использовать метод отдаленной гибридизации в сочетании с полиплоидизацией. Достижения генетики, закон гомологических рядов наследственной изменчивости, разработка разнообразных методов экспериментального мутагенеза дали возможность расширить источники исходного материала для селекции, а использование методов биотехнологии,

культуры клеток и тканей — ускорить селекционный процесс и поставить его на качественно новую основу. Этот далеко не полный перечень вклада генетики в селекцию позволяет убедиться в том, что современная селекция вообще немыслима без использования достижений генетики.

Задачи современной селекции вытекают из ее определения — это выведение новых и совершенствование существующих сортов растений и пород животных. *Сорт* — совокупность культурных растений, созданная человеком путем селекции, обладающая определенными наследственными морфологическими, биохимическими и хозяйственными признаками и свойствами. *Порода животных* — устойчивая группа домашних животных одного вида, имеющих общее происхождение и обладающих передающимися по наследству специфическими признаками и полезными свойствами. Однако на пути их решения академик Н. И. Вавилов особо выделял необходимость изучения исходного сортового, видового и даже родового потенциалов (разнообразие форм) интересующей культуры, наследственную изменчивость, роль среды в развитии и появлении интересующих признаков.

Основные направления селекции: 1) высокая продуктивность сортов растений и пород животных; 2) качество продукции (например, технические, технологические свойства, химический состав зерна — содержание белка, клейковины, жиров, отдельных незаменимых аминокислот и т.д.); 3) физиологические свойства (скороспелость, засухоустойчивость, зимостойкость, иммунитет к заболеваниям); 4) интенсивный тип развития (у растений — отзывчивость на удобрения, полив, у животных — "оплата" корма) и т.д.

Для решения задач селекции используются не только традиционные (отбор и гибридизация), но и новейшие методы (мутагенез, полиплоидия, использование соматических и нехромосомных мутаций, методы биотехнологии — клеточная и генетическая инженерия).

Каждый сорт растений, порода животных и штамм микроорганизмов создаются обычно для определенных технологий возделывания или выращивания, условий, климатических зон и т.д. Для определения перспективности нового сорта или породы созданы соответствующие специализированные сортоиспытательные станции и племенные хозяйства, где новые сорта и породы проходят всестороннюю оценку и сравниваются со стандартными, районированными в данных условиях.

Хотя фундаментальные принципы генетики и селекции едины для всех организмов, однако наблюдается ряд специфических особенностей в селекции микроорганизмов, растений и животных.

Важное значение в селекции имеет исходный материал. Базируясь на представлении о факторах, лежащих в основе создания новых сортов растений и пород животных (изменчивость, наследственность и искусственный отбор, творческая отбирающая деятельность человека), можно убедиться в том, что для создания новых форм нужен исходный материал, т.е. формы-носители разнообразных наследственных изменений различных признаков, подлежащих селекции. Для этих целей Н. И. Вавиловым была собрана коллекция культурных растений, которая постоянно пополняется. С 1924 г. и до конца 30-х гг. было проведено 180 экспедиций по самым труднодоступным и зачастую опасным районам земного шара. К 1940 г. коллекция включала около 300 тыс. образцов, дала огромный и чрезвычайно разнообразный материал для селекции зерновых, плодовых, технических, лекарственных и других культур.

В настоящее время во многих странах мира развернуты работы по сохранению и расширению банка мирового генофонда культурных растений.

Селекционер, планируя получение нового сорта с определенными ценными свойствами, начинает работу с подбора исходного материала. Поиск нужных форм ведется с учетом всего мирового генофонда в такой последовательности. В первую очередь используются местные формы с нужными свойствами, затем применяются методы интродукции и акклиматизации (т.е. привлекаются формы, произрастающие в других странах, на других континентах или в других климатических зонах) и, наконец, методы экспериментального мутагенеза и генетической инженерии.

Экспедиции Н. И. Вавилова не только доставили громадное разнообразие неизвестных ранее форм, но и позволили установить закономерности географического распределения разновидностей и форм культурных растений, а также открыть существование центров их происхождения. Из 8 (в более поздних работах 7) центров происхождения культурных растений наиболее обильными (2/3 от мирового разнообразия культур) являются древние центры цивилизации, т.е. места, где дольше всего использовался искусст-

венный отбор, и места наиболее развитой и древней культуры земледелия (табл. 3.2).

Таблица 3.2. 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, черный перец и др. (50 % культурных растений)
Восточноазиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры — слива, вишня, редька и др. (20 % культурных растений)
Юго-западноазиатский	Малая Азия, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, репа, морковь, чеснок, виноград, абрикос, груша и др. (14 % культурных растений)
Средиземноморский	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свекла, маслины, клевер, кормовые травы (11 % культурных растений)
Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, кофейное дерево, сорго, бананы
Центральноамериканский	Южная Мексика	Кукуруза, какао, тыква, табак, хлопчатник
Южноамериканский	Западное побережье Южной Америки	Картофель, ананас, хинное дерево

Селекция растений. Основными методами селекции растений являются отбор и гибридизация. Для отбора необходимо наличие гетерогенности, разнообразия в используемой группе особей.

В случае, если селекционеру не хватает естественного разнообразия признаков, существующего генофонда, он использует искусственный мутагенез (получает генные, хромосомные или геномные мутации — полиплоиды), для манипуляций с отдельными генами — генетическую инженерию, а для ускорения селекционного процесса — клеточную. Однако классическими методами селекции были и остаются гибридизация и отбор.

Различают две основные формы искусственного отбора: массовый и индивидуальный.

Массовый отбор (по фенотипу) — это выделение группы особей, обладающих ценными признаками без проверки

генотипа. Чаще он используется при работе с перекрестно-опыляемыми растениями. В этом случае сорт не является гомозиготным. Это сорт-популяция, обладающий сложной гетерозиготностью по многим генам, что обеспечивает ему пластичность в сложных условиях среды и возможность проявления гетерозисного эффекта. Основным достоинством метода является то, что он позволяет сравнительно быстро улучшать местные сорта, а недостатком — то, что при этом не контролируется наследственная обусловленность отбираемых признаков, в силу чего результаты отбора неустойчивы.

При *индивидуальном отборе* (по генотипу) получают потомство от каждого растения отдельно при обязательном контроле наследования интересующих признаков. Он применяется у самоопылителей (пшеница, ячмень). Результатом индивидуального отбора является увеличение числа гомозигот. Это связано с тем, что при самоопылении гомозигот будут образовываться только гомозиготы, а половина потомков самоопыленных гетерозигот также будут гомозиготами. При индивидуальном отборе формируются чистые линии. *Чистые линии* — это группа особей, являющихся потомками одной гомозиготной самоопыленной особи. Они обладают максимальной степенью гомозиготности. Однако абсолютно гомозиготных особей практически не бывает, так как непрерывно происходит мутационный процесс, нарушающий гомозиготность. Кроме того, даже самые строгие самоопылители иногда могут переопыляться перекрестно. Это повышает их приспособленность к условиям и выживаемость, поскольку наряду с искусственным отбором на все органические формы действует и естественный.

Естественный отбор играет важную роль в селекции, так как при проведении искусственного отбора селекционер не может избежать того, чтобы селекционный материал не подвергался воздействию условий внешней среды.

Так как одним из методов селекции является гибридизация, то большую роль играет выбор типа скрещиваний, т.е. система скрещиваний. Системы скрещивания могут быть разделены на два основных типа: близкородственное (инбридинг — разведение в себе) и скрещивание между неродственными формами (аутбридинг — неродственное разведение). Если принудительное самоопыление приводит к гомозиготизации, то неродственные скре-

щивания — к гетерозиготизации потомков от этих скрещиваний.

Инбридинг, т.е. принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся форм, кроме прогрессирующей с каждым поколением степени гомозиготности приводит и к разложению исходной формы на ряд чистых линий. Такие чистые линии будут обладать пониженной жизнеспособностью, что, по-видимому, связано с переходом в гомозиготное состояние всех рецессивных мутаций, которые в основном являются вредными.

Чистые линии, полученные в результате инбридинга, имеют различные признаки. Кроме того, различна и степень снижения жизнеспособности. Если эти чистые линии скрещивать между собой, то, как правило, наблюдается эффект гетерозиса.

Гетерозис — явление повышенной жизнеспособности, урожайности, плодовитости гибридов первого поколения, превышающих по этим параметрам обоих родителей. Уже со второго поколения гетерозисный эффект угасает. Предполагается, что гетерозис связан с высоким уровнем гетерозиготности гибридов между чистыми линиями (межлинейные гибриды). Производство чистолинейного материала кукурузы с использованием так называемой цитоплазматической мужской стерильности было изучено и поставлено на промышленную основу в США. Ее использование исключало необходимость кастрировать цветки, удалять пыльники, так как мужские цветки растений, используемых в качестве материнских, были стерильны.

Разные чистые линии обладают разной комбинационной способностью, т.е. дают неодинаковый уровень гетерозиса при скрещиваниях друг с другом. Поэтому, создав большое количество чистых линий, экспериментально определяют наилучшие комбинации скрещиваний, которые затем используются в производстве.

Отдаленная гибридизация — это скрещивание организмов, относящихся к различным видам. Отдаленные гибриды, как правило, стерильны, что связано с содержанием в геноме различных хромосом, которые в мейозе не конъюгируют. Для восстановления плодовитости в 1924 г. Г.Д.Карпеченко предложил использовать удвоение числа хромосом (полиплоидию) у отдаленных гибридов, которое приводит к образованию амфидиплоидов. Применяя этот метод, В.Е. Писарев получил амфидиплоид тритикале по следующей схеме:

P:	пшеница	x	рожь
	Triticum		Secale
	2n = 42		2n = 14
	(21 пара)		(7 пар)
G:	n = 21		n = 7
F ₁ :		2n = 28	(все непарные)
G:	Мейоз нарушен, гибрид стерилен, нормальных гамет нет. Обработка колхицином, приводящая к удвоению числа хромосом.		
F ₁ (колхицинированное):	2n = 56		
		(28 пар)	
G:	n = 28		
F ₂ , F ₃ , ..., F _n	2n = 56		
	тритикале		
	Triticale		

Таким методом кроме тритикале были получены многие ценные отдаленные гибриды, в частности многолетние пшенично-пырейные гибриды и др. У таких гибридов в клетках содержится полный диплоидный набор хромосом обоих родителей, поэтому их хромосомы конъюгируют друг с другом и мейоз проходит нормально. Путем скрещивания с последующим удвоением числа хромосом терна и алычи удалось повторить эволюцию — произвести ресинтез вида сливы домашней.

Подобная гибридизация позволяет совместить в одном виде не только хромосомы, но и свойства исходных видов. Например, тритикале сочетает многие качества пшеницы (высокие хлебопекарные качества) и ржи (высокое содержание незаменимой аминокислоты лизина, а также способность расти на бедных песчаных почвах).

Это один из примеров использования в селекции полиплоидии, точнее аллоплоидии. Более широко используется автополиплоидия. Например, в Беларуси возделывается тетраплоидная рожь, выведены сорта полиплоидных овощных культур, гречихи, сахарной свеклы. Все эти формы обладают более высокой урожайностью по сравнению с исходными формами, сахаристостью (свекла), содержанием витаминов и других питательных веществ. Многие культуры представляют собой естественные полиплоиды (пшеница, картофель и др.).

Выведение новых высокопродуктивных сортов растений играет важнейшую роль в повышении урожайности и обеспечении населения продовольствием. Во многих странах мира идет "зеленая революция" — резкая интенсифи-

кация сельскохозяйственного производства за счет выведения новых сортов растений интенсивного типа.

В СНГ основной зерновой культурой является пшеница. Академик П.П.Лукияненко вывел пшеницу Безостая 1, имеющую высокую урожайность при хороших хлебопекарных и мукомольных качествах в различных климатических зонах. На основе этого сорта им были получены сорта Аврора, Кавказ и др.

Академик В.Н.Ремесло создал сорт пшеницы Мироновская 808, который дает высокие и устойчивые урожаи. Кроме того, выведены высокоурожайные и устойчивые к полеганию сорта пшеницы Юбилейная 50, Харьковская 63. Лучшие сорта пшениц при интенсивных методах возделывания дают до 100 ц/га и более зерна, однако на производственных площадях урожаи в 2—4 раза ниже.

Замечательны достижения академика В.С.Пустовойта, который в течение 25 лет добился увеличения масличности сортов подсолнечника на 20 %.

Большие успехи достигнуты и селекционерами Республики Беларусь. Учеными всемирно известного Белорусского научно-исследовательского института картофелеводства и плодоовощеводства (г.п. Самохваловичи) выведено и районировано более 20 сортов картофеля, 26 овощных, около 40 плодовых и более 20 ягодных культур.

Под руководством и при непосредственном участии академика П.И.Альсмика выведены такие прекрасные сорта картофеля, как Темп, Лошицкий, Разваристый, Академический, Огонек, Садко, Новинка, Вербa, Ивушка, Ласунак, Зорька и др.

А.Г. Волузнев вывел более 20 сортов ягодных культур. Наиболее распространенными из них являются сорта черной смородины (Белорусская ранняя, Память Вавилова, Катюша), крыжовника (Яровой, Щедрый), земляники (Минская, Чайка).

Э.П. Сябарова является автором сортов вишни (Новодворская, Владимирская улучшенная), сливы (Ранняя лошицкая, Минская, Белорусская), черешни (Народная, Красуня, Мускатная, Золотая лошицкая), а также соавтором многих сортов яблони и груши.

В Белорусском научно-исследовательском институте земледелия (г. Жодино) Н.Д. Мухиным выведен и впервые внедрен в производство тетраплоидный сорт озимой ржи Белта. Кроме того, он является автором и соавтором сортов озимой ржи Белорусская-23, Дружба, яровой пшеницы

Минская, Белорусская-15 и Белорусская-25, гречихи Искра и Юбилейная-2.

Селекция животных. Хотя основные принципы селекции животных существенно не отличаются от принципов селекции растений, все-таки они имеют ряд характерных особенностей. Так, у животных существует только половое размножение, смена поколений происходит редко (через несколько лет), количество особей в потомстве невелико. Поэтому большую роль приобретает анализ совокупности внешних признаков, характерных для породы.

Одомашнивание животных началось, вероятно, 10 — 12 тыс. лет назад. Оно происходило в основном в тех же районах, где расположены и центры многообразия и происхождения культурных растений. Одомашнивание привело к ослаблению действия стабилизирующего отбора, что резко повысило уровень изменчивости и расширило ее спектр. Одомашнивание сразу же сопровождалось отбором. По-видимому, сначала это был бессознательный отбор, т. е. отбор тех особей, которые лучше выглядели, имели более смирный нрав и т. д. Однако постепенно начал использоваться отбор методический, осознанный и направленный на формирование у животных определенных качеств, удовлетворяющих те или иные потребности человека в данных конкретных и экономических условиях. Опыт многих поколений позволил создать методы и правила племенного отбора и подбора и сформировать селекцию животных как науку.

Типы скрещивания и методы разведения внедрялись в селекцию животных часто путем экстраполяции из селекции растений. Это было связано с тем, что внедрение генетических знаний в селекцию растений началось гораздо раньше, чем в селекцию животных, из-за дороговизны животных объектов, меньшего количества их в семье и т. д. Такая экстраполяция, проводившаяся без учета специфики объекта, часто давала отрицательные результаты. Так, в частности, метод инбридинга был внедрен из селекции растений-самоопылителей в селекцию животных как основной метод, хотя позже была установлена необоснованность его широкого использования, так как породы животных скорее соответствуют сортам-популяциям перекрестноопылителей. Поэтому основной тип скрещиваний здесь — аутбридинг, хотя используется и инбридинг — родственное скрещивание между братьями и сестрами или между родителями и потомством. Так как инбридинг ведет к гомозиготности, то он ослабляет животных, снижает их устойчивость к условиям среды, повышает заболеваемость. Тем

не менее при выведении новых пород зачастую возникает необходимость в инбридинге с целью закрепления в породе характерных хозяйственно ценных признаков, предотвращения их "растворения", сглаживания в неродственных скрещиваниях. Иногда его практикуют даже в течение нескольких поколений с целью получения в чистом виде какого-то важного признака, а затем обязательно используют аутбридинг и выводят гетерозисное потомство. Неродственное скрещивание в пределах породы и даже между породами ведет к поддержанию и усилению ценных качеств породы, если такое скрещивание сопровождается отбором характерных признаков. Хорошим примером межпородного скрещивания может служить выведенная академиком М. Ф. Ивановым высокопродуктивная порода свиней Белая степная украинская от скрещивания местных беспородных украинских свиней с высокопродуктивными белыми английскими (на первом этапе). Затем применялось повторное межпородное скрещивание, несколько поколений инбридинга, давшего начало нескольким отобраным чистым линиям, которые были скрещены между собой. Таким образом, уделяя должное внимание подбору производителей, их качеству, комбинируя аутбридинг, инбридинг и используя жесткий отбор потомства по необходимым признакам, селекционер реализует свою идею, свое представление о породе.

Основные направления селекции животных: 1) сочетание высокой продуктивности с хорошей приспособленностью пород к условиям среды конкретных природных зон; 2) повышение роли качественных показателей продуктивности животных — качество меха пушных зверей, жирномолочность и содержание белка в молоке крупного рогатого скота, соотношение мяса, жира, костей у мясных животных, длина и крепкость шерсти овец и т. д.; 3) повышение скороспелости и мясной продуктивности у различных животных при сочетании этой продуктивности с молочной — у крупного рогатого скота, с шерстной у овец, с яйценоскостью у кур; 4) выведение пород интенсивного типа; 5) повышение "оплаты" корма; 6) повышение устойчивости к заболеваниям и др.

Основными методами анализа наследственных хозяйственно ценных признаков у животных-производителей являются анализ экстерьера и оценка по потомству. Для выведения новой породы животных, обладающей комплексом ценных признаков в соответствии с планом селекционера и требованиями производства, большое значение имеют правильный отбор и оценка качества исходных производителей.

Оценку производят в первую очередь по экстерьеру, т.е. фенотипу. Под экстерьером понимают всю совокупность наружных форм и признаков животных, включая их телосложение, соотношение частей тела животного и даже масть и наличие для каждой породы своей экстерьерной "метки". Зная коррелятивные связи между признаками, можно по внешним несущественным фенотипическим проявлениям проследить за наследованием трудно контролируемых, связанных с ними хозяйственно ценных признаков.

Так как подбор производителей в некотором смысле является решающим фактором, то во избежание ошибок селекционерами часто используется как бы "пристрелочный" предварительный эксперимент, суть которого состоит в оценке производителей по потомству, что особенно важно при оценке признаков, не проявляющихся у самцов. Для оценки проводится скрещивание производителей-самцов с несколькими самками, определяются продуктивность и другие качества потомства. Чтобы оценить качество наследственности организмов, признаки полученного потомства сравниваются со среднепородными и материнскими признаками.

Отдаленная гибридизация домашних животных менее продуктивна, чем растений. Правда, в некоторых случаях отдаленная гибридизация видов с родственными хромосомными наборами не приводит к нарушению мейоза, а ведет к нормальному слиянию гамет и развитию зародыша у отдаленных гибридов, что позволило получить некоторые ценные породы, сочетающие полезные признаки обоих использованных в гибридизации видов. Например, получены породы тонкорунных архаромериносов, которые, как и архары, могут использовать высокогорные пастбища, недоступные для тонкорунных мериносов. Успешно завершились попытки улучшить породы местного крупного рогатого скота скрещиванием его с зебу и яками.

Следует отметить, что не всегда необходимо добиваться плодovitого потомства от отдаленной гибридизации. Иногда полезны и стерильные гибриды, как, например, веками используемые мулы — стерильные гибриды лошади и осла, отличающиеся выносливостью и силой.

Селекция микроорганизмов. Работы, проводимые в селекции микроорганизмов (в отличие от селекции растений и животных), имеют ряд особенностей. В небольшом количестве пробирок и чашек Петри в считанные дни можно вырастить миллиарды особей. Мутационный процесс у микроорганизмов можно использовать более эффективно, чем у высших

организмов, так как геном микроорганизмов гаплоидный, что позволяет выявлять любые мутации уже в первом поколении. Преимущество микроорганизмов заключается также и в простоте генетической организации бактерий по сравнению с эукариотами: значительно меньшее число генов (причем часто уже прокариотированных), их более простая генетическая регуляция, отсутствие или не столь сложные взаимодействия генов. Несмотря на то, что некоторые микроорганизмы (например, грибы) тоже относятся к эукариотам, для них характерны, как правило, те же особенности, что и для прокариот.

Методы селекции микроорганизмов существенно отличаются от методов селекции высших эукариот. В селекции, как правило, используются естественные способности микроорганизмов синтезировать какие-либо полезные для человека соединения (аминокислоты, витамины, ферменты и т.д.). Однако, используя методы генетической инженерии, можно заставить бактерии или другие микроорганизмы продуцировать те соединения, синтез которых в дикой природе им никогда не был присущ (например, гормоны и человека и животных, биологически активные соединения).

После выделения из дикой природы микроорганизмов, способных синтезировать интересующее селекционера соединение, проводится отбор наиболее продуктивных штаммов. Следующий этап, как правило, — это индуцирование мутаций. Вероятность возникновения мутаций у микроорганизмов та же, что и у всех других организмов, — примерно 1 мутация на 1 млн особей по каждому гену. Однако, учитывая то, что получить миллионное и миллиардное потомство у микроорганизмов нетрудно, вероятность выделения мутаций по данному гену достаточно высокая. В качестве мутагенов используются ионизирующие излучения, некоторые химические соединения, а также ультрафиолетовое излучение, обладающее хотя и низкой проникающей способностью, но достаточной для индукции мутаций у микроорганизмов.

Для выделения мутаций могут служить селективные среды, т.е. среды, на которых способны расти мутанты, но погибают исходные родительские особи дикого типа. Используется также отбор, ведущийся по видимым различиям между колониями мутантов и диких форм (окраска и форма колоний, окраска среды либо ее обесцвечивание и т.д.). Кроме того, отбор проводится и по различиям в скорости роста мутантов и диких форм.

Отбор по продуктивности (например, продуцентов антибиотиков) осуществляется по степени антагонизма и уг-

нетения 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 отбираются наиболее продуктивные колонии. Таким образом, комбинируя мутагенез и отбор, селекционерам удалось повысить продуктивность штаммов гриба пеницилла в 100 раз. Кроме мутагенеза используются гибридизация и рекомбинация.

Роль микроорганизмов в микробиологической (производство лекарств, биологически активных соединений, кормовых добавок, бактериальных удобрений), пищевой (хлебопечение, производство спирта, виноделие и т.д.) промышленности, в сельском хозяйстве и многих других областях невозможно переоценить. Селекция штаммов дрожжевых грибов, вызывающих брожение в тесте, повышает качество хлеба. Улучшение качества молочнокислых продуктов, соления и квашения пищевых продуктов также зависит от селекции микроорганизмов. Важно и то, что многие микроорганизмы для производства ценных продуктов используют отходы производства, нефтепродукты и тем самым производят их разрушение, предохраняя от загрязнения окружающую среду.

Селекция микроорганизмов в состоянии оказать значительное влияние на повышение плодородия почв, улучшение качества кормов, т.е. повысить урожайность сельскохозяйственных культур и продуктивность животных.

Большое практическое значение имеет то, что появилась возможность быстрого реагирования на появление спонтанных мутаций болезнетворных микроорганизмов, в частности мутаций устойчивости к антибиотикам. В ответ на появление устойчивых форм микроорганизмов производится замена используемых антибиотиков.

3.8. Основные направления биотехнологии

Биотехнология — это использование живых организмов и биологических процессов в производстве. Хотя хлебопечение, виноделие, сыроварение и другие отрасли биотехнологии, базирующиеся на использовании микроорганизмов, известны с незапамятных времен, считается, что современная биотехнология (в том числе и термин) возникла в

середине 70-х гг. В настоящее время биотехнология далеко шагнула за пределы традиционного использования в легкой и пищевой промышленности, так как ее методы выгоднее обычных, они используются при обычных температурах и давлениях, экологически чисты, как правило, не требуют реактивов, отравляющих среду, зачастую более производительны, а иногда вообще не могут быть заменены никакими другими методами.

Одно из важнейших направлений современной биотехнологии — это использование биологических методов борьбы с загрязнением окружающей среды (например, биологическая очистка сточных вод, загрязненной почвы и т. д.).

Большое значение имеет использование методов биотехнологии для защиты растений от вредителей и болезней.

Биотехнология проникает в тяжелую промышленность. В древности металлурги получали железо из болотных руд, производимых железобактериями, способными концентрировать железо. В настоящее время разработаны способы бактериальной "добычи" (концентрации) других ценных металлов — марганца, меди, хрома и др. Эти методы используются для разработки отвалов старых рудников и бедных месторождений, где традиционные методы добычи экономически невыгодны.

Однако главным направлением биотехнологии является производство микроорганизмами и культивируемыми эукариотическими клетками биологически активных соединений (ферменты, витамины, гормональные препараты), лекарственных препаратов (антибиотики, вакцины, сыворотки, высокоспецифичные антитела и др.), а также ценных соединений (кормовые добавки, например незаменимые аминокислоты, кормовые белки и т. д.).

Генетическая инженерия — один из важнейших методов биотехнологии. Она предполагает целенаправленное искусственное создание определенных комбинаций генетического материала, способных нормально функционировать в клетке, т. е. размножаться и контролировать синтез конечных продуктов. Можно выделить несколько разновидностей метода генетической инженерии в зависимости от уровня и особенностей его использования.

Генетическая инженерия используется в основном на прокариотах и микроорганизмах, хотя в последнее время начала применяться и на высших эукариотах (например, на растениях). Этот метод включает в д е л е н и е из клеток отдельных генов или синтез генов вне клеток (например, на

основе матричной РНК, синтезированной данным геном), направленную перестройку, копирование и размножение выделенных или синтезированных генов (к л о н и р о в а н и е генов), а также их перенос и включение в подлежащий изменению геном. Таким путем можно добиться включения в клетки бактерий "чужих" генов и синтеза бактериями важных для человека соединений. Благодаря этому в геном кишечной палочки удалось ввести ген синтеза инсулина из генома человека. Инсулин, синтезированный бактериями, используется для лечения больных сахарным диабетом.

Развитие генетической инженерии стало возможным благодаря открытию двух ферментов — рестриктаз, разрезающих молекулу ДНК в строго определенных участках, и лигаз, сшивающих кусочки различных молекул ДНК друг с другом. Кроме того, в основе генетической инженерии лежит открытие векторов, которые представляют собой короткие, самостоятельно размножающиеся в клетках бактерий кольцевые молекулы ДНК. С помощью рестриктаз и лигаз в векторы и встраивают необходимый ген, добываясь впоследствии его включения в геном клетки-хозяина.

Клеточная инженерия — это метод конструирования клеток нового типа на основе их культивирования, гибридизации и реконструкции. Она базируется на использовании методов культуры клеток и тканей. Выделяются два направления клеточной инженерии: 1) использование клеток, переведенных в культуру, для синтеза различных полезных для человека соединений; 2) применение культивируемых клеток для получения из них растений-регенерантов.

Растительные клетки в культуре — это важный источник ценнейших природных веществ, так как они сохраняют способность синтезировать свойственные им вещества: алкалоиды, эфирные масла, смолы, биологически активные соединения. Так, переведенные в культуру клетки женьшеня продолжают синтезировать, как и в составе целостного растения, ценное лекарственное сырье. Причем в культуре с клетками и их геномами можно проводить любые манипуляции. Используя индуцированный мутагенез, можно повышать продуктивность штаммов культивируемых клеток и проводить их гибридизацию (в том числе и отдаленную) гораздо легче и проще, чем на уровне целостного организма. Кроме того, с ними, как и с прокариотическими клетками, можно проводить генно-инженерные работы.

Путем гибридизации лимфоцитов (клеток, синтезирующих антитела, но неохотно и недолго растущих в культуре) с опухолевыми клетками, обладающими потенциальным бессмертием и способными к неограниченному росту в искусственной среде, решена одна из важнейших задач биотехнологии на современном этапе — получены клетки гибридомы, способные к бесконечному синтезу высокоспецифических антител определенного типа.

Таким образом, клеточная инженерия позволяет конструировать клетки нового типа, комбинировать отдельные фрагменты клеток (ядра, митохондрии, пластиды, цитоплазму, хромосомы и т.д.), соединять клетки различных видов, относящиеся не только к разным родам, семействам, но и царствам. Это облегчает решение многих теоретических проблем и имеет практическое значение.

Клеточная инженерия широко используется в селекции растений. Выведены гибриды томата и картофеля, яблони и вишни. Регенерированные из таких клеток растения с измененной наследственностью позволяют синтезировать новые формы, сорта, обладающие полезными свойствами и устойчивые к неблагоприятным условиям среды и болезням. Этот метод широко используется и для "спасения" ценных сортов, пораженных вирусными болезнями. Из их ростков в культуре выделяют несколько верхушечных клеток, еще не пораженных вирусом, и добиваются регенерации из них здоровых растений сначала в пробирке, а затем пересаживают в почву и размножают.

Биотехнологии, генетической и клеточной инженерии принадлежит будущее. По мере того, как будут появляться новые векторы и человек научится с их помощью внедрять нужные гены в соответствующие клетки организма растения, животного и человека, заставит их внедряться в геном и научит работать, многие до сих пор неразрешимые проблемы биологии, медицины и сельского хозяйства могут стать разрешимыми. Это позволит постепенно избавиться от наследственных болезней человека, заставить микроорганизмы (и другие клетки) синтезировать необходимые лекарства, биологически активные соединения, кормовые добавки и корма для животных, а со временем — и непосредственно белки, употребляемые в пищу человеком, обеспечить экологически чистое производство, получить бактерии, которые расщепляют вещества, загрязняющие окружающую среду.

Глава 4. ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

4.1. Развитие биологии в додарвиновский период

Истоками современного естествознания являются труды и воззрения натурфилософов Древней Греции, Индии, Китая, Египта. Однако основные знания об окружающем нас мире получены в период начиная с эпохи Возрождения по настоящее время.

В эту эпоху развивалось мореплавание, совершались географические открытия, создавались университеты, естественноисторические музеи, что способствовало развитию наук о природе. В общефилософских представлениях происходит отрыв от мифологических воззрений, характерных для средневековья, и формируются материалистические учения при господстве метафизических взглядов. В Европе, куда непрерывным потоком поступали богатейшие коллекции растений и животных, начинают использовать ранее неизвестные растения, ввозимые из Америки (картофель, табак, кукуруза, какао) и Азии (корица, гвоздика, мускатный орех).

Широкое распространение в это время получили метафизические представления, согласно которым природа рассматривалась как скопление предметов и явлений, оторванных друг от друга, постоянных и находящихся в определенной гармонии, созданной Творцом. Таким образом, сущность метафизического мировоззрения заключается в признании постоянства, неизменности и изначальной целесообразности всей природы. Под выражением "изначальная целесообразность" понималось полное соответствие организма или органа цели, ради которой он был создан.

Основная задача науки состояла в изучении огромного накопленного материала. Было описано много форм растений и животных. Возникла необходимость в расчленении явлений природы и их детальном анализе. Среди многих направлений в естествознании важное место начинает занимать систематика.

Для приведения в упорядоченную систему большего объема материала по описанию растений и животных необходимо было выработать общую для всех живых организмов единицу систематизации. Такой единицей стало понятие вида, первое определение которого дал английский ботаник Дж.Рей (1628—1705). Под видом он понимал наиболее мелкие совокупности организмов, сходных мор-

фологически, совместно обитающих и дающих подобное себе потомство.

Первые системы ботаников и зоологов XVI—XVIII вв. были искусственными, так как растения и животные группировались по признакам, избранным произвольно. При этом каждый исследователь опирался на тот признак, который считал наиболее существенным (например, форма плода, окраска венчика, количество тычинок, особенности строения зубов и т.п.). Такие системы вносили некоторую упорядоченность, но не отражали родственных связей между организмами. Однако этот первоначально ограниченный подход сыграл важную роль в создании естественной системы органического мира. Вершиной искусственной систематики явилась система, разработанная шведским натуралистом К. Линнеем (1707—1778). Он умело обобщил достижения предшественников и дополнил их собственным материалом. Его основные работы "Система природы", "Философия ботаники" посвящены проблемам систематики растений. В предложенной К. Линнеем системе классификации было принято деление растений и животных на несколько соподчиненных групп: классы, отряды, роды, виды и разновидности (рис. 4.1). Им была введена в практику бинарная, или двойная, номенклатура видовых названий. Согласно бинарной номенклатуре, наименование вида состоит из родового названия и видового эпитета: пшеница мягкая, пшеница твердая, человек разумный и т.д.

К. Линней классифицировал растения по строению генеративных органов с учетом особенностей формы, величины, числа тычинок и пестиков. Достаточно было подсчитать количество тычинок в цветке, и сразу определялось систематическое положение данного вида, поскольку название рода являлось общим для всех видов, которые он объединяет. Подобный принцип соподчинения наименований сохранился в систематике и по настоящее время.

При классификации по одному — двум произвольно взятым признакам далекие в систематическом отношении растения оказывались иногда в одном классе, а родственные — в разных. Здесь проявлялся субъективизм систематика, что порой вносило много путаницы при систематизации организмов.

В основу деления животного мира на классы положены особенности строения кровеносной и дыхательной систем. Всего К. Линнеем было выделено шесть классов: млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, насекомые, черви.

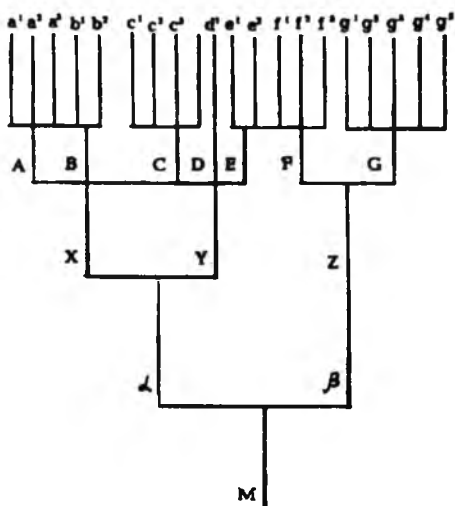


Рис. 4.1. Схема соподчиненности
таксономических единиц:

М — классы; α , β — отряды; X, Y, Z — роды
(ряды); A — G — виды; $a^1 - g^5$ — подвиды

Система К. Линнея, несмотря на ее недостатки, имела огромное значение, так как она подытоживала труд ученых первой половины XVII в. и обеспечивала дальнейшее развитие систематики. Благодаря простоте своих описаний и определений она вызвала большой интерес к исследованию растений и животных, а принцип соподчиненности форм указывал на факт дивергенции.

Работы К. Линнея сыграли важную роль в развитии биологии и способствовали формированию исторического взгляда на природу. Действительно, применение бинарной номенклатуры способствует формированию представлений о родстве форм в пределах рода, а соподчиненность таксономических единиц в конце концов приводит к мысли об общности происхождения органических форм. Но сам Линней, признав реальность видов, не допускал их изменчивости.

Некоторые особенности метафизического взгляда на природу можно проследить в работах одного из наиболее ярких представителей ученых-метафизиков XVIII в. Ж. Кювье (1769 — 1832). Основной задачей науки он считал описание и классификацию наблюдаемых явлений и фактов. По мнению ученого, факты, с которыми имеет дело

зоология, — это виды животных, созданные Творцом и остающиеся неизменными. Доказывая устойчивость видов во времени, Ж. Кювье ссылается на египетские коллекции мумий и изображения животных и подчеркивает, что они в точности похожи на современные виды.

Еще одним доказательством неизменности видов Ж. Кювье считал отсутствие в палеонтологическом материале переходных форм между вымершими и современными видами. Этот довод был достаточно убедительным, так как в случае изменения видов, по мнению Кювье, наблюдались бы все переходные формы от одной изменяющейся формы к другой.

Каким же образом, если не изменчивостью, можно объяснить смену фаун в прошлой истории Земли? Ж. Кювье объяснил это тем, что на протяжении всей истории поверхность земного шара испытывала внезапные катастрофы, вызываемые внутренними силами Земли. Происходили поднятия и опускания суши, море отступало или заливало континенты, происходило похолодание или потепление климата и т.д. Все это сопровождалось гибелью животных и растений на данной территории, которая впоследствии заселялась новыми видами, переселившимися из соседних областей.

С такими взглядами на природу как на нечто неизменное, застывшее и кем-то созданное связаны и представления ученых-метафизиков об абсолютной целесообразности живых существ.

Так, например, Ж. Кювье указывал, что если пищеварительная система животного приспособлена к перевариванию свежего мяса, то и челюсти его должны быть устроены так, чтобы они могли схватывать и разрывать добычу на куски, а зубы резать и разжевывать мясо. У такого животного должна быть развита система органов, обеспечивающих преследование и схватывание добычи, а также распознавание ее на расстоянии. Используя коррелятивную связь между органами, Кювье восстановил облик многих вымерших форм, что позже явилось основой для построения палеонтологических рядов.

Иного типа корреляции (соотношения органов) существуют у травоядных животных. Ж. Кювье считал, что, поскольку животные были созданы Творцом, следовательно, целесообразность, выражающаяся в их приспособленности к условиям жизни, является целесообразностью изначальной, раз навсегда данной и потому неизменной.

Несмотря на господство метафизических представлений, многие ученые уже высказывали идеи об историческом развитии природы. В конце метафизического периода ученые уже признают безграничную изменяемость видов (Ж.Л. Бюффон и др.).

Первую теорию о естественном развитии органического мира создал французский натуралист XVIII в. Ж.-Б. Ламарк (1744—1829). Свое учение он изложил в 1809 г. в труде "Философия зоологии". По мнению Ламарка, сложные организмы не могли появиться внезапно: это было бы равносильно чуду. Он полагал, что жизнь возникла из неорганической природы и вначале была представлена простыми формами. Высшие организмы произошли от простых путем постепенного усложнения последних.

Обосновывая свое эволюционное учение, Ж.-Б. Ламарк пытался решить проблемы прогресса в живой природе и движущих сил эволюции. Признавая возможность превращения одних видов в другие, он полагал, что превращение идет по определенному закону, связанному со степенью сложности организации видов. Для каждого царства организмов существует единый ступенчатый ряд (градация) с расположением групп по степени усложнения их организации. Этот ряд начинается простейшими и кончается наиболее совершенными живыми формами. Таким образом, градация обнаруживается в расположении видов от простых форм к более сложным. Какова же причина градации?

Ученый пытается ответить на этот вопрос, признавая наличие некоей "силы жизни", усложняющей организацию живых существ. Он считает, что эта градация заметна лишь в крупных систематических подразделениях. Нельзя построить лестницу видов, расположив их по сложности в один ряд. Причиной такого нарушения градации служит влияние на организмы внешней среды.

С точки зрения Ламарка факторы среды (свет, тепло, влажность) оказывают непосредственное влияние лишь на растения и низших животных, а на высших животных — косвенное, через нервную систему. Изменение условий жизни вызывает у животных изменение потребностей, а следовательно, и привычек. В результате одни органы, необходимые в новых условиях, упражняются и развиваются, другие, ставшие ненужными, постепенно исчезают (закон упражнения и неупражнения органов). При длительном воздействии новых условий приобретенные признаки закрепляются и передаются по наследству (закон наследо-

вания приобретенных признаков). Например, у беззубых млекопитающих (киты, муравьеды) полная редукция (исчезновение) зубов связана с тем, что их предки стали проглатывать пищу, не пережевывая ее. У животных, обитающих под землей, происходила редукция глаз, в результате чего у одних из них (крот) глаза стали маленькими, у других (слепыш) исчезли совсем.

Свое эволюционное учение Ж.-Б. Ламарк строил на признании изменчивости организмов вследствие влияния внешней среды и наследования приобретенных признаков. Он считал, что высшие животные способны к проявлению воли в различных обстоятельствах, вынуждающих их к определенным действиям. Этот внутренний фактор имеет особое значение в их эволюции. У низших же животных и растений, не способных к проявлению воли, приспособительная эволюция осуществляется под непосредственным влиянием внешней среды. В ходе эволюции определяются два основных направления развития: градация и приспособление к условиям среды. Градационный процесс — главное направление эволюции — обеспечивается врожденным стремлением органических форм к повышению организации. Он сопровождается более частным процессом приспособления к условиям существования, который у высших форм происходит под косвенным, а у низших — под прямым влиянием факторов среды.

Помимо эволюции в естественных условиях Ж.-Б. Ламарк рассматривал и вопрос о происхождении домашних животных и растений. По его мнению, то, что природа совершает в течение долгого времени, люди делают изо дня в день, произвольно меняя условия выращивания растений и содержания животных. В природе нет такого разнообразия пород (собак, крупного рогатого скота и т.д.), какое имеется в домашних условиях. По-видимому, когда-то существовала одна начальная порода, близкая к волку, от которой постепенно произошли все породы собак. Путем выращивания в разных географических и климатических условиях были получены современные сорта капусты, пшеницы и других культурных растений.

Особого внимания заслуживают представления Ламарка о происхождении человека. По строению тела человек стоит ближе всего к обезьянам. Если какая-либо порода обезьян отвыкала лазать по деревьям и в течение ряда поколений пользовалась для ходьбы задними конечностями, то она из четверорукой должна была стать двурукой.

Впоследствии указанная порода перестает пользоваться челюстями для разрывания добычи, что может привести к уменьшению челюстей. У особей этой породы появилась потребность в общении с себе подобными, что привело к развитию различных жестов, а затем и речи. Таково, по Ламарку, вероятное происхождение человека.

Заслугой Ж.-Б.Ламарка является попытка объяснить современную природу как результат длительного исторического развития. Свое учение он строит на признании безграничной изменяемости видов, которая рассматривается как проявление всеобщего закона природы, и при этом не признает границ между видами. Однако не все положения Ламарка были им обоснованы верно.

Так, выдвинутый им принцип градации отражает развитие природы от простого к сложному, но причиной градации Ламарк считал заложенное Всевышним стремление организмов к совершенствованию, что в корне неверно. Кроме того, признавая влияние внешней среды на организм, он неправильно объяснил факт приспособленности организмов к окружающей среде. Он рассматривал приспособление как результат врожденной способности живых существ изменяться именно так, как того требуют данные условия. Таким образом Ж.-Б.Ламарк ставит знак равенства между изменением и приспособлением, механически сводя процесс адаптации к процессу изменчивости.

Одним из факторов эволюции Ламарк необоснованно считал наследование всех приобретенных признаков. Современная наука доказала, что наследуются только те изменения организмов, которые затрагивают их генотип.

4.2. Предпосылки возникновения эволюционной теории Ч.Дарвина

Возникновение учения о развитии органического мира было обусловлено не только ходом развития естественных наук, но и социально-экономическими причинами.

В первой половине XIX в. Англия была передовой капиталистической страной с высоким уровнем развития производительных сил. Промышленность Англии перерабатывала уже не только свое сырье, но и сырье, привозимое из различных стран мира. Для освоения новых земель туда направлялись военные, торговые и исследовательские экспедиции. В одной из них принял участие Ч.Дарвин (1809 —

1882). Его путешествие дало возможность провести обширные геологические, зоологические и ботанические наблюдения, которые привели к выводу о несостоятельности теории постоянства видов.

Развитие производства в Англии способствовало развитию интенсивных методов полеводства и животноводства. Старые малопродуктивные породы животных и сорта растений уже не удовлетворяли запросы рынка. В сельском хозяйстве все шире стали применяться различные приемы улучшения старых и выведения новых, более продуктивных пород животных и высокоурожайных сортов растений, что подрывало веру в неизменяемость живой природы. Эти достижения укрепили эволюционные воззрения Ч. Дарвина и помогли ему обосновать принципы отбора, лежащие в основе его теории.

Естественные науки к этому времени накопили огромное количество фактов, которые нельзя было совместить с метафизическим представлением о неизменяемости природы. Одной из научных предпосылок возникновения учения Дарвина было эволюционное учение Ламарка.

Большое влияние на Ч. Дарвина оказала и работа Ч. Лайеля, который показал, что геологические изменения происходят под влиянием непрерывного выветривания, размывания, вулканической деятельности и других естественных сил. Представления о постепенном преобразовании Земли и условий жизни на ней привели к учению о постепенном преобразовании организмов, их приспособлении к изменяющейся среде, изучению изменчивости видов.

Развитие различных областей биологии также наталкивало на мысль об изменяемости в природе. Об этом свидетельствовали многочисленные факты из области сравнительной анатомии, систематики, палеонтологии, эмбриологии и клеточной теории.

Эволюционные идеи высказывались многими учеными того периода. Их сторонником был и русский ученый К. Ф. Рулье (1814—1858). В своих лекциях и в курсе "Общая зоология" он отстаивал мысль о вечности природы, о необходимости исследования всех ее явлений во взаимосвязи. Рулье считал, что в природе нет застоя и покоя. По общему закону природы все образуется путем медленных, постоянных изменений. Эти изменения приводят к тому, что из более простого развивается более сложное. Основываясь на палеонтологическом материале, Рулье выделял три периода развития органического мира.

Первый период характеризуется возникновением и развитием жизни в море. В первичном океане зародились одноклеточные водоросли. Затем при отступлении моря на участках освободившейся суши появились лишайники, а позднее — грибы и мхи. Дальнейшее усложнение первичных растений привело к возникновению более сложно устроенных сосудистых растений.

Второй период ознаменован расцветом однодольных и появлением двудольных растений, а также первых наземных животных.

Для третьего периода характерно появление на земном шаре современных растений и животных. Учение Рудольфа Вальтера Дарвина не было повторением учения Ж.-Б. Ламарка. По своей сути оно глубоко материалистично и объясняло органический мир как результат его исторического развития.

Значительные успехи были достигнуты и в эмбриологии. Крупнейший русский эмбриолог XIX в. К.Э. Бэр (1792—1876), проанализировав строение зародышей у представителей различных классов позвоночных, сделал следующие выводы:

1) на ранних стадиях развития зародыши различных позвоночных животных схожи друг с другом;

2) по мере развития зародышей их сходство уменьшается и они приобретают черты, свойственные данной систематической группе.

Под влиянием работ Бэра зоологи XIX в. для определения систематического положения организма учитывали ранние стадии его эмбрионального развития, когда появляются первые характерные признаки данной группы организмов. Так, у эмбрионов позвоночных происходит ранняя закладка нервной трубки и хорды (признаки, характерные для всей этой группы, начиная от рыб и до млекопитающих включительно). Следовательно, хорда и нервная трубка — важнейшие признаки позвоночных животных.

Во второй четверти XIX в. были сделаны крупные открытия в строении клетки. Английский ботаник Р. Броун в растительных клетках открыл ядро, а М. Шлейден и Т. Шванн создали клеточную теорию, которая давала прочное научное обоснование учению о единстве органического мира.

На формирование эволюционных взглядов Дарвина большое влияние оказали также широко распространенные в Англии идеи, порожденные социально-экономическими условиями: идея свободной конкуренции и всеобщей борьбы за существование в человеческом обществе. Свобода

конкуренции, борьба за существование провозглашались как всеобщий закон природы. Из работы А. Смита "Исследование о природе и причинах богатства народов" Дарвин извлек идею о естественной "гибели неудачников", что позволило ему подойти к идее естественного отбора.

Большое значение в формировании эволюционных взглядов Дарвина сыграли и его собственные открытия, сделанные им во время путешествия на корабле "Бигль". Изучив геологию Южной Америки, Дарвин убедился в несостоятельности теории катастроф и подчеркнул значение естественных факторов в истории земной коры и ее животного и растительного населения. Благодаря палеонтологическим находкам он отмечает сходство между вымершими и современными животными Южной Америки. Он находит так называемые переходные формы, которые совмещают признаки нескольких современных отрядов. Таким образом был установлен факт преемственности между современными и вымершими формами.

Вторая группа обнаруженных Дарвином фактов, опровергающих концепцию постоянства видов, относится к особенностям географического распределения животных. В фауне Южной Америки представлены формы, которых нет в Северной Америке (обезьяны, ламы, ленивцы, муравьеды, броненосцы). Однако, по его мнению, сходство фаун обоих материков имело место в прошлые геологические эпохи. В дальнейшем произошла изоляция фаун Южной и Северной Америки благодаря появлению преграды (плоскогорья) в южной части Мексики.

Особенно интересные данные Дарвин собрал на Галапагосских островах, лежащих в 950 км от Западного побережья Южной Америки в Тихом океане. Эти острова вулканического происхождения, молоды в геологическом отношении, т.е. возникли позже Американского континента. Изучая живущие там эндемичные формы черепах, вьюрков и др., он отмечал, что фауна этого архипелага схожа с фауной Южной Америки, но вместе с тем и отличается от нее. Дарвин показал американское происхождение галапагосской фауны. Он отмечал, что на каждом острове этого архипелага имеется своя форма вьюрков, но все они образуют одну естественную группу и произошли от одного первоначального вида, жившего на близлежащем Американском материке.

Итак, в начале XIX в. на основе обширного фактического материала были сделаны некоторые важные обобщения: об изменяемости видов, о естественных группах организмов,

единстве плана строения организмов, смене форм и увеличении в последовательных геологических горизонтах сходства в строении вымерших форм с современными; об историческом развитии земной коры, а также о сходстве зародышей систематически далеких друг от друга групп животных.

Таким образом, учение об эволюции органического мира — крупнейшее обобщение естествознания XIX в. — было подготовлено как предшествующим развитием научной мысли, так и социально-экономическими условиями.

Однако если дарвинизм был подготовлен всем ходом развития науки и социально-экономическими условиями, если многие ученые до Дарвина высказывали идеи, близкие к его воззрениям, то в чем же заслуга самого Дарвина? Действительно ли он совершил переворот в биологической науке?

Несмотря на то, что естествознание продвигалось вперед и накапливало факты, крайне противоречившие метафизическому мировоззрению, взгляды о неизменности природы продолжали господствовать. В учениях предшественников Дарвина оставались нерешенными три основные проблемы. Первая из них — проблема превращения одной органической формы в другую. Никто не доказал, что из одного вида может возникнуть новая видовая форма. Вторая — проблема целесообразности органических существ. Она заключается в следующем: почему, если в природе идет процесс исторического развития, каждая новая органическая форма оказывается приспособленной к окружающим ее условиям? До Дарвина эту проблему решали с метафизических позиций, в силу чего целесообразность признавалась абсолютной и изначальной, раз и навсегда данной. Третья проблема касалась движущих сил и факторов эволюции. Все эти проблемы впервые нашли свое решение в эволюционной теории Дарвина, которая и совершила переворот в биологической науке.

Эволюционная теория Дарвина явилась одним из первых удачных примеров решения важных проблем развития живой природы с позиций естественной исторического материализма. Она оказала огромное влияние на все биологические науки.

Положительной стороной теории Дарвина является ее тесная связь с селекционной практикой, которая послужила основой для построения эволюционной теории. Для анализа процесса эволюции органического мира Дарвин не просто использовал данные практики, а критически пересмотрел свои выводы с учетом достижений естествознания и сель-

ского хозяйства. Это отвечало общепризнанному принципу, согласно которому практика является главным критерием истины, и привело к коренной перестройке биологических наук и разрешению многих общепризнанных проблем.

4.3. Основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина

Искусственный отбор. Исходным положением учения Дарвина является его утверждение о наличии изменчивости в природе. Изменчивость хорошо прослеживается при сравнении многих пород животных и сортов растений, выведенных человеком в различных местах земного шара. Так, в Северной Африке имеется 38 разновидностей финиковой пальмы. Только на одном острове Полинезии возделывается 24 формы хлебного дерева и столько же форм банана. В Китае выращивают 63 сорта бамбука. В пределах любого вида животных и растений, а в культуре в пределах любого сорта и породы нет одинаковых особей. Еще К. Линней указывал, что оленеводы узнают в своем стаде каждого оленя, пастухи — каждую овцу. Намного сильнее эта способность развита у садоводов. Многие садоводы распознают сорта гиацинтов и тюльпанов по луковицам. Значит, все животные и растения отличаются от себе подобных, хотя неопытному глазу и кажутся одинаковыми. Исходя из этих фактов, Дарвин делает вывод о том, что животным и растениям присуща изменчивость.

Анализируя материал по изменчивости животных, ученый заметил, что достаточно любой перемены в условиях содержания, чтобы вызвать изменчивость. Он различал две основные формы изменчивости: групповую, или определенную, и индивидуальную, или неопределенную.

При *групповой, определенной, но ненаследственной изменчивости* многие особи данной породы или сорта под влиянием конкретной причины изменяются одинаковым образом. Так, например, рост организмов зависит от количества пищи, окраска — от ее качества.

Под *индивидуальной, неопределенной, наследственной изменчивостью* следует понимать те небольшие различия, которыми отличаются друг от друга особи одного и того же вида. Это изменения, возникающие в результате неопределенного воздействия условий существования на каждую особь. Такие изменения появляются у животных

одного помета, у растений, выросших из семян одной коробочки. Неопределенность этих изменений заключается в том, что под действием одних и тех же условий особи изменяются по-разному. Неопределенные изменения Дарвин сравнивал с простудой, которая действует на разных людей по-разному, вызывая то кашель, то ревматизм, то воспаление легких в зависимости от состояния организма человека и его телосложения.

Изучая проявления изменчивости у растений и животных, Дарвин отметил ряд важных закономерностей в изменении различных органов и их систем в организме.

Одной из таких закономерностей является *коррелятивная*, или *соотносительная*, *изменчивость*. Коррелятивная изменчивость заключается в том, что изменение одного органа вызывает изменение других. Примером такой изменчивости может служить связь между развитием функционирующей мышцы и образованием гребня на кости, к которой она прикрепляется. У многих болотных птиц наблюдается корреляция между длиной шеи и длиной конечностей: птицы с длинной шеей имеют и длинные конечности.

Всем организмам в природе присуща наследственность. Это свойство выражается в сохранении и передаче признаков от предков к потомству.

Огромное значение Дарвин придавал наличию изменчивости и наследственности в природе. Изменчивость и наследственность в сочетании с отбором — основные факторы эволюции.

В книгах "Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь" (1859) и "Изменения домашних животных и культурных растений" (1868) Дарвин подробно описал многообразие пород домашних животных и проанализировал их происхождение. Он отмечал разнообразие пород крупного рогатого скота, которых насчитывается около 400.

Они отличаются друг от друга рядом признаков: окраской, формой туловища, степенью развития скелета и мускулатуры, наличием и формой рогов. Ученый подробно исследовал вопрос о происхождении этих пород и пришел к заключению, что все европейские породы рогатого скота, несмотря на большие различия между ними, произошли от двух родоначальных форм, одомашненных человеком.

Чрезвычайно разнообразны и породы домашних овец, их более 200, но происходят они от ограниченного числа предков — муфлона и архара. Разные породы домашних

свиней выведены также от диких форм кабана, которые в процессе одомашнивания изменили многие черты своего строения. Необычно многообразны породы собак, кроликов, кур и других домашних животных.

Особый интерес у Дарвина вызвал вопрос о происхождении голубей. Он доказал, что все существующие породы голубей произошли от одного дикого предка — скалистого (горного) голубя. Породы голубей так различны, что любой орнитолог, найдя их в диком состоянии, признал бы их за самостоятельные виды. Однако Дарвин показал их общее происхождение на основании следующих фактов:

1) ни один из видов диких голубей, кроме скалистого, не имеет признаков домашних пород;

2) многие черты всех домашних пород сходны с чертами дикого скалистого голубя. Домашние голуби не выют гнезд на деревьях, сохраняя инстинкт дикого голубя. Все породы обладают одинаковым поведением во время ухаживания за самкой;

3) при скрещивании голубей разных пород иногда появляются гибриды с признаками дикого скалистого голубя;

4) все гибриды между любыми породами голубей плодовиты, что подтверждает их принадлежность к одному виду. Совершенно очевидно, что все эти многочисленные породы произошли в результате изменения одной первоначальной формы. Такой вывод справедлив и для большинства домашних животных и культурных растений.

Большое внимание Дарвин уделял изучению различных сортов культурных растений. Так, сравнивая разнообразные сорта капусты, он сделал вывод о том, что все они выведены человеком из одного дикого вида.

Таким образом, было показано, что в процессе одомашнивания человек может добиться больших изменений у растений и животных. Однако породы и сорта, создаваемые человеком, характеризуются одной особенностью. Несмотря на то, что изменчивость затрагивает все органы животных и растений, домашние породы отличаются теми признаками, которые особенно ценятся человеком. Так, например, выведенные селекционером сорта капусты резко различаются формой листьев, а их цветки и семена остаются похожими. У декоративных растений, например у разных сортов анютиных глазок, получены разнообразные цветы, а их листья почти одинаковы. У сортов крыжовника разнообразны плоды, а листья почти не различаются. Новые сорта и породы улучшены, усовершенствованы, но их совершенство заключается

лишь в том, что они соответствуют потребностям человека. Например, быстро жиреющие свиньи вполне удовлетворяют человека, но в условиях дикой природы они не могли бы защитить себя от врагов и найти достаточное количество корма. Эти примеры показывают, что человек сам создает необходимые ему породы и сорта.

Каким же путем это достигается? Дарвин заметил, что во всех случаях селекционеры применяли один и тот же прием. Разводя животных или растения, они оставляли для размножения только экземпляры, наиболее удовлетворявшие их потребностям, и из поколения в поколение накапливали полезные для человека изменения. Такой способ получения пород и сортов называется искусственным отбором.

Дарвин различает два вида искусственного отбора — *методический*, или *сознательный*, и *бессознательный*. Сущность методического отбора заключается в следующем. Приступая к работе, селекционер ставит перед собой определенную задачу в отношении тех признаков, которые он хочет развить у данной породы.

Прежде всего эти признаки должны быть хозяйственно ценными или удовлетворять эстетические потребности человека.

Признаки, с которыми работает селекционер, могут быть и морфологическими и функциональными. К ним может относиться и характер поведения животных, например драчливость у бойцовых петухов. Решая поставленную перед собой задачу, селекционер выбирает из уже имеющегося материала все то лучшее, в чем проявляются хотя бы в малой степени интересующие его признаки. Выбранные особи содержатся в изоляции во избежание нежелательного скрещивания. Затем селекционер выбирает пары для скрещивания. После этого, начиная уже с первого поколения, он ведет строгий отбор лучшего материала и выбраковку того, который не удовлетворяет предъявленным требованиям.

Таким образом, методический отбор — это творческий процесс, приводящий к образованию новых пород и сортов. Используя этот метод, селекционер, как скульптор, лепит новые органические формы по заранее продуманному плану.

Успех искусственного отбора зависит от степени изменчивости исходной формы: чем сильнее изменяются признаки, тем легче найти нужные изменения. Немалое значение имеет и величина исходной партии: в большой партии большие возможности выбора. Сохранению отобранного материала способствует устранение скрещивания с другими формами,

т.е. изоляция и накапливающее действие отбора, другими словами, усиление нужных признаков в поколениях вследствие отбора в одном и том же направлении. Дарвин отмечал, что это усиление новых признаков достигается в процессе дивергенции, т.е. отклонения от первоначальной формы.

Бессознательный отбор проводится человеком без определенной, заранее поставленной задачи. Дарвин показал, что такой отбор действительно имеет место. Так, например, крестьянин, имеющий двух коров, желая использовать одну из них на мясо, зарежет ту, которая дает меньше молока; из кур он использует на мясо самых плохих несушек. В обоих случаях крестьянин, сохраняя наиболее продуктивных животных, проводит направленный отбор, хотя и не ставит перед собой цели вывести новые породы. Именно такую примитивную форму отбора Дарвин называет бессознательным отбором.

Во время своего путешествия Дарвин убедился, что полцивилизированные народы Южной Америки и Австралии применяют бессознательный отбор. Очевидно, бессознательный отбор издавна производился человеком при одомашнивании диких животных. Все это дало возможность сделать важный вывод о том, что в практике сельского хозяйства новые формы животных и растений всегда получаются только путем отбора. Следовательно, в учении об искусственном отборе Ч. Дарвин открыл закон, которому подчиняется процесс выведения новых пород животных и сортов растений.

Несмотря на то, что методический отбор является более прогрессивной формой, в своем учении особое значение Дарвин придавал отбору бессознательному. По его мнению, бессознательный отбор — это мостик между искусственным и естественным отбором. При бессознательном отборе человек не ставит перед собой цели выведения новой породы и выступает по отношению к полученному результату лишь как слепой отбирающий фактор, каким может быть любой другой фактор среды.

Естественный отбор. По Дарвину, эволюция видов в природе обуславливается факторами, аналогичными тем, которые определяют эволюцию культурных форм. Предпосылкой эволюции видов является наследственная изменчивость. Дарвин и здесь различает те типы изменчивости, которые он выделил в отношении культурных форм, отмечая особую значимость неопределенной (индивидуальной) изменчивости. Он считал, что незначительные индивидуальные изменения организмов ведут к образованию их

разновидностей. Вот почему доказательство изменчивости видов он начинает с анализа индивидуальной изменчивости, существующей в природе. Затем Дарвин доказывает наличие в природе и других факторов, обуславливающих возможность эволюции: помимо наследственной изменчивости необходимо наличие отбирающего фактора. Роль отбирающего фактора выполняет естественный отбор, в основе которого лежит борьба за существование, возникающая вследствие огромной *интенсивности размножения* организмов, приводящей к перенаселенности.

Способность к размножению — одно из основных свойств всего живого. В природе наблюдается тенденция организмов к неограниченному размножению. Русский ученый К. А. Тимирязев приводит следующий пример, иллюстрирующий это положение. Одуванчик, по приближенным подсчетам, дает 100 семян. Из них на следующий год может вырасти 100 растений, каждое из которых тоже даст по 100 семян. Значит, при беспрепятственном размножении число потомков одного одуванчика можно было бы представить геометрической прогрессией: первый год — 1 растение; второй — 100; третий — 10 000, ..., десятый год — 10^{18} растений. Для расселения потомков одного одуванчика, полученного на десятый год, понадобится площадь, в 15 раз превышающая площадь земного шара. На самом деле этого не происходит. Следовательно, не все растения оставляют после себя потомство, часть их погибает. Если подсчитать количество одуванчиков на определенной площади на лугу в течение нескольких лет, окажется, что оно мало изменяется.

К такому заключению можно прийти, если проанализировать способность к размножению самых различных растений и животных. По подсчетам Дарвина, в одной коробочке мака содержится 3 тыс. семян, а растение мака, выросшее из одного семени, дает до 60 тыс. семян. Многие рыбы ежегодно мечут до 10—100 тыс. икринок, треска и осетр — до 6 млн. Наряду с этим имеются примеры относительно малой плодовитости. Так, самка слона приносит потомство в возрасте между 30—90 годами. За эти 60 лет она рождает около 6 детенышей. Однако даже при такой низкой плодовитости потомство одной пары слонов за 750 лет может составить 19 млн особей.

Из сказанного следует вывод о том, что в природе происходит сильная элиминация (удаление, исключение) организмов. Иными словами, не все потомки достигают полового созревания и дают потомство — часть из них погибает.

Несоответствие между числом рождающихся особей и числом особей, доживающих до зрелого состояния, Дарвин положил в основу своего учения о борьбе за существование.

Наследственная изменчивость дает естественному отбору материал для накопления новых особенностей, подобно тому, как человек накапливает у домашних животных и культурных растений индивидуальные различия и создает новые формы.

Для доказательства существования в природе изменчивости видов Ч. Дарвин приводит так называемые "сомнительные виды". К ним относятся близкие по систематическому положению формы, в отношении которых трудно сказать, виды они или всего лишь подвиды более крупного вида. Неясность границ между сомнительными видами обусловлена существованием переходных форм между ними и соседними видами. Из-за этого различные описания флоры и фауны одной и той же местности могут содержать разное количество видов.

Другим доказательством изменчивости видов Дарвин считает тот факт, что виды, имеющие большие ареалы распространения с разнообразными условиями существования, как правило, образуют ряд географических подвидов.

Какие же силы осуществляют элиминацию части потомства в природе? Дарвин обращает внимание на широкую взаимосвязь между организмами и их связь с окружающей средой. Хищник, для того чтобы жить, должен питаться, а пищей ему служат травоядные животные. Травоядное животное, чтобы жить, поедает многие тысячи луговых растений. Растения уничтожаются насекомыми. Насекомые же являются кормом для насекомоядных птиц, которые в свою очередь истребляются хищными птицами. Эти сложные взаимосвязи Дарвин назвал *борьбой за существование*. Он подчеркивал, что этот термин должен пониматься в широком смысле, как любая зависимость организмов от окружающих условий.

Борьба за существование принимает самые разнообразные формы. Это, во-первых, непосредственное уничтожение одной особи другой, во-вторых, широко распространенная конкуренция их в борьбе за свет, влагу, пищу и место на Земле. Растение, отставшее в росте, вытесняется другими растениями, недостаток света еще больше угнетает его, и, наконец, оно погибает. Различные проявления борьбы за существование Дарвин сводил к трем видам: межвидовая, внутривидовая и борьба с условиями неорганической внешней среды.

Примеры межвидовой борьбы многочисленны. Это отношения между хищником и жертвой, травоядными животными и растениями, насекомыми и насекомоядными птицами; это конкурентная борьба между культурными растениями и сорняками, между деревьями разных видов в лесу и между травами на лугу. Сюда же можно отнести и явления антагонизма между разными видами микроорганизмов.

Поскольку под борьбой за существование Дарвин понимал зависимость организма от физических факторов внешней среды и других живых существ, а также успех особи "в обеспечении себя потомством", в своей книге "Происхождение видов..." он рассматривает и внутривидовые отношения как один из основных видов борьбы за существование.

Кроме того, он проанализировал взаимоотношения особей близких и отдаленных видов. Особи отдаленных видов, как правило, имеют различные потребности. Иногда их потребности частично совпадают, и тогда между ними возникает конкурентная борьба за те или иные условия жизни. Напротив, у особей близких видов и тем более у одного вида почти все потребности совпадают, поэтому конкурентная борьба между ними становится особенно острой.

Огромную роль в процессе элиминации особей в растительном и животном мире играют условия неорганической внешней среды. Дарвин приводит пример, когда во время суровой зимы в той местности, где он жил, погибло 80 % птиц. Множество растений уничтожается почти ежегодно поздними весенними заморозками, засухой, резкими климатическими колебаниями. При недостатке растворенного в воде кислорода в водоемах гибнут рыбы. Пропадает значительная масса семян, заносимых ветром в неблагоприятные условия.

Перенаселение (по Дарвину) — необходимая предпосылка возникновения борьбы за существование. Однако самой общей причиной борьбы за существование является относительная приспособленность организмов к окружающей их среде. Это объясняется тем, что физико-химические и биотические (создаваемые самими организмами) условия среды всегда колеблются, изменяются в том или ином направлении. Такие факторы окружающей среды, как количество пищи, влаги, освещенность, численность и активность врагов и паразитов, постоянно меняются. Гибель организмов из-за отсутствия необходимых условий для жизни обычна в природе, и они постоянно "борются" с неблагоприятными условиями окружающей среды.

Борьба за существование приводит к гибели организмов

или снижению плодовитости, что в эволюционном плане одно и то же. Какие же особи выживают в процессе борьбы за существование и какие гибнут? Является ли выживание чистой случайностью?

Для решения этого вопроса вновь обратимся к практике сельского хозяйства. При искусственном отборе селекционер оставляет для размножения особей, обладающих хотя бы небольшими полезными изменениями. Наличие полезных изменений должно играть определенную роль и при естественном отборе, только в первом случае речь идет об изменениях, полезных для человека, а во втором — об изменениях, полезных для самих организмов. Всякое, даже мелкое полезное организму изменение будет повышать вероятность его выживания. Другими словами, выживают особи, наиболее приспособленные к условиям окружающей среды.

Следовательно, естественный отбор — это идущий в природе процесс, при котором в результате воздействия условий среды на развивающиеся организмы сохраняются особи с полезными признаками, повышающими выживаемость в данных условиях среды и обуславливающими более высокую плодовитость.

Однако нельзя утверждать, что в процессе борьбы за существование выживают самые сильные, так как это искажает смысл учения Дарвина. Черви — паразиты кишечника не являются самыми ловкими и сильными, но они хорошо приспособлены к жизни в кишечнике хозяина. Или такой пример: большинство насекомых имеют крылья и перелетают с цветка на цветок. Однако встречаются и бескрылые формы, которые вынуждены в поисках пищи переползать с растения на растение. Казалось бы, крылатые насекомые должны победить в борьбе за существование бескрылые формы, тем не менее на океанических островах преобладают бескрылые формы, так как крылатые уносятся в море ветром и погибают.

Следовательно, в результате естественного отбора выживают виды, наиболее приспособленные к тем конкретным условиям среды, в которых протекает их жизнь. Приспособления организмов возникают постепенно. Естественный отбор способствует накоплению полезных изменений из поколения в поколение, и через много поколений особи данного вида значительно отличаются от своих предков.

Таким образом, Дарвин установил, что отбор имеет место и в естественных условиях без участия человека. Именно благодаря естественному отбору происходит непрерывный

процесс адаптации, совершенствования приспособлений, дивергенции и видообразования, т.е. процесс эволюции.

В самом общем виде схема действия естественного отбора, по Дарвину, сводится к следующему. Из-за присущей всем организмам неопределенной изменчивости внутри вида появляются особи с новыми признаками. Они отличаются от обычных особей данной группы (вида) по потребностям. Вследствие различия старых и новых форм борьба за существование приводит одни из них к элиминации. Как правило, устраняются менее уклонившиеся организмы, ставшие в процессе дивергенции промежуточными. Промежуточные формы попадают в условия напряженной конкуренции. Это означает, что однообразие, повышающее конкуренцию, является вредным, а уклоняющиеся формы оказываются в более выгодном положении и их численность увеличивается. *Процесс дивергенции* (расхождения признаков) происходит в природе постоянно. В результате образуются новые разновидности и подобное обособление разновидностей в конце концов приводит к появлению новых видов.

В природе часто встречаются признаки, которые могут показаться на первый взгляд нецелесообразными, например яркая окраска и громкий голос птиц, что выдает их присутствие. Это кажущееся противоречие с "ожидаемыми" результатами естественного отбора объясняет дарвиновская *теория полового отбора*. Такая форма отбора, по мнению Дарвина, определяется борьбой между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола. Следовательно, половой отбор — это частный случай внутривидового естественного отбора в период размножения. Дарвин различает два типа полового отбора. В первом случае происходит борьба между самцами, во втором — активность проявляют самки, а самцы лишь конкурируют между собой с целью возбудить самок, которые выбирают наиболее привлекательных самцов. Результаты обоих типов полового отбора различаются между собой. При первой форме отбора появляется сильное и здоровое потомство, хорошо вооруженные самцы (появление шпор, рогов). При второй усиливаются такие вторичнополовые признаки самцов, как яркость оперения, особенности брачных песен, издаваемый самцом запах, служащий для привлечения самки. Несмотря на кажущуюся нецелесообразность подобных признаков, поскольку они привлекают хищников, у такого самца повышаются шансы на оставление потомства, что оказывается выгодно виду в целом. Важнейший резуль-

тат полового отбора — появление вторичнополовых признаков и связанного с ним полового диморфизма.

В различных обстоятельствах естественный отбор может идти с различной интенсивностью. Дарвин отмечает обстоятельства, благоприятствующие естественному отбору:

1) достаточно высокая частота проявления неопределенных наследственных изменений;

2) многочисленность особей вида, повышающая вероятность проявления полезных изменений;

3) неродственное скрещивание, увеличивающее размах изменчивости в потомстве. Дарвин отмечает, что перекрестное опыление встречается изредка даже среди растений-самоопылителей;

4) изоляция группы особей, препятствующая их скрещиванию с остальной массой организмов данной популяции;

5) широкое распространение вида, так как при этом на границах ареала особи встречаются с различными условиями и естественный отбор будет идти в разных направлениях и увеличивать внутривидовое разнообразие.

Наряду с этими обстоятельствами главным условием успеха естественного отбора является его накапливающее действие, в котором и заключается основа его творческой видообразующей деятельности.

Таблица 4.1. Сравнительная характеристика искусственного и естественного отбора

Показатель для сравнения	Эволюция культурных форм (искусственный отбор)	Эволюция природных видов (естественный отбор)
Материал для отбора	Индивидуальная наследственная изменчивость	
Отбирающий фактор	Человек	Борьба за существование
Характер действия отбора	Накопление изменений в последовательном ряду поколений	
Скорость действия отбора	Действует быстро (методический отбор)	Действует медленно, эволюция идет постепенно
Результаты отбора	Создание форм, полезных человеку; образование пород и сортов	Образование приспособлений к окружающей среде; образование видов и более крупных таксонов

Таким образом, эволюция культурных форм протекает под действием искусственного отбора, слагаемыми (факто-

рами) которого являются изменчивость, наследственность и творческая деятельность человека. Эволюция природных видов осуществляется благодаря естественному отбору, факторами которого являются изменчивость, наследственность и борьба за существование. Сравнительная характеристика этих форм эволюции приведена в табл. 4.1.

Приспособленность организмов и ее относительность. В работе "Происхождение видов..." Дарвин отметил важнейшую черту эволюционного процесса — его приспособительный характер. Виды непрерывно приспособляются к условиям существования, и организация любого вида постоянно совершенствуется. Заслугой Дарвина и является объяснение этого совершенства организмов как результат исторического накопления приспособлений.

Процесс возникновения целесообразной организации можно проследить на примере любой, достаточно изученной в эволюционном плане группы организмов. Хорошим примером является эволюция лошади. Изучение предков лошади позволило показать, что ее эволюция была связана с переходом от жизни в лесах на топкой почве к жизни в открытых сухих степях. Изменения известных предков лошади произошло в следующих направлениях:

1) увеличение роста в связи с переходом к жизни на открытых пространствах (высокий рост является приспособлением к расширению горизонта в степях);

2) увеличение скорости бега достигалось облегчением скелета ноги и постепенным уменьшением числа пальцев (способность к быстрому бегу имеет защитное значение и позволяет более эффективно находить водоемы и кормовые угодья);

3) интенсификация перетирающей функции зубного аппарата в результате развития гребней на коренных зубах, что было особенно важно в связи с переходом к питанию жесткой злаковой растительностью.

Естественно, что наряду с этими изменениями происходили и коррелятивные, например удлинение черепа, изменение формы челюстей, физиологии пищеварения и т.д.

Вместе с развитием приспособлений в эволюции любой группы проявляется так называемое приспособительное многообразие. Оно заключается в том, что на фоне единства организации и наличия общих систематических признаков представители любой естественной группы организмов всегда отличаются специфическими признаками, определяющими их приспособленность к конкретным условиям обитания.

В связи с жизнью в сходных условиях обитания неродственные формы организмов могут приобретать сходные приспособления. Например, такие систематически далекие формы, как акула (класс Рыбы), ихтиозавр (класс Пресмыкающиеся) и дельфин (класс Млекопитающие), имеют схожий внешний вид, являющийся приспособлением к одинаковым условиям жизни в определенной среде, в данном случае в воде. Сходство между далекими в систематическом отношении организмами называется *конвергенцией*. Широкое распространение конвергенции между неродственными формами есть прямое следствие дивергентного развития большинства естественных групп в пределах сходных местообитаний. У сидячих простейших, губок, кишечнополостных, кольчатых червей, ракообразных, иглокожих, асцидий наблюдается развитие корнеподобных ризоидов, при помощи которых они укрепляются в грунте. Многим из этих организмов свойственна стебельчатая форма тела, позволяющая при сидячем образе жизни смягчать удары волны, толчки плавников рыб и т.д. Всем сидячим формам свойственна склонность к образованию скоплений особей и даже колониальности, где индивидуум подчинен новому целому — колонии, что снижает вероятность гибели в результате механических повреждений.

Конвергентное сходство всегда строится на разной генетической основе.

Как случай дивергенции, так и случай конвергенции есть не что иное, как проявление эволюционных преобразований, проявление приспособительного характера эволюции. Ч. Дарвин впервые показал, что любое приспособление относительно и временно. Приспособление — это не какое-то особое свойство организма, а лишь проявление взаимодействий конкретных признаков в конкретных условиях. Если бы организмы обладали способностью всегда изменяться только приспособительно, то в их организации нельзя было бы обнаружить признаков нецелесообразности. Однако такие примеры нецелесообразного в организации и поведении организмов встречаются довольно часто.

Дальнейшее развитие эволюционной теории подтвердило, что в природе нет организмов, идеально приспособленных к условиям окружающей среды. Это особенно четко прослеживается, когда поведение организмов не обусловлено их образом жизни. Так, перепончатые лапы гусей служат приспособлением к плаванию и их наличие целесообразно. Однако перепончатые лапы имеют и горные гуси, что явно нецелесообразно, если учитывать их образ жизни.

Птица фрегат обычно не опускается на поверхность океана, хотя, как и горные гуси, она имеет перепончатые лапы. Можно с уверенностью сказать, что предкам этих птиц перепонки были необходимы и полезны, как и современным водным птицам. С течением времени потомки приспособились к новым условиям жизни, утратили привычку плавать, но органы плавания у них сохранились.

Известно, что многие растения чувствительны к колебаниям температуры и это является целесообразной реакцией на сезонную периодичность вегетации и размножения. Однако подобная чувствительность к колебаниям температуры может привести к массовой гибели растений в случае повышения температуры осенью, стимулирующей переход к повторному цветению и плодоношению. При этом исключается нормальная подготовка многолетних растений к зиме и они погибают при наступлении холодов. Все эти примеры свидетельствуют об относительной целесообразности.

Относительность целесообразности проявляется при значительном изменении условий существования организма, так как при этом особенно наглядно утрата приспособительного характера того или иного признака. В частности, рациональное устройство нор с выходом на уровне воды у выхухולי губительно в зимние паводки. Ошибочные реакции часто наблюдаются и у перелетных птиц. Иногда водоплавающие птицы прилетают в наши широты до вскрытия водоемов и отсутствие корма в это время приводит к их массовой гибели.

Целесообразность — это исторически возникшее явление при постоянном действии естественного отбора, и поэтому она проявляется по-разному на различных этапах эволюции. Кроме того, относительность приспособленности обеспечивает возможность дальнейшей перестройки и совершенствования имеющихся у данного вида адаптаций, т.е. бесконечность эволюционного процесса. В качестве аналогии с искусственным отбором можно привести результаты селекционной деятельности человека, который постоянно совершенствует полезные для него признаки и свойства сортов растений и пород животных.

Процесс видообразования по Дарвину. Возникновение новых видов Дарвин представлял как длительный процесс накопления полезных изменений, увеличивающихся из поколения в поколение. Мелкие индивидуальные изменения ученый принимал за первые шаги видообразования. Их накопление через много поколений приводит к образованию разновидностей, которые он рассматривал как ступени на пути

образования нового вида. Переход от одной к другой происходит в результате накапливающего действия естественного отбора. Разновидность, по мнению Дарвина, — это зарождающийся вид, а вид — резко выраженная разновидность.

В процессе эволюции из одного родоначального вида может возникнуть несколько новых. Например, вид А в результате дивергенции может дать начало двум новым видам Б и В, они в свою очередь будут основой для других видов (Г, Д) и т.д. Из измененных форм выживают и дают потомство только наиболее уклонившиеся разновидности, каждая из которых вновь дает веер изменившихся форм, и опять выживают наиболее уклонившиеся и лучше приспособленные. Так шаг за шагом возникают все большие различия между крайними формами, перерастающими наконец в различия между видами, семействами и т.д. Причиной дивергенции, по мнению Дарвина, являются наличие неопределенной изменчивости, внутривидовой конкуренции и разнонаправленный характер действия отбора.

Новый вид может возникать и в результате гибридизации между двумя видами (А × В).

Таким образом, Ч. Дарвин в своем учении сочетает положительные стороны учения о виде К. Линнея (признание реальности видов в природе) и Ж.-Б. Ламарка (признание безграничной изменчивости видов) и доказывает естественный путь их образования на основе наследственной изменчивости и отбора. Им были предложены четыре критерия вида — морфологический, географический, экологический и физиологический. Однако, как указывал Дарвин, этих характеристик было недостаточно для четкой классификации видов, что и было использовано для доказательства их изменчивости в процессе эволюции.

Вид — явление историческое; он возникает, развивается, достигает полного развития, а затем при изменившихся условиях среды исчезает, уступая место другим видам, или сам изменяется, давая начало другим формам.

Оценивая эволюционную теорию Ч. Дарвина, следует отметить, что он доказал историческое развитие живой природы, объяснил пути видообразования как естественный процесс и фактически обосновал формирование приспособлений живых систем в результате естественного отбора, впервые вскрыв их относительный характер. Ч. Дарвин объяснил основные причины и движущие силы эволюции растений и животных в культуре и дикой природе. Учение Дарвина явилось первой материалистической теорией эволюции живо-

го. Его теория сыграла большую роль в укреплении исторического взгляда на органическую природу и во многом определила дальнейшее развитие биологии и всего естествознания.

4.4. Современные представления об эволюции органического мира

Доказательства эволюции. Под биологической эволюцией понимают необратимый процесс исторического развития органического мира, который сопровождается изменением генетического состава популяций, приспособлением организмов к условиям существования, образованием и вымиранием видов, преобразованием биогеоценозов и биосферы в целом. Результатом биологической эволюции является соответствие развивающихся живых систем условиям их существования, что сопровождается преимущественным размножением одних и гибелью других биологических систем.

Несмотря на общепризнанность идеи об эволюции органического мира, необходимо иметь представление о методах доказательства и фактических данных, свидетельствующих о наличии этого процесса в природе.

Одним из методов доказательства эволюционного процесса является сопоставление многообразия органического мира с фактами, свидетельствующими о единстве всех существ. По самым скромным подсчетам, на Земле имеется более 2 млн видов животных и растений. Труднее привести свидетельства единства всех населяющих Землю существ. Если органический мир имеет монофилетическое происхождение, то следы общности развития должны сохраниться в организации каждого живого организма. Об общности происхождения организмов свидетельствуют следующие данные.

1. Особенности организации и функционирования клеток животных и растений. Согласно клеточной теории, общий план строения, химический состав клеток и способы их деления (митоз и мейоз), строение половых клеток у всех организмов одинаковы; принципиально одинаковы и процессы оплодотворения. Все эти факты могут быть объяснены только на основе представлений о единстве происхождения всех живых организмов, т.е. монофилетическом происхождении всей природы.

2. Биохимические и физиологические процессы. Они происходят в самых разнообразных организмах и могут

быть сведены к определенным закономерностям, общим для всего живого мира. Например, гемоглобин и близкие ему пигменты входят в состав крови большинства животных, а сходный с ним по строению хлорофилл — неотъемлемый компонент всех зеленых растений. Ферменты типа пепсина и трипсина имеются не только у большинства животных, но и у насекомоядных растений.

3. Способы хранения генетической информации и ее реализации. У всех организмов они одинаковы и основываются на использовании только двух типов нуклеиновых кислот — ДНК и РНК. Принцип кодирования, сам генетический код и репликация нуклеиновых кислот как хранителей генетической информации у всех типов живых существ также одинаковы.

4. Сходство зародышевого развития позвоночных. Оно легко прослеживается при изучении особенностей их эмбрионального развития. Необычное сходство эмбрионов всех позвоночных — лучшее подтверждение единства их происхождения.

5. Наличие общих признаков. Несмотря на огромное разнообразие организмов, можно найти и общие признаки в строении взрослых особей, принадлежащих к разным систематическим группам. У всех насекомых, несмотря на их невероятное разнообразие, сохраняется трехраздельное расчленение тела (голова, грудь и брюшко), ходильные конечности состоят из одинакового числа члеников. Собственно, систематика строится на наличии у всех представителей данной группы сходных признаков. Например, как бы ни отличались между собой млекопитающие, общий план строения их тела, подтверждаемый наличием *гомологичных органов*, свидетельствует об общности происхождения всех представителей этого класса.

Гомологичными называются такие органы, которые развиваются из одинаковых эмбриональных зачатков сходным образом. Например, сходство в строении передних конечностей обезьяны, летучей мыши, тюленя и лошади свидетельствует об их гомологичности. Наличие гомологичных органов у организмов разных систематических групп позволяет установить степень родства, а появляющиеся при этом видоизменения свидетельствуют об их эволюции. Явление гомологии (или гомологического сходства) необходимо отличать от явления аналогии или аналогичного сходства. *Аналогичные органы* сходны только внешне, что вызвано обычно выполнением сходных функций, а не общим происхождением. Они

являются результатом конвергенции генетически различных форм при однонаправленном действии естественного отбора (например, колючки барбариса, белой акации, боярышника и ежевики; сходство глаз наземных позвоночных и головоногих моллюсков; крыло бабочки и птицы).

6. Сходство иммунологических реакций. Оно основано на наличии у животных сходных антигенов, обеспечивающих выработку соответствующих антител, что и подтверждает общность происхождения животных.

7. Наличие переходных форм, связывающих различные систематические группы. Например, археоптерикс — переходная форма между рептилиями (наличие зубов, двояковогнутые позвонки, брюшные ребра) и птицами (тонкие кости черепа, тело покрыто перьями).

Подобные переходные формы наблюдаются между рептилиями и млекопитающими (древние звероящеры — циногнатус) и имеют черты как рептилий, так и млекопитающих. Переходные формы характерны и для растений. В частности, семенные папоротники, связывающие папоротниковидные с семенными растениями, имели общие признаки (семена и споры, строение стебля).

8. Рудименты и атавизмы. Рудименты — это органы, которые в процессе эмбрионального периода нормально закладываются, но потом перестают развиваться и остаются у взрослых форм в недоразвитом состоянии. У человека насчитывают около 80 рудиментов. Таковы мышцы, двигающие ушную раковину, рудимент третьего века, копчик и др.

В плане доказательства эволюции особенно интересны так называемые атавизмы — случаи, когда у отдельных организмов проявляются признаки предков, редуцированные в ходе эволюции (развитие хвостового придатка у человека, густой волосистой покров тела, дополнительные соски и др.). При этом гены, контролирующие развитие этих признаков, могли остаться в генотипе в репрессированном (подавленном) состоянии. В случае снятия этой репрессии гены начинают проявлять свою активность, что выражается в появлении признаков предков.

В целом доказательства эволюции можно сгруппировать следующим образом:

1. Палеонтологические, сравнительно-анатомические и эмбриологические данные (филогенетические ряды, переходные формы, гомологичные и аналогичные органы, рудименты и атавизмы, сходство зародышевого развития позвоночных).

2. Биogeографические факты (сходство и различие фаун и флор разных континентов и островов).

3. Данные молекулярной биологии (изменение в структуре белков и нуклеиновых кислот).

Микроэволюция. Современная эволюционная теория подразделяет сложный эволюционный процесс на два этапа: микро- и макроэволюцию. Макроэволюционный процесс охватывает большие промежутки времени, обширные территории и приводит к возникновению всех систематических единиц крупнее вида (роды, семейства, классы, типы). Однако при таких больших масштабах остаются невыясненными начальные этапы эволюционного процесса, реализующиеся на популяционно-видовом уровне.

Микроэволюция включает эволюционные процессы, происходящие в пределах популяций в сравнительно короткие промежутки времени и заканчивается образованием новых видов. При этом элементарными эволюционными преобразованиями могут быть, например, изменения частот генов, аллелей, гомозигот или гетерозигот в популяциях. Элементарным эволюционным явлением принято считать длительное и направленное изменение генофонда популяций.

Знание подобных элементарных процессов, лежащих в основе эволюции, позволяет выяснить точность анализа более сложных процессов макроэволюции. Между макро- и микроэволюцией принципиальной разницы в механизмах ее протекания не существует. Согласно современной эволюционной теории, нет факторов макроэволюции, отличных от микроэволюционных, хотя и наблюдаются явления (параллелизмы, конвергенция), которые легче изучать с позиций макроэволюции.

Элементарные эволюционные процессы легче всего наблюдать в популяциях. Популяции представляют собой территориальные совокупности особей одного вида, объединенные панмиксией (свободным скрещиванием между всеми особями данной группы) и живущие на данной территории достаточно долгое время — несколько поколений. Микроэволюционные явления нельзя изучать на уровне вида, так как из-за его гетерогенности (особи на концах ареала, как правило, резко отличаются друг от друга) невозможно заметить небольшие изменения частоты генов и генотипов, что и составляет сущность микроэволюционных преобразований. Популяции же являются более гомогенными образованиями и в них заметны даже небольшие генетические изменения.

Каждая популяция характеризуется своей экологической

структурой, под которой понимают величину численности особей популяции, динамику в пространстве и во времени, возрастной и половой состав. Благодаря относительной репродуктивной изоляции каждая популяция имеет свой генофонд, который соответствует совокупности индивидуальных генотипов всех особей популяции. В популяционном генофонде осуществляется постоянный обмен генами при незначительном потоке их со стороны, возникают многообразные комбинации генов. Те из них, которые выдержат испытание в разных биотических и абиотических факторах среды становятся достоянием популяции. В результате популяция непрерывно изменяется. Таким образом, популяция обеспечивает взаимодействие генов между ее генотипами, в ней осуществляется преэминентность генотипов в поколениях, происходит изменение генофонда во времени, она реально существует и способна к самовоспроизведению. При этом для нее характерны постоянная наследственная гетерогенность, внутреннее генетическое единство и динамическое равновесие отдельных генов (аллелей). Все эти особенности позволяют считать популяцию элементарной эволюционной единицей.

Факторы эволюции. На уровне популяции наблюдаются элементарные эволюционные явления, которые приводят к генетическим изменениям популяции. Эти изменения основаны на элементарном эволюционном материале — мутациях, получающихся в результате постоянно идущего в природе мутационного процесса и комбинативной изменчивости, возникающей в результате комбинации хромосом при гибридизации. Помимо мутационного процесса и рекомбинаогенеза к факторам эволюции относятся популяционные волны ("волны жизни"), поток генов и дрейф генов, изоляция и естественный отбор. Мутационный процесс — источник наследственных изменений — мутаций. Рекомбинаогенез приводит к возникновению другого типа наследственных изменений — комбинативной изменчивости. Во время популяционных волн, когда численность особей популяции данного вида резко изменяется, может меняться и интенсивность борьбы за существование, т.е. интенсивность естественного отбора.

Важным эволюционным фактором является и изоляция — существование барьеров, препятствующих скрещиванию между особями популяций одного вида или разных видов, а также воспроизводству плодовитого потомства. Выделяют следующие формы изоляции: территориально-механическую (географическую), когда изменившиеся особи отделены от остальной части популяции механическими преградами (ре-

ки, моря, горы, пустыни), и биологическую, определяемую биологическими различиями особей внутри вида. Биологическая изоляция может быть подразделена на экологическую, этологическую, морфофизиологическую и генетическую.

Экологическая изоляция проявляется в случаях, когда особи не могут скрещиваться между собой вследствие уменьшения вероятности их встречи, например при сдвиге репродуктивного времени, изменении места размножения и др. При *морфофизиологической изоляции* изменяется не вероятность встречи полов, а вероятность оплодотворения в силу изменения строения и функционирования органов размножения. *Генетическая изоляция* включает случаи, когда скрещивающиеся пары особей имеют значительные генетические изменения и в результате резко снижается жизнеспособность их потомства или плодовитость гибридов.

Важнейшим эволюционным фактором является естественный отбор — единственный направленный фактор эволюции. Именно в результате действия естественного отбора формируется приспособление организмов, увеличивается разнообразие живой природы. В настоящее время под естественным отбором понимают избирательное воспроизведение генотипов в популяции.

В общих чертах механизм действия естественного отбора состоит в следующем. Любая популяция в силу способности особей изменяться является гетерогенной по генотипу, а следовательно, и по фенотипу. Это обуславливает неравнозначность организмов в борьбе за существование, в результате которой сохраняются и дают потомство те особи, фенотипы которых оказались более конкурентоспособными. В результате гибели одних организмов и преимущественного размножения других изменяется генетическая структура популяций в сторону более ценного генотипа. Если его фенотип и в следующем поколении в конкретных условиях жизни окажется также адаптивно полезным, то он снова будет сохранен в результате отбора. Если же изменения признаков не будут способствовать выживанию организмов, то отбором такие формы будут элиминированы и популяция сохранит старую структуру. В популяциях может возникать одновременно несколько полезных для вида изменений. Сохраняя их, отбор приведет к увеличению многообразия в популяциях. Таким образом, естественный отбор, дифференцируя размножение определенных фенотипов в популяциях, изменяет и соотношения их генотипов.

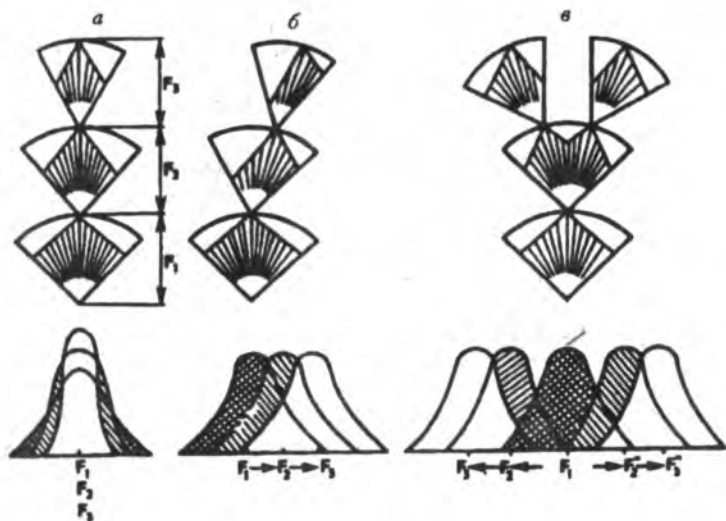


Рис. 4.2. Схема действия стабилизирующей (а), движущей (б) и дизруптивной (в) форм естественного отбора: F — поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминированные формы

Выделяют три формы (рис. 4.2) естественного отбора, наиболее часто происходящие в природе: ведущий, или движущий (расширяет границы наследственной изменчивости популяции), стабилизирующий (сокращает изменчивость популяции), дизруптивный (разделяет популяции на части).

Названные формы отбора и отличаются по направлению их действия: *стабилизирующий отбор* сохраняет норму организмов в популяциях и уничтожает изменившихся особей; *движущий отбор* сохраняет новые признаки и при этом элиминирует норму и другие нецелесообразные отклонения; *дизруптивный отбор* — одновременно сохраняет различные уклонившиеся формы (например, скоро- и позднеспелые растения) и уничтожает средние.

Если ведущий отбор является типично дарвиновским, то стабилизирующий имеет некоторые особенности. Результатом стабилизирующего отбора является автономизация индивидуального развития, которая приводит к освобождению организмов от влияния случайных воздействий со стороны окружающей среды. Примером автономизации

является теплокровность, обеспечивающая нормальную жизнедеятельность в самых широких пределах температуры окружающей среды. Сюда можно отнести и внутриутробное развитие организмов, и диплоидность, гарантирующую независимость нормального развития от разрушающего влияния мутаций.

В результате дизруптивного отбора возникает прерывистость в изменчивости, что в конце концов приводит к дивергенции и полиморфизму.

Таким образом, в природе постоянно взаимодействуют все факторы эволюции. Мутационный процесс, рекомбинация, популяционные волны, дрейф и поток генов способствуют изменению генетического состава популяции и разнообразию их фенотипов, что и приводит к неравнозначности особей в борьбе за жизнь. В результате отбора более конкурентных фенотипов сохраняются и передаются из поколения в поколение более адаптивные генотипы. Благодаря изоляции измененные формы не скрещиваются с остальным населением вида, что и обеспечивает их дальнейшую стабилизацию. Следовательно, наследственные изменения (мутации и рекомбинации) служат материалом для эволюции, изоляция закрепляет различия, естественный отбор определяет размножение и гибель особей, а все вместе они обеспечивают изменение генетического состава популяций вплоть до образования новых видов.

4.5. Вид и видообразование

Вид, его структура и критерии. Современная теория эволюции рассматривает вид как реально существующую, сложную (политипическую) и целостную единицу живой природы с характерными внутри- и межвидовыми отношениями. Вида как категории строго определенной, всегда себе равной и неизменной в природе не существует. Но вместе с тем следует признать, что виды в наблюдаемый нами момент имеют реальное существование. Такая точка зрения на виды как реально существующие формы материи, возникающие в историческом процессе развития, является общепринятой.

Виды отличаются друг от друга определенными признаками во внешнем и внутреннем строении и характером обмена веществ. Каждый вид характеризуется своим ареалом. Вид — это конкретное звено (этап) в эволюции

живых организмов, основная форма существования жизни на Земле. Он рассматривается как сложная интегрированная система внутривидовых единиц-популяций. Между популяциями внутри вида осуществляется обмен генетической информацией благодаря постоянной миграции особей. В этом состоит генетическое единство вида, а нескрещиваемость особей разных видов обеспечивает его относительную обособленность. Поэтому вид представляет собой генетически целостную и устойчивую систему, состоящую из внутривидовых единиц: вид → полувид → подвид (экологическая или географическая расы) → группа популяций → популяция → группа демонов → дем → семья → особь. Эта структура характерна для животных, у растений же популяции объединяются в экотипы и состоят из экоэлементов — биотип и особь. Такая структура не универсальная в силу разных подходов к изучению вида (экологической и географической) и возможных его эволюционных изменений. Характеристика структуры вида чаще всего основана на разобщенном или совместном обитании внутривидовых единиц. В этой связи выделяют аллопатрические формы — популяции, экологические расы (экотипы) и географические расы (или подвиды) и симпатрические формы, занимающие определенное местообитание.

Виды, как правило, хорошо изолированы в природе. Появление нового вида является центральным и важнейшим этапом эволюции живого на Земле. Возможность подразделения живых организмов на отдельные виды связана с тем, что группы, образующие отдельные виды, обладают определенным комплексом свойств. В одних случаях виды внутри рода могут резко различаться морфологически, в других — особенностями географического распределения, а совместно обитающие виды — лишь характером поведения. В связи с таким разнообразием характеристик видов необходимы четкие критерии их выделения. Таких критериев несколько.

Морфологический критерий предполагает описание внешних признаков особей, входящих в его состав. Морфологические различия между видами могут быть выражены четко и нечетко, а иногда они еле уловимы. Этот критерий не является абсолютным, так как одни и те же признаки у одних и тех же групп организмов могут иметь разное систематическое значение. В мире животных окраска может быть отличительным признаком вида (у многих

насекомых, рептилий), хотя в некоторых случаях она отражает лишь индивидуальные особенности (у большинства культурных растений и домашних животных). Значительные морфологические вариации между сортами и породами следует рассматривать как внутривидовые, а незначительные различия в природных условиях могут оказаться видовыми. В систематике при абсолютизации морфологического критерия часто возникает путаница: за отдельные виды принимаются географические и экологические расы одного вида. Имеется много фактов о существовании видов-”двойников”, практически одинаковых по морфологии, но не скрещивающихся между собой из-за различий по генетическим и другим критериям (виды малярийного комара, черных крыс и др.).

Биохимический критерий также относителен, поскольку не существует каких-либо ”видовых веществ”. Он используется часто, ибо между видами существуют количественные различия по многим биохимическим особенностям.

Так, обнаружены различия в соотношении пуриновых (аденин и гуанин) и пиримидиновых (тимин и цитозин) оснований в молекуле ДНК у видов одного рода, которые могут быть использованы при определении вида. Однако этот критерий не всегда является надежным, так как виды разных родов могут характеризоваться сходным соотношением азотистых оснований.

Генетический критерий основан на использовании генетически значимых признаков вида (число, размер и форма хромосом). Этот критерий достаточно надежен, но тоже не абсолютный, поскольку в пределах вида иногда возникают различия в числе и строении хромосом. Кроме того, известны случаи, когда разные виды имеют практически неразличимые по строению хромосомы.

Физиологический критерий — это сходство всех процессов жизнедеятельности у особей одного вида, прежде всего сходство размножения. Представители разных видов, как правило, не скрещиваются по причине различия в строении полового аппарата, сроков размножения и др. Между разными видами существует физиологическая изоляция, хотя между некоторыми из них (канарейки, яблоки, зайцы, тополя, ивы) возможна гибридизация, в результате которой возникает плодовитое потомство. Следовательно, физиологический критерий также относителен, поскольку не может применяться и в случаях отсутствия полового процесса (например, несовершенных грибов) или

в случаях изолированных географических и экологических рас.

Эколого-географический критерий характеризует географическую и экологическую определенность вида: каждый вид занимает определенную географическую зону, имеет свой ареал с соответствующими экологическими условиями. Однако считать данный критерий универсальным нельзя. В природе существует много близкородственных видов с совмещенным ареалом.

Таким образом, ни один из перечисленных критериев вида не является абсолютным и универсальным. При определении вида необходимо учитывать все критерии в совокупности, при этом основное внимание необходимо уделять таким свойствам вида, как его генетическое единство и полная изоляция в природных условиях от других видов.

С учетом всех критериев можно дать следующее определение вида. *Вид* — это совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических и биохимических особенностей, занимающих общий ареал и объединенных возможностью скрещивания друг с другом. В природных условиях виды практически полностью изолированы друг от друга, т.е. не скрещиваются.

Вид является центральным звеном и главным качественным этапом процесса эволюции, потому что он представляет собой наименьшую неделимую, генетически закрытую и устойчивую систему в живой природе. Вид внутренне противоречив. С одной стороны, вид как результат эволюции целостен, приспособлен к данной среде, стабилен и генетически обособлен от других видов. С другой — как этап эволюционного процесса он динамичен и имеет нечеткие границы вследствие своей изменчивости.

Способы видообразования. *Видообразование* — процесс возникновения нового вида или превращение генетически открытых систем (популяций) в генетически закрытые системы. Это сложный процесс, первым этапом которого является возникновение новой видовой формы.

Выделяют два способа видообразования: географическое, или аллопатрическое, и экологическое, или симпатрическое.

Географическим видообразованием называют процесс формирования и обособления географических рас, когда популяции, дающие им начало, разделены механическими преградами для скрещивания и прежде всего за счет географической изоляции. Этот процесс идет очень медленно.

Примером такого видообразования может служить наличие трех подвидов синицы большой — евроазиатского, южно- и восточноазиатского. Эти подвиды занимают хорошо различимые ареалы. В местах соприкосновения ареалов южноазиатские синицы скрещиваются с другими подвидами. Восточно- и южноазиатские виды, живущие на Дальнем Востоке, не скрещиваются между собой вследствие накопления больших генетических различий за время обособления этих подвидов, когда они распространялись на Восток разными путями при наступлении ледника. Этот путь видообразования сравнительно медленный и связан с историей формирования ареала нового вида за пределами ареала материнского вида.

Экологическое видообразование наблюдается в пределах ареала исходного вида. Симпатрически происходит видообразование у некоторых насекомоопыляемых растений, на основе специализации насекомых-опылителей к цветкам какой-либо группы внутри данного вида. Избирательная специализация насекомых-опылителей приводит к половой изоляции данной группы растений от находящихся рядом растений, давших начало этой изменившейся группе. Образование симпатрических групп возможно и на основе отдаленной гибридизации, если получающиеся гибриды оказываются плодовитыми, то, как правило, они не скрещиваются с родительскими формами (например, из-за изменения числа хромосом). Примером такого рода видообразования может служить рябинокизильник, являющийся гибридом рябины и кизильника. Возникновение новых видов путем полиплоидии, гибридизации и крупных хромосомных мутаций относят к внезапному видообразованию. При этом первичной изоляцией новой видовой формы выступает биологическая. Все пути видообразования приводят к многообразию живой природы, к более высокой приспособленности живых систем.

4.6. Направления и пути эволюции

Происхождение надвидовых таксонов (от рода до типа), или макроэволюция, включает такие проблемы, как соотношение между индивидуальным (онтогенез) и историческим (филогенез) развитием, пути и направления эволюционного процесса, происхождение человека (антропогенез).

На макроэволюционном уровне можно проследить наибо-

лее общее направление эволюции — биологический прогресс. Поскольку направление эволюции определяется естественным отбором, пути эволюции совпадают с путями формирования приспособлений, определяющих те или иные преимущества одних групп перед другими. Появление таких признаков обуславливает прогрессивность данной группы.

Основные направления эволюции — биологический прогресс и биологический регресс. *Биологический прогресс* характеризуется возрастанием приспособленности организмов к окружающей среде, что приводит к увеличению численности особей вида, расширению его ареала и образованию новых популяций, подвидов и видов.

Биологический регресс — это снижение уровня приспособленности к условиям обитания, уменьшение численности особей вида и сокращение его ареала. В итоге биологический регресс ведет к вымиранию вида.

С учетом разных путей достижения прогресса академик А. Н. Северцов выделил и несколько путей эволюции: арогенез, или ароморфоз, аллогенез, или идиоадаптацию, катагенез, или дегенерацию, гипергенез и др.

Арогенез — такой путь эволюции, который характеризуется повышением уровня организации, развитием приспособлений широкого значения, расширением среды обитания данной группы организмов.

На арогенный путь развития группа организмов вступает, вырабатывая определенные приспособления, называемые в таком случае *ароморфозами*. Примером ароморфоза у млекопитающих является разделение сердца на левую и правую половины с развитием двух кругов кровообращения, что привело к увеличению легких и улучшению снабжения кислородом органов. Дифференцировка органов пищеварения, усложнение зубной системы, появление теплокровности — все это уменьшает зависимость организма от окружающей среды. У млекопитающих и птиц появилась возможность переносить снижение температуры среды значительно легче, чем, например, у рептилий, которые теряют активность с наступлением холодной ночи и холодного времени года. В связи с этим ночная активность рептилий в среднем ниже, чем дневная. Теплокровность млекопитающих и птиц позволила им овладеть поверхностью земного шара. Дифференцировка зубного аппарата у млекопитающих, приспособление его к жевательной функции, чего не было ни у одного из предшествовавших классов хордовых, обеспечили большую возможность использования пищи. У них хорошо развиты большие

полушария головного мозга, которые обеспечивают поведение "разумного типа", позволяют организмам приспосабливаться к быстрым изменениям среды без изменения своей морфологической организации.

Ароморфозы сыграли важную роль в эволюции всех классов животных. Например, в эволюции насекомых большое значение имело появление трахейной системы дыхания и преобразование ротового аппарата. Трахейная система обеспечила резкое повышение активности окислительных процессов в организме, что вместе с появлением крыльев обеспечило им выход на сушу. Благодаря необычайному разнообразию ротового аппарата у насекомых (сосущий, колющий, жующий) они приспособились к питанию самой разнообразной пищей. Ароморфозом можно считать образование хитинового покрова и расчлененных конечностей. Немалую роль сыграло в их эволюции и развитие сложной нервной системы, а также органов чувств — обоняния, зрения, осязания. Появление речи — крупный ароморфоз в эволюции человека.

Аллогенез — путь эволюции без повышения общего уровня организации. Организмы эволюционируют путем частных приспособлений к конкретным условиям среды. Такой тип эволюции ведет к быстрому увеличению численности и многообразия видового состава. Все многообразие любой крупной систематической группы является результатом аллогенеза. Достаточно вспомнить многообразие млекопитающих, чтобы увидеть, насколько разнообразны пути их приспособления к самым различным факторам окружающей среды.

Аллогенезы осуществляются благодаря мелким эволюционным изменениям, повышающим приспособление организмов к конкретным условиям обитания, называемым *идеоадаптациями*, или *алломорфозами*. Хорошими примерами идеоадаптаций служат защитная окраска у животных, разнообразные приспособления к перекрестному опылению ветром и насекомыми, приспособления плодов и семян к распространению, приспособление к придонному образу жизни (уплощение тела) у многих рыб. Аллогенез часто приводит к узкой специализации отдельных групп.

Катагенез, или *катаморфоз*, — это путь эволюции, связанный с переходом в более простую среду обитания и ведущий к упрощению строения и образа жизни. Таким способом эволюционируют различные паразитические животные и растения. Например, у паразитических плоских червей (бычий цепень, лентец широкий) нет кишечника,

слабо развита нервная система. Упрощение организации вовсе не означает вымирание данной группы. Многие паразитические организмы процветают, несмотря на упрощение своей организации.

Гипергенез, или *гиперморфоз*, — путь эволюции, связанный с увеличением размеров тела и непропорциональным переразвитием отдельных органов. В различные периоды в различных классах организмов появились гигантские формы. Но, как правило, они довольно быстро вымирали и наступало господство более мелких форм. Вымирание гигантских форм чаще всего объясняется нехваткой пищи, хотя некоторое время такие организмы могут иметь преимущество вследствие своей огромной силы и отсутствия по этой причине у них врагов.

Пути эволюции органического мира тесно взаимосвязаны друг с другом. В результате ароморфозов, определяющих новые этапы в развитии органического мира, возникают новые, более высокоорганизованные группы организмов, занимающие другую среду обитания. Далее эволюция идет по пути идиоадаптации (иногда и дегенерации), которые обеспечивают организмам приспособление к новой для них среде обитания без повышения общего уровня организации (рис. 4.3).

Согласно современным представлениям о естественном отборе, эволюция не может прекратиться, она будет про-

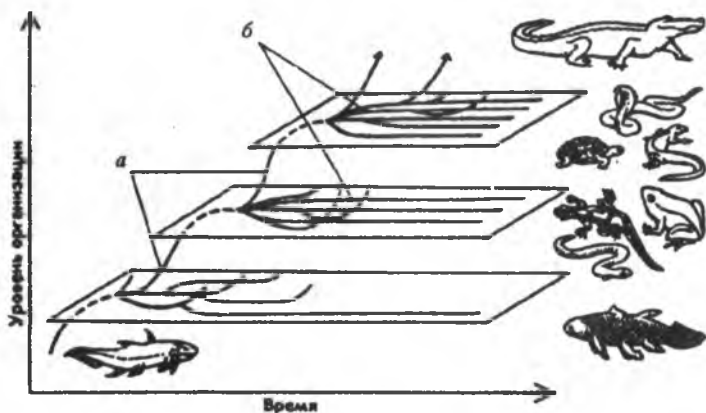


Рис. 4.3. Схема развития филогенетических групп по путям арогенеза (а) и аллогенеза (б)

должаться до тех пор, пока на Земле существует жизнь. Поскольку геологические и климатические условия непрерывно меняются, то меняются и условия, в которых живут организмы. При этом не прекращается давление естественного отбора и всегда будут выживать наиболее приспособленные организмы. Поскольку приспособление относительно, возможно продолжение действия естественного отбора. Следовательно, можно говорить о неограниченности эволюционного процесса.

Вымирание отдельных форм делает эволюцию необратимой. Кроме того, невозможен возврат к прежнему состоянию какой-либо группы, поскольку нет организмов, живущих вне связи с другими видами. Для возврата к прежнему состоянию необходимо восстановление всех связей вида с окружающей средой в обратном направлении. Если учесть, что основой эволюции является мутационный процесс, то для возврата необходимо, чтобы вид претерпевал все приобретенные им мутации в обратном направлении, а это в силу случайности мутационного процесса и постоянного изменения условий существования видов невозможно.

4.7. Краткая история развития органического мира

Жизнь существует на Земле около 3,5 млрд лет. Однако то, что происходило в этот длительный период времени на Земле, наука представляет себе достаточно хорошо. Большую помощь в этом оказывает изучение горных пород, сохранивших окаменевшие остатки древних организмов. Известно, что горные породы залегают слоями и самый нижний слой является самым древним. Следовательно, остатки растений и животных, встречаемые в нижних слоях, должны быть более древними по происхождению, чем организмы, жившие в поздние эпохи и оказавшиеся в виде окаменелостей в более верхних слоях. Достаточно знать характерные для данного пласта ископаемые, чтобы определить возраст породы.

Современная наука располагает радиоактивными методами определения возраста пород: ториевым, урановым, рубидиевым, калиевым, углеродным и др. Эти методы позволили создать шкалу геологического летоисчисления, представляющую собственно историю развития жизни на Земле.

Историю Земли и жизни на ней принято делить на следующие эры: архейскую, протерозойскую, палеозой-

Таблица 4.2. Геохронологическая шкала Земли

Эра	Период	Возраст, млн лет	Эволюционные события
Кайнозойская	Четвертичный	2	Появление и развитие человека
	Третичный	64	Господство покрытосеменных растений. Расцвет млекопитающих, птиц и насекомых. Появление парапитеков и дриопитеков
Мезозойская	Меловой	136±5	Сокращение папоротников и голосеменных. Появление и распространение покрытосеменных растений. Преобладание костистых рыб. Появление высших млекопитающих и настоящих птиц
	Юрский	190±5	Господство рептилий. Возникновение зубастых птиц. Процветание головоногих моллюсков. Господство голосеменных
	Триасовый	230±10	Расцвет рептилий. Появление настоящих костистых рыб и млекопитающих. Распространение голосеменных
Палеозойская	Пермский	280±10	Исчезновение древовидных плаунов, хвощей и папоротников. Появление голосеменных. Развитие пресмыкающихся. Вымирание трилобитов
	Каменноугольный (карбон)	345±10	Расцвет папоротникообразных. Появление семенных папоротников. Возникновение летающих форм насекомых, пауков, скорпионов. Расцвет земноводных. Появление первых пресмыкающихся
	Девонский	400±10	Господство рыб; возникновение насекомых и земноводных — стегоцефалов. Появление лесов из гигантских хвощей, плаунов и папоротников
	Силурийский	435±10	Широкое распространение водорослей. Выход растений на сушу — появление псилофитов. Расцвет кораллов, трилобитов. Появление бесчелюстных позвоночных — щитковых
	Ордовикский Кембрийский	490±15 570±20	Процветание всех отделов водорослей и морских беспозвоночных. Широкое распространение трилобитов
Протерозойская		2500±100	Развитие эукариотических одно- и многоклеточных организмов, возникновение основных отделов водорослей и всех типов беспозвоночных. Появление первичных хордовых — подтипа бесчелюстных
Архейская		Более 3500	Зарождение жизни, появление прокариот — бактерий и цианобактерий. Возникновение водорослей

скую, мезозойскую и кайнозойскую. Эры в свою очередь подразделены на периоды, названия которых происходят или от названия мест, где были найдены характерные породы, или от характерных признаков самих пород.

Остатки самых первых живых организмов до нас не дошли.

Архейская эра — самая древняя и продолжительность ее — 900 млн лет. В эту эру на Земле возникла жизнь. Наличие пород органического происхождения — известняка, мрамора и др. указывает на существование в архейскую эру бактерий и цианобактерий. В результате их деятельности вода в морях постепенно насыщалась кислородом. В эту эру произошли крупные ароморфозы: из прокариотических организмов возникли эукариотические, появились половое размножение, фотосинтез и многоклеточность. Возникновение фотосинтеза дало начало автотрофным организмам, разделение которых по способу питания привело к разделению единого ствола жизни на растения и животные.

Переход к фотосинтезу, сохранившемуся у растений, повлек за собой существенные изменения в атмосфере, так как из нее теперь постоянно изымался необходимый для растений диоксид углерода, а взамен него поступал выделяемый ими кислород. Это явилось важным шагом на пути дальнейшего развития животного мира, поскольку кислород мог теперь участвовать в окислительных процессах жизни.

Возникновение многоклеточности повлекло дальнейшее усложнение в организации живых существ: дифференцировку тканей, органов и их функций. Первые многоклеточные животные напоминали современных кишечнополостных.

Протерозойская эра — эра ранней жизни, характеризуется усложнением организмов, совершенствованием способов питания и размножения. Господство цианобактерий сменяется распространением водорослей. Крупнейшим ароморфозом этой эпохи считается появление животных с двусторонней симметрией тела, возникновение первичных хордовых животных — подтип бесчерепные. Их единственным представителем, сохранившимся до наших дней, по видимому, можно считать ланцетника.

Палеозойская эра — эра древней жизни. Для нее характерно дальнейшее развитие животных и многоклеточных водорослей с расчлененным телом. В палеозойской эре выделяют следующие периоды.

К е м б р и й с к и й п е р и о д получил свое название от древнего названия Уэльса. В этот период Земля почти

полностью была покрыта морем. Господствующими формами были трилобиты (что значит трехлопастные) — ныне вымершая группа членистоногих. В море встречались формы, похожие на современных медуз, губок, иглокожих и плеченогих моллюсков.

Ордовикский период получил свое название от одного из кельтских племен, обитавших в той части Англии, где находятся характерные для этого периода остатки. В это время процветают водоросли — единственные растения на Земле, морские животные, распространены иглокожие — морские лилии, ежи и звезды. Среди моллюсков преобладают головоногие и брюхоногие. Много губок, кораллов, мшанок.

Силурийский период также получил название от кельтского племени. В этот период все больше обнажается суша, огромные пространства заняты теплыми морями. Кораллы воздвигают рифы. В морях царствуют морские скорпионы — членистоногие организмы, достигающие трех метров в длину. Продолжается развитие иглокожих и хордовых. Появились так называемые бесчелюстные панцирные рыбы. Внутренний скелет у них был хрящевым, а снаружи тело было заключено в костный панцирь, состоящий из щитков (отсюда и название — щитковые).

Главное событие этого периода — завоевание суши растениями. От зеленых водорослей, приспособившихся к жизни на суше, часто заливаемой водой, произошли псилофиты. В результате ароморфозов возникли покровные, механические и проводящие ткани.

Псилофиты являются переходными формами от низших бессосудистых споровых растений к высшим сосудистым (плауновидным, хвощевидным и папоротниковидным). Возможность распространения первых растений на суше была подготовлена деятельностью бактерий, водорослей и грибов, создавших первую почву.

Девонский период получил название от графства Девоншир в Англии. Главным событием периода считается появление необычайного разнообразия рыб и распространение наземных растений. Завоевание ими суши требовало дальнейшего совершенствования тканей и органов — листьев, корней, стеблей, проводящих систем, органов размножения, способных функционировать вне воды. Вслед за растениями появились первые насекомые, а затем и первые амфибии. Появились условия для выхода животных на сушу — пища и изменение атмосферы. В результате крупного ароморфоза

появились челюстноротые панцирные рыбы, потомки которых — современные хрящевые рыбы (акулы и скаты).

Первыми позвоночными, вышедшими на сушу, были кистеперые рыбы, которые наряду с жаберными имеют дополнительное легочное дыхание. Скелет плавника у них гомологичен скелету пятипалой конечности позвоночных, что позволяло им не только плавать, но и ползать по дну и при выходе на сушу. Появление этих особенностей является важным ароморфозом этого периода.

Каменноугольный период получил свое название из-за огромных масс каменного угля — окаменевших остатков древних наземных растений. Среди растений господствовали папоротникообразные. Трилобиты почти вымерли. В морях возникло огромное количество фораминифер, исчезли панцирные рыбы и появились рыбы, покрытые чешуей. От амфибий произошли первые по-настоящему наземные животные — древнейшие рептилии. В лесах произрастали семенные папоротники — древнейшие голосеменные, у которых вместо спор развивались семена. Возникновение семян — важный ароморфоз, определивший дальнейшую эволюцию растений, ибо они обеспечили защиту зародыша от неблагоприятных условий среды и запас питательных веществ.

Пермский период назван по имени русского города Пермь, возле которого найдены отложения, характерные для этого периода. В пермский период происходят мощные горообразовательные процессы, наблюдается смена климата на более сухой и надвигаются мощные оледенения. Все это определило вымирание многих органических форм, характерных для палеозойской эры. Среди наземных животных преимущество получают рептилии. У животных появились наружные покровы, защищающие их от высыхания, совершенствовались дыхательная и кровеносная системы (развитие легких и трехкамерного сердца).

Среди растений наблюдается вымирание древовидных папоротников, хвощей и плаунов. Из споровых растений, требовавших большого количества влаги, развились голосеменные формы, лучше приспособленные к новым засушливым условиям окружающей среды. Это ранние гинкговые, саговниковые и, самое главное, первые хвойные. Голосеменные будут господствовать на суше почти до конца следующей мезозойской эры.

Мезозойская эра — эра промежуточной жизни. В это время господствуют голосеменные растения и гигантские

пресмыкающиеся, завоевавшие воду, воздух и сушу. В мезозойскую эру выделяются триасовый, юрский и меловой периоды.

Название триасового периода происходит от числа отложений, найденных в Германии поверх пермских отложений. Самым характерным отложением является так называемый молодой красный песчаник — сцементированный песок пустынь, которым была покрыта значительная часть суши. Из всех наземных животных лучше всего приспособленными к засушливому климату были пресмыкающиеся (рептилии). В конце триаса появились первые млекопитающие, у которых в процессе естественного отбора возникли такие типичные для этого класса признаки, как живорождение, кормление детенышей молоком, постоянная температура тела, дифференцировка зубов, четырехкамерное сердце. Все эти признаки являются ароморфозами, определившими появление нового класса животных — Млекопитающие.

Юрский период получил название от цепи гор на границе Франции и Швейцарии. Несколько мягче климат способствовал распространению гинкговых деревьев, из которых до наших дней уцелел лишь один вид, растущий в Китае. К этому же периоду относятся останки самой первой древней птицы — археоптерикса.

Для мелового периода характерно образование мела из остатков ракушек на дне теплых морей. Климат на Земле в целом был мягким, хотя Австралия в этот период была покрыта льдом. В морях процветали формы, похожие на современных акул и костистых рыб. Много было хищных морских рептилий — ихтиозавров. Среди растений наблюдается вымирание голосеменных и их место занимают покрытосеменные растения, появившиеся в результате ароморфоза — развития цветка, ставшего важным приспособлением к опылению. К концу мезозойской эры уже существовали одно- и двудольные растения. Развитие покрытосеменных было связано с параллельным развитием насекомых-опылителей.

В конце мелового периода произошло резкое изменение условий жизни на Земле. Стали вымирать некоторые группы растений и животных.

Кайнозойская эра — эра новой жизни. Это время расцвета цветковых растений, насекомых и высших позвоночных животных — птиц и млекопитающих. В кайнозойской эре выделяются следующие периоды: третичный (оли-

гоцен, миоцен и плиоцен) и четвертичный (плейстоцен и современная эпоха).

Для олигоцена ("немного нового") характерны интенсивные горообразовательные процессы, происходит объединение Европы и Азии, ранее разделенных морем, в один континент. К этому периоду относятся остатки первых предков современной лошади, кошек, собак, медведей и т.д. Впоследствии парнокопытные обогнали в числе форм непарнокопытных и в настоящее время являются господствующей группой травоядных животных на нашей планете. Здесь же найдены самые древние останки человекообразной обезьяны.

Миоцен ("менее новый") был периодом горообразования. Окончательно выросли Альпы и Гималаи. Климат становится холодным. В северных районах исчезает вечнозеленая растительность и появляются растения с опадающей листвой. Большинство современных семейств млекопитающих появились именно в этот период.

Плиоцен ("более новый") характеризуется как один из величайших ледниковых периодов в истории Земли. Млекопитающие в этот период были более многочисленны, чем в настоящее время, но менее разнообразны, чем в миоцене. В это время жили австралопитеки, и некоторые исследователи считают, что по многим показателям они были похожи больше на человека, чем на обезьяну.

Плейстоцен ("самый новый") начался миллион лет назад и закончился около 10 тыс. лет назад. Это период последних ледниковых эпох. Из-за оледенений произошло вымирание многих видов растений и животных. Растительность Европы сейчас намного беднее, чем растительность Азии и Северной Америки. В Европе растениям некуда было отступать перед наступающим ледником. С юга путь им преграждали горные цепи и поэтому многие формы погибли.

Самым характерным событием для плейстоцена, без сомнения, следует считать появление человека.

4.8. Происхождение и эволюция человека

Вопрос о происхождении человека до сих пор остается одной из самых сложных проблем в эволюционной теории. Сходство человека с обезьянами отмечалось уже в древние времена, хотя это наблюдение ни в коей мере не приводило тогда к идее о его происхождении от более низко организованных существ.

Первая гипотеза о происхождении человека была разработана Ж.-Б. Ламарком в его труде "Философия зоологии" (1809). Им впервые были развиты представления о естественных факторах, определивших появление человека, — прямохождение, особенности питания, общественная жизнь, высказано предположение о происхождении человека от обезьяны. Гипотеза Ламарка, будучи в основном умозрительной, не имела успеха, но она оказала известное влияние на натуралистов, которые в дальнейшем занимались проблемами антропогенеза.

Большой вклад в разрешение проблемы происхождения человека сделал Ч. Дарвин. В своих работах он обобщил огромный материал, накопившийся к 70-м гг. XIX в., и доказал, что человек принципиально не отличается от других видов животных организмов и его эволюция идет под действием уже известных факторов — изменчивости, наследственности, борьбы за существование и естественного отбора. Представления Дарвина о происхождении человека подтверждались многочисленными доказательствами, которые он изложил в работах "Происхождение человека и половой отбор" и "О выражении эмоций у человека и животных" (1872). В самом общем виде их можно разбить на три группы: 1) сходство в строении человека и других животных; 2) сходство зародышей человека и животных; 3) наличие рудиментарных органов.

Дарвин считал, что наличие рудиментарных органов свидетельствует об относительном характере целесообразности, что является неизбежным следствием эволюционных преобразований предков человека. Анализируя пути эволюции человека, Дарвин рассматривал роль упражнения на эволюцию органов, соотносительную изменчивость, половой отбор, преимущества вертикального положения тела, формирование руки, развитие мозга и членораздельной речи. Однако ему не удалось правильно ответить на все вопросы о происхождении человека и некоторым из них он дал ламаркистскую трактовку, говоря о прямом воздействии среды на органы предков человека, определившей их развитие, о влиянии упражнения на эволюцию органов и т.д. Эти неточности не умаляют значения его теории, так как основным фактором эволюции человека он считал естественный отбор, а все остальные, по его мнению, играют вспомогательную роль.

Следует отметить, что, согласно современным представлениям, человек в системе животного мира занимает опре-

деленное положение. Он относится к хордовым, так как имеет некоторые признаки этого типа (наличие в процессе развития хорды полый нервной трубки, зародыш в области глотки имеет жаберные щели, двустороннюю симметрию тела).

С подтипом Позвоночные человека объединяет развитие позвоночного столба, развитый головной мозг, наличие двух пар конечностей, сердца на брюшной стороне тела.

Человек относится к млекопитающим, так как имеет все признаки этого класса: внутриутробное развитие, диафрагму, млечные железы, зубы трех родов (коренные, клыки, резцы), три слуховые косточки в среднем ухе и ушные раковины. Кроме того, все системы внутренних органов человека схожи с органами млекопитающих.

Развитие детеныша у человека происходит внутри организма матери, а плод питается через плаценту. Это позволяет отнести его к подклассу Плацентарные. Как у приматов, у человека конечности хватательного типа, первый палец противопоставлен остальным, на пальцах имеются ногти, одна пара сосков молочных желез. В процессе развития происходит смена молочных зубов постоянными.

По строению и физиологическим особенностям к человеку ближе всего стоят человекообразные обезьяны. Они имеют плоские ногти, развитый головной мозг, два верхних и два нижних резца, незамкнутые хрящевые кольца, трахеи, заметна редукция обонятельных долей мозга.

С группой высших узконосых человека сближает наличие дуг, петель и замкнутых фигур в пальцевых узорах кисти, редукция хвостового отдела позвоночника. Их грудина образована единой костью. Высшие узконосые имеют характерный узор жевательной поверхности зубов, большое число извилин на полушариях головного мозга, полное перекрытие мозжечка полушариями головного мозга, характерные черты группы крови А, В, 0, АВ и значительное поредение волосяного покрова.

Семейство людей (Гоминиды) включает единственный ныне живущий род Человек и вид — Человек разумный, который имеет следующие признаки: объем мозга свыше 900 см³, прямохождение и расположение внутренних органов в соответствии с таким способом передвижения, развитие сидиальных и икроножных мышц, некоторые изменения в гортани, связанные со способностью произносить членораздельные звуки, отсутствие гребней на черепе, специфическое расположение волос на теле.

Таким образом, положение человека в системе органического мира следующее: царство Животные, подцарство Многоклеточные, тип Хордовые, подтип Позвоночные, класс Млекопитающие, отряд Приматы, подотряд Обезьяны, секция Узконосые, надсемейство Вышние узконосые, семейство Гоминиды, род Человек, вид Человек разумный.

Согласно палеонтологическим данным, около 30 млн лет назад появились парапитеки и проплиопитеки — древнейшие приматы. Парапитеки дали начало современным гиббонам и орангутангам, а также вымершей ветви древесных обезьян — дриопитекам. В эволюции дриопитеков наметились три линии: одна привела к современной горилле, другая — к шимпанзе, третья — к австралопитековым, а от них — к человеку. Родство гоминид с шимпанзе и гориллами подтверждается анализом гемоглобинов человека и человекообразных обезьян.

Останки австралопитеков (южных обезьян) обнаружены в Южной Африке, Южном Китае, Индонезии. Австралопитеки имели много признаков, сходных с признаками древнейших людей. Зубной ряд у них был ровным, клыки не выдавались, отсутствовали промежутки между клыками и смежными с ними зубами. Объем черепной коробки не превышал объема черепа современных горилл (435 — 650 см³). Строение скелета австралопитеков позволяет предполагать, что они ходили на двух ногах, рост их не превышал 150 см. Австралопитеки были одним из этапов эволюции гоминид, но еще не достигли уровня человека. Они не могли делать орудия труда, у них не было речи, поэтому нет оснований относить их к древнейшим людям. Австралопитеки дали начало более прогрессивной форме, названной человек умелый. Возраст костных остатков этой формы определяется в 2 млн лет. Человек умелый был способен делать настоящие орудия труда из камня.

В процессе становления человека различают три фазы: древнейшие люди, или архантропы, древние люди, или палеоантропы, и современные люди, или неоантропы.

Древнейшие люди жили 2 млн — 500 тыс. лет назад. Первая находка останков древнейшего человека была сделана на острове Ява в 1891 г. Эту форму ископаемых гоминид называли питекантропом — обезьяночеловеком. К данной группе относятся синантроп (китайский человек) и гейдельбергский человек (название по месту находки).

Строение скелета питекантропов существенно отличается от скелета современного человека. Их рост достигал

170 см, а руки могли выполнять сложные манипуляции. Объем черепа, например, у синантропа достигал 850 — 1220 см³ и имел асимметрию левой и правой части мозга. Это позволило сделать заключение о том, что они могли делать орудия труда и пользоваться огнем. Известно, что преобладающее пользование правой рукой приводит к некоторой асимметрии мозга, при этом левая доля мозга, в которой находятся двигательные центры правой части тела, несколько увеличивается по сравнению с правой. Питекантропы — более прогрессивная по сравнению с австралопитеками группа гоминид, обладавших большим сходством с человеком. В связи с этим антропологи считают питекантропа эволюционным звеном, соединяющим австралопитека с современным человеком.

Древние люди — неандертальцы — появились примерно 150 тыс. лет назад. Некоторые фрагменты скелета неандертальца были обнаружены в 1856 г. в Германии в долине Неандерталь, откуда и пошло название "неандерталец". Древние люди занимают промежуточное положение между древнейшими и первыми современными людьми. Рост неандертальцев достигал 158 см, тело было коренастым, с массивным скелетом, черепом удлиненной формы с хорошо выраженными надглазничными валиками и покатым лбом. Объем черепной коробки был равным 1400 см³, но мозг его был, по-видимому, недостаточно развит, особенно лобные доли. Неандертальцы жили в пещерах, использовали огонь, умели изготавливать каменные орудия труда и были всеядными. Остается пока открытым вопрос о наличии у них второй сигнальной системы, т.е. речи.

Многие антропологи утверждают, что в конце четвертичного периода (примерно 40 — 50 тыс. лет назад) потомки неандертальцев дали начало *кроманьонскому человеку*, прямыми потомками которого являются современные люди. Фрагменты скелета кроманьонца впервые были найдены в гроте Кроманьон во Франции. Кроманьонцы были выше неандертальцев (180 см). Строение их черепа практически не отличалось от такового у современного человека, а наличие характерного выступа на нижней челюсти свидетельствует о том, что кроманьонец был способен к членораздельной речи. Кроманьонцы для изготовления орудий труда широко использовали камень, кости, рог, применяли копыта и гарпуны во время охоты.

Долгое время считалось, что возраст человека не превышает 1 млн лет. Последние палеонтологические данные

свидетельствуют о том, что древнейшие люди появились около 2,5—3 млн лет назад. Прародиной человека принято считать Африку, так как именно здесь найдено большинство останков предков человека и свидетельств его деятельности.

Факторы антропогенеза. Историческое развитие гоминид и человека совершалось под влиянием тех же факторов, что и остальных представителей живой природы. Однако при описании эволюции человека необходимо иметь в виду, что происхождение человека — уникальное событие, при котором осуществлялся переход к новой форме движения материи — общественной, или социальной. Это был огромный скачок, качественно отделивший человека от мира животных.

Эволюционные преобразования предков человека, обусловленные давлением естественного отбора, явились биологическими предпосылками возникших впоследствии социальных закономерностей. Труд выделил человека из животного мира и всегда был общественной деятельностью, а сам процесс труда стал мощным фактором, изменяющим природу человека. Под влиянием труда и речи совершенствовались мозг и органы чувств человека, развивалась речь. Постепенно человек заставил природу служить ему и научился господствовать над ней. В этом и состоит существенное отличие человека от остального животного мира, обусловленное его трудовой деятельностью.

Основные этапы, определяющие качественные преобразования предков человека, следующие: 1) появление вертикального положения тела; 2) развитие навыков по использованию орудий труда; 3) совершенствование мозга и появление речи.

Естественно, что все особенности, характеризующие человека, возникли не сразу, а на протяжении нескольких миллионов лет. Так, прямохождение, освободившее руки для труда, возникло на ранней стадии развития австралопитеков. Увеличение массы головного мозга шло также не менее нескольких миллионов лет. Однако на последних этапах развития мозга происходило не нарастание массы, а некоторая конструктивная перестройка этого органа, связанная с развитием социального начала в человеческой психике. Самым существенным в развитии человека явилось возникновение трудовой деятельности, производство орудий труда. Это событие — качественный скачок, пово-

ротный момент истории биологической (филогенеза) к истории социальной.

Своеобразие эволюции человека заключается в том, что постепенно биологические эволюционные факторы теряют свое ведущее значение и уступают место социальным факторам. Накапливался опыт изготовления орудий труда, совершенствовались сами орудия. Рука не только становилась органом труда, но и изменялась как продукт труда. Благодаря стадному образу жизни у предков человека развивались сложные формы общения, вначале в виде мимики, жестикуляции, звуков. Все это способствовало совершенствованию высшей нервной деятельности предков человека. Огромное значение в становлении человека сыграло использование в пищу мяса. Помимо высокой питательности мясной пищи, использование мяса стимулировало развитие охоты, а впоследствии и разведение домашних животных. Это в свою очередь усиливало взаимосвязи внутри группы и развитие общества.

Человеческие расы. С биологической точки зрения ныне живущее человечество представляет собой один вид, структурными единицами которого являются расы и популяции. У представителей различных рас заметна чрезвычайная изменчивость по ряду признаков (цвет кожи, рост, форма черепа, пропорции тела и др.), которые не являются принципиальными. Биология размножения, уход за потомством в существенных чертах одинаковы у различных рас. Межрасовые браки всегда плодовиты, и потомство часто оказывается гетерозисным, с повышенной жизнеспособностью. Все районы соприкосновения различных рас одновременно являются и их смешением. Даже искусственно воздвигаемые преграды социального порядка, направленные на сохранение "чистоты" расы, не могут остановить этот процесс и препятствовать образованию промежуточных типов.

Нельзя смешивать два понятия — раса и нация. В нации людей объединяет общность языка, территории, экономического уклада. Раса же представляет собой совокупность людей, обладающих генетико-физиологической общностью, происхождение которой связано с определенным ареалом. Особенности рас развились как адаптации к окружающим условиям в тот момент, когда человек был полностью зависим от них, и эти особенности носят чисто количественный характер.

В настоящее время на Земле проживает около 5 млрд

человек, говорящих более чем на 2,5 тыс. языках и разделяющихся на 3 или 5 больших рас. В первом случае это экваториальная (негроавстролоидная), евразийская (европеоидная), азиатско-американская (монголоидная) расы, во втором — негроидная, австралоидная, европеоидная, монголоидная, американская расы. Благодаря постоянному смешению рас (межрасовым бракам) происходит сглаживание морфологических различий между ними. Это позволяет выделить внутри рас еще около 30 антропологических типов или вторичных рас: индо-средиземноморскую, балтийскую, индейскую, малайскую, австралоидную и др., что подчеркивает полиморфизм вида и эволюции его по пути дивергенции.

Реакционная сущность расизма и социал-дарвинизма.

Расизм — антинаучное учение о расах, основой которого является утверждение физической и психической неполноценности низших и превосходства высших рас. Расизм утверждает биологическую неравноценность различных рас с целью оправдания политики расовой дискриминации, политики угнетения и порабощения одного народа другим.

Сторонники расовой теории утверждают, что между расами существует различие в способности овладения языком, культурой, научными достижениями. Это ложное мнение, поскольку наука не имеет фактических доказательств подобных утверждений. В настоящее время имеются сведения о причинах различия рас. Например, пигментация кожи более интенсивна во влажных тропиках, чем в сухих и холодных районах. Выступающие части тела и его поверхность в целом меньше у рас, живущих в холодном климате, что связано с терморегуляцией. Узкая глазная щель и богатая сальными железами кожа у монголоидов — приспособление к жизни в степях и пустынях.

Географическая изменчивость у человека особенно наглядна, когда представители одной расы живут в различных географических районах, например индейцы с Огненной Земли и из долины Амазонки. Представители белой расы являются мутантами, у которых в результате мутаций синтез пигмента происходит лишь частично. Эта особенность оказалась приспособительной в умеренных и северных широтах. Она способствует синтезу витамина D при нехватке ультрафиолета и коррелирует с пониженной восприимчивостью к простудам.

Современное человечество представляет собой единый биологический вид, расы которого объединены одинаковым

уровнем физического и психического совершенства. Вид человека разумного — самый многочисленный вид на нашей планете, насчитывает миллиарды особей и включает большое количество рас и популяций. Человек является необычно полиморфным видом. Он занял на Земле практически все возможные для себя экологические ниши, а социальные факторы сделали его минимально зависимым от условий окружающей среды. Следовательно, в настоящее время уменьшено непосредственное влияние условий существования на какую-либо популяцию человека. Большая подвижность, его относительная независимость от внешних условий делают невозможной полную географическую изоляцию популяций человека. В результате этого все части земного шара со всеми его климатическими зонами заняты одним видом человека. Внутренняя целостность генетической системы человека постоянно укрепляется. Современная эволюция человека осуществляется в рамках микроэволюционных преобразований, которые будут происходить всегда, но нет оснований предположить возможность каких-либо макроэволюционных изменений у человека.

К расистским теориям примыкает социальный дарвинизм, сторонники которого в качестве определяющих факторов общественной жизни рассматривают биологические принципы борьбы за существование и естественного отбора. Социал-дарвинисты рассматривают социальное неравенство в обществе как следствие биологической предопределенности, возникающей в результате естественного отбора людей.

Раздел 2. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Органический мир на Земле отличается поразительным многообразием видов (более 2 млн). Изучить это многообразие было бы невозможно без систематики — науки, занимающейся вопросами классификации живых существ.

Современная 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, в том числе с применением ЭВМ. Она не просто интегрирует огромную информацию, большое разнообразие фактов, полученных специалистами многих естественных наук, но и свидетельствует о единстве живой природы, устанавливает родственные связи между живыми организмами, сходство и различие в растительном и животном мире. Без современной систематики невозможно понять жизнь в ее большом разнообразии, решить многие научные и практические задачи.

Система классификации подразделяется на определенные соподчиненные друг другу систематические категории — виды, роды, семейства, порядки, классы, отделы. Существуют и промежуточные таксономические единицы — надкласс, подкласс, подсемейство, подрод. В пределах вида различают подвиды, разновидности, формы и др.

Основной таксономической категорией является вид (см. гл.4). Каждый вид имеет научное латинское название, составленное из двух слов. Первое слово — имя существительное, пишется с большой буквы. Это род, к которому относится вид. Второе — видовой эпитет, как правило, имя прилагательное. Например, *Plantago major* L. — подорожник большой, *Plantago media* L. — подорожник средний, *Canis familiaris* L. — собака домашняя. Рядом с латинским названием организма в научной литературе всегда ставят сокращенно фамилию ученого, впервые назвавшего или описавшего данный вид. Буква L., стоящая справа от видового названия указанных растений и животного, указывает на то, что это название дано К.Линнеем.

Подобно тому, как сходные виды, связанные между собой родственными отношениями, объединяются в роды, так и близкие роды объединяются в семейства. Семейство определяют как систематическую категорию, включающую один или группу близких родов, имеющих общее происхождение и отделенных от других семейств четко выраженными различиями. Семейства с тесными эволюционными связями объединяются в порядки, порядки — в классы, классы — в отделы, которые различаются между собой наиболее существенными особенностями в организации и структуре входящих в них организмов и соответствуют главным направлениям эволюционного развития. Следовательно, основой подлинно научной систематики должна быть эволюционная теория.

Семейства животных составляют отряды, отряды — классы, классы — типы.

Отделы (типы) группируются в подцарства, царства и надцарства. Эта система таксономических категорий отражает преемственность и ступени эволюционного развития органического мира от простого к сложному, от низшего к высшему. Зная месторасположение организма в такой системе,

можно ориентироваться в его уровне организации, морфологических, анатомических, физиолого-биохимических и других особенностях.

По современной классификации все организмы объединяются в два надцарства — Доядерные (Прокариоты) и Ядерные (Эукариоты), которые включают пять царств: Дробянки, Архебактерии, Грибы, Растения и Животные. Система организмов может быть представлена в следующем виде:

А. Надцарство Доядерные организмы (Прокариоты)

Царство Дробянки
Царство Архебактерии

Б. Надцарство Ядерные организмы (Эукариоты)

Царство Грибы
Подцарство Низшие грибы
Подцарство Высшие грибы
Царство Растения
Подцарство Низшие растения
Подцарство Высшие растения
Царство Животные
Подцарство Одноклеточные
Подцарство Многоклеточные

В эту систему живых организмов, имеющих клеточное строение, не входят вирусы — неклеточные формы жизни.

Г л а в а 5. ДОЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (ПРОКАРИОТЫ)

Характерной особенностью доядерных организмов является отсутствие в цитоплазме их клеток истинного ядра, ядрышек и хромосом. Вместо клеточного ядра имеется его эквивалент — нуклеоид, лишенный оболочки и состоящий из одной-единственной кольцевой молекулы ДНК, связанной с очень небольшим количеством белка. Помимо этого, у прокариот нет большинства структурных компонентов клетки (митохондрии, эндоплазматическая сеть, хлоропласты, лизосомы, комплекс Гольджи), известных у эукариот. Их плазматическая мембрана способна к инвагинации (впячиванию), в результате чего образуются мезосомы, выполняющие функции соответствующих у прокариот органелл клетки. Основу клеточной стенки прокариот составляет особое вещество — муреин (полисахарид в соединении с несколькими аминокислотами). У них не установлены митоз и мейоз. Половой процесс или отсутствует, или протекает по типу конъюгации, т.е. слияния содержимого двух клеток. Синтез белка у них происходит на рибосомах.

5.1. Царство Дробянки. Отделы Бактерии и Цианобактерии

Царство Дробянки включает два подцарства — Бактерии и Цианобактерии. В первое из них входят эубактерии (настоящие бактерии), актиномицеты, хламидобактерии,

миксобактерии, микоплазмы и др., во второе — один отдел Цианобактерии. Мы рассмотрим только группу настоящих бактерий и цианобактерии.

Бактерии. Это мельчайшие прокариотические организмы, имеющие клеточное строение. Величина большинства бактерий колеблется от нескольких десятых микрона до 10 — 13 мкм.

Формы бактерий разнообразны. Среди них есть шаровидные, называемые кокками, прямые палочковидные — бациллы, изогнутые — вибрионы, спирально изогнутые — спириллы. Кокки, сцепленные попарно, получили название диплококки, соединенные в виде цепочки — стрептококки или в виде гроздей — стафилококки. Реже встречаются нитчатые формы (рис. 5.1,а).

Некоторые бактерии имеют органоиды движения — жгутики (от 1 до 50), которые состоят из особого белка — флагеллина. У одних бактерий они расположены на одном конце клетки, у других — на двух или по всей поверхности. Способ расположения жгутиков является характерным признаком при классификации подвижных бактерий. Многие бактерии способны к скользящему движению благодаря наличию на поверхности клетки слизистой капсулы.

Бактериальная клетка покрыта оболочкой, которая состоит из плазматической мембраны, клеточной стенки и капсулы. Полупроницаемая плазматическая мембрана обеспечивает избирательное поступление веществ в клетку и выделение в окружающую среду продуктов обмена веществ, а также образует впячивания внутрь цитоплазмы — мезосомы. На мембранах мезосом располагаются окислительно-восстановительные ферменты, а у фотосинтезирующих бактерий — и соответствующие пигменты, благодаря чему они способны выполнять функции митохондрий, хлоропластов или аппарата Гольджи.

Тонкая и эластичная клеточная стенка придает бактериальной клетке определенную форму, защищает содержимое клетки от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды и выполняет ряд других функций. Многие виды образуют слизистую капсулу.

В центральной части клетки находится нуклеоид, содержащий одну замкнутую в виде кольца цепочку ДНК, которая контролирует нормальный ход всех внутриклеточных процессов и является носителем генетической информации.

Ядрышки у бактерий не обнаружены, однако в цитоплазме имеется огромное количество рибосом (иногда до 20

тыс. на клетку). В матриксе широко развиты мембранные структуры в виде канальцев, ламелл, пузырьков, тилакоидов, содержащие часто ферменты и пигменты. Так же, как и мезосомы, они являются аналогами многих органелл клетки.

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.

Большинство бактерий бесцветны и только некоторые (зеленые и пурпурные) содержат в цитоплазме пигменты, подобные зеленому хлорофиллу и красному фикоэритрину (бактериохлорофилл и пурпурин).

Размножаются бактерии простым бинарным делением клетки. После удлинения клетки постепенно образуется поперечная перегородка, затем дочерние клетки расходятся. У многих бактерий клетки в определенных условиях после деления остаются связанными в характерные группы — диплококки, стрептококки, пакеты (сарцины), цепочки.

Размножение почкованием встречается у бактерий как исключение. В последнее время 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 обогащение их наследственным материалом.

Спорообразование свойственно только небольшой группе бактерий — бациллам, клостридиуму. При этом бактериальная клетка претерпевает ряд биохимических процессов. В ней уменьшается количество свободной воды, снижается ферментативная активность, протопласт сжимается и покрывается очень плотной оболочкой. Споры обеспечивают возможность переносить неблагоприятные условия. Они выдерживают длительное высыхание, нагревание свыше 100 °С и охлаждение почти до абсолютного нуля. В обычном же состоянии бактерии неустойчивы при высушивании, воздействии прямых солнечных лучей, повышении температуры до 65 — 80 °С, под действием спирта и других дезинфицирующих веществ.

В благоприятных условиях споры набухают и прорастают, образуя новую вегетативную клетку бактерий.

Несмотря на постоянную гибель бактерий (поедание их простейшими, действие высоких и низких температур и других неблагоприятных факторов), эти примитивные организмы сохранились с древнейших времен благодаря способности к быстрому размножению, образованию спор, чрезвычайно устойчивых к различного рода факторам внешней среды, и их повсеместному распространению.

Бактерии содержатся в воздухе, 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 на 1 г в зависимости от типа почв, их состояния, глубины расположения слоев.

По типу питания бактерии делятся на две группы: автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные бактерии синтезируют органические вещества из неорганических. Реакции синтеза идут с поглощением энергии. В зависимости от того, какую энергию используют автотрофы для синтеза органических веществ, различают фото- и хемосинтезирующие бактерии (см. гл. 1).

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 природе достаточно велика. Благодаря их жизнедеятельности происходят 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, без которого была бы невозможна жизнь на Земле. Бактерии вместе с грибами, водорослями и лишайниками разрушают горные породы, участвуя тем самым в начальных стадиях почвообразовательных процессов.

Особую роль в природе играют бактерии, способные связывать свободный молекулярный азот, недоступный для высших растений. Населяя почву, такие бактерии обогащают ее азотом. К этой группе относятся свободноживущий азотобактер и клубеньковые бактерии, поселяющиеся на корнях бобовых растений (люпин, клевер, люцерна и др.).

Проникая через корневой волосок в корень, они вызывают сильное разрастание клеток корня в форме клубеньков. На первых порах бактерии живут за счет растения, а затем начинают фиксировать азот с последующим образованием аммиака (NH_3), а из него нитритов и нитратов. Образовавшихся азотистых веществ достаточно и для бактерий, и для растений. Кроме того, часть нитритов и нитратов выделяется в почву, повышая ее плодородие.

На этом примере можно видеть взаимовыгодное сожительство (симбиоз) двух организмов: бактерии получают от своего хозяина необходимые для питания углеводы, образующиеся при фотосинтезе, и снабжают растения аминокислотами и другими продуктами связывания молекулярного азота.

Бактерии играют положительную роль и в хозяйственной деятельности человека. Молочнокислые бактерии используются в приготовлении разнообразных пищевых продуктов из молока: сметаны, простокваши, кефира, масла, сыра. Они же способствуют консервированию продуктов.

Бактерии широко используются для промышленного получения молочной, масляной, уксусной и пропионовой кислот, ацетона, бутилового спирта и других продуктов. В процессе их жизнедеятельности образуются биологически активные вещества — антибиотики, витамины, аминокислоты.

Спороносные анаэробные бактерии, вызывающие брожение пектиновых веществ при мочке льна, конопля, разрушают межклеточное вещество и способствуют освобождению прядильных волокон.

Отрицательная роль принадлежит болезнетворным, или патогенным, бактериям. Они способны проникать в ткани растений, животных и человека и выделять при этом вещества, угнетающие защитные силы организма и усиливающие патогенное действие возбудителей болезни. Многие патогенные микроорганизмы (дифтерийная и столбнячная палочки, стафилококки, холерный вибрион и др.) выделяют токсины — ядовитые продукты жизнедеятельности.

Такие болезнетворные бактерии, как возбудитель чумы, туляремии, сибирской язвы, пневмококки способны образовывать капсулу в организме животных и человека, которая обеспечивает им устойчивость против фагоцитоза и антител.

Поражают бактерии и растения, вызывая у них так называемые бактериозы (пятнистость, увядание, ожоги, мокрые гнили, опухоли и др.). Бактериозы довольно часто встречаются у картофеля, томатов, капусты, огурцов, свеклы, бобовых культур, плодовых деревьев.

Сапротрофные бактерии играют не только положительную роль, обеспечивая круговорот веществ в природе, но и отрицательную, вызывая гниение продуктов питания. При этом наряду с выделением CO_2 , аммиака и энергии, избыток которой вызывает нагревание субстрата (например, навоза, влажного сена, зерна) вплоть до его самовоспламенения, происходит образование и ядовитых веществ. Поэтому для предотвращения порчи пищевых продуктов человек создает условия, при которых бактерии гниения в значительной мере теряют способность к быстрому размножению, а иногда и погибают.

Широко распространенными методами борьбы с гнилостными бактериями являются: 1) высушивание плодов, грибов, мяса, рыбы, зерна; 2) их охлаждение и замораживание в холодильниках и ледниках; 3) маринование продуктов в уксусной кислоте; 4) создание высокой концентрации сахара, например при изготовлении варенья, что вызывает плазмолиз в клетках бактерий и нарушает их жизнедеятельность, и 5) засолка. При засолке огурцов, помидоров, грибов, квашении капусты за счет деятельности молочнокислых бактерий, сбрасывающих сахара, накапливается молочная кислота и создается кислая среда, угнетающая развитие других бактерий. На этом основано консервирование продуктов питания и силосование кормов.

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 температуре $120 - 130^\circ\text{C}$ и повышенном давлении в автоклавах. Высокая температура вызывает необходимую денатурацию белков и гибель всех бактериальных клеток.

Помимо этого в медицине, пищевой промышленности, сельском хозяйстве для дезинфекции, т.е. для уничтожения патогенных микроорганизмов используется иод, пероксид водорода, борная кислота, хлор, марганцевокислый калий, карболовая кислота, спирт, формалин и целый ряд других неорганических и органических веществ.

Цианобактерии. Они представляют собой древнейшую уникальную в морфологическом и физиологическом отношении группу организмов. Многие свойства цианобактерий (фиксация азота, прижизненные выделения органических

216

веществ, особый тип фотосинтеза) определяют их чрезвычайно важную роль в почве и водоемах.

Отдел включает одноклеточные, колониальные и многоклеточные (нитчатые) от микроскопических до видимых простым глазом организмы различной морфологической структуры (рис. 5.1, б). В цитоплазме расположены фотосинтезирующие ламеллярные структуры и пигменты: хлорофилл *a*, каротиноиды, фикоцианин, фикоэритрин и аллофикоцианин, поглощающие свет в области 540 — 630 нм, которая другими

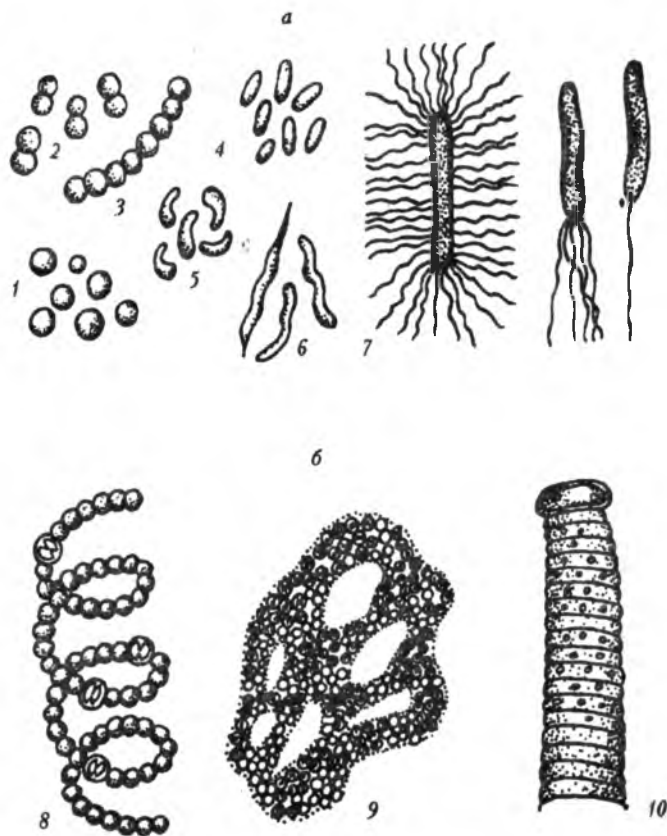


Рис. 5.1. Бактерии (а) и цианобактерии (б):

- 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

фотосинтезирующими организмами используется менее. Благодаря такому разнообразию пигментов цианобактерии способны к поглощению света различных длин волн.

У ряда нитчатых цианобактерий имеются специализированные клетки — гетероцисты с сильно утолщенными бесцветными двухслойными оболочками. Они принимают участие в размножении и в процессе фиксации азота.

Размножаются цианобактерии вегетативно (одноклеточные — делением клеток, колониальные и нитчатые — распадением на отдельные участки, способные прорасти в новые организмы) и спорами. 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 В₁₂, пигменты и др.). Отдельные виды, например 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 (замор) рыбы. При "цветении" воды на поверхности часто образуется маслянистая грязно-зеленая пленка, состоящая из отмерших цианобактерий.

5.2. Царство Вирусы

Наряду с одноклеточными и многоклеточными организмами в природе существуют другие формы жизни. Это вирусы, не имеющие клеточного строения. Они представляют собой переходную форму между неживой и живой материей.

Вирусы были открыты в 1892 г. русским ученым Д.И.Ивановским при исследовании мозаичной болезни листьев табака. Вирусы устроены очень просто. Каждая вирусная частица состоит из РНК или ДНК, заключенной в белковую оболочку, которую называют капсидом. Полностью сформированная инфекционная частица называется вирионом. У некоторых вирусов, таких как герпеса или гриппа, есть еще и дополнительная оболочка, которая возникает из плазматической мембраны клетки-хозяина.

Вирусы способны жить и размножаться только в клетках других организмов. Вне клеток других организмов они не проявляют никаких признаков жизни. Многие из них во внешней среде имеют форму кристаллов. Величина вирусов колеблется от 20 до 300 нм.

Хорошо изучен вирус табачной мозаики, имеющий палочковидную форму и представляющий собой цилиндр с полостью внутри. Стенка цилиндра образована молекулами белка, а внутри расположена спираль РНК (рис. 5.2, а). Белковая оболочка защищает нуклеиновую кислоту от неблагоприятных условий внешней среды, а также препятствует проникновению ферментов клеток к РНК и ее расщеплению.

Молекулы вирусной РНК могут самопроизводиться, хотя это характерно только для ДНК. Это означает, что вирусная РНК является источником генетической информации и одновременно иРНК. Поэтому в пораженной клетке по программе нуклеиновой кислоты вируса рибосомами хозяина синтезируются специфические вирусные белки и осуществляется процесс самосборки этих белков с нуклеиновой кислотой в новые вирусные частицы. Клетка при этом истощается и погибает.

Определенную 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. 5.2, б).

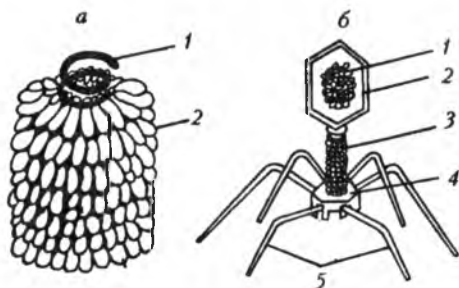


Рис. 5.2. Схема строения вируса (а) и бактериофага (б):
1 — нуклеиновая кислота; 2 — белковая оболочка; 3 — полый стержень; 4 — базальная пластинка; 5 — отростки (нити)

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 составлением 200 — 1000 новых фаговых частиц, в результате чего клетка бактерии погибает.

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), что резко снижает урожайность культур и приводит к массовой гибели животных.

Вирусы вызывают также многие опасные заболевания человека: грипп, корь, оспу, полиомиелит, свинку, бешенство и др. В последние годы к ним прибавилось еще одно страшное заболевание — СПИД (синдром приобретенного иммунодефицита). СПИД — эпидемическое заболевание человека, охватившее на сегодняшний день более 150 стран мира. Болезнь поражает преимущественно иммунную систему, которая осуществляет защиту организма от различных болезнетворных агентов. Возбудитель болезни — вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) — размножается главным образом в клетках этой системы, в результате чего организм становится беззащитным к микробам, в обычных условиях не вызывающим заболевания. Ослабляется также способность организма противостоять развитию злокачественных новообразований.

ВИЧ обладает уникальной изменчивостью, которая более чем в 100 раз превышает изменчивость вируса гриппа. Поэтому вакцина, приготовленная против одной разновидности ВИЧ, может оказаться неэффективной против другой. Достижения науки могут пока лишь замедлять размножение вируса и в ряде случаев ослаблять течение болезни.

Предполагается, что ВИЧ может сохраняться в организме человека пожизненно. Это значит, что до конца своей жизни инфицированные люди могут заражать других, а при соответствующих условиях может происходить заболевание СПИДом и носителя вируса.

Один из наиболее частых путей передачи ВИЧ и распространения СПИДа — половые контакты. Например, около 70 % больных в США составляют гомосексуалисты. Существенную роль в распространении заболевания играют проституция и частая смена половых партнеров.

Другой путь инфицирования — посредством нестерильных медицинских инструментов, которыми зачастую пользуются наркоманы. Возможна также передача инфекции через кровь и некоторые лекарственные препараты, при пересадке органов и тканей и др.

Гарантией безопасности от СПИДа является здоровый образ жизни, крепость брачных уз и семьи, борьба с половой распущенностью и сексуальными извращениями, наркоманией и другими уродливыми явлениями в человеческом обществе.

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 ходе приспособления к паразитизму утратили все, без чего можно обойтись, за исключением своего наследственного аппарата в виде нуклеиновой кислоты и защитного аппарата в форме белка.

Глава 6. ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (ЭУКАРИОТЫ)

Характерной особенностью эукариот является наличие в их клетках ядра, окруженного ядерной оболочкой. Генетический материал локализуется в хромосомах, состоящих из ДНК и белка. У них кроме ядра имеются митохондрии, эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, а у растений — еще пластиды и вакуоли. К эукариотам относятся три царства — Грибы, Растения и Животные.

6.1. Царство Грибы

Грибы — обособленная группа гетеротрофных организмов, сочетающих признаки растений и животных. С растениями их сближает наличие хорошо выраженной клеточной стенки, неподвижность в вегетативном состоянии, размножение спорами, неограниченный рост, поглощение пищи путем осмоса, с животными — гетеротрофность, наличие в

клеточной стенке хитина, отсутствие в клетке пластид и фотосинтезирующих пигментов, накопление гликогена как запасного вещества, образование и выделение продукта жизнедеятельности — мочевины. Эти анатомо-морфологические и физиолого-биохимические особенности грибов позволяют считать их древней группой, образовавшейся до разделения единого ствола жизни на два — растения и животные — путем дивергенции организмов по способу питания и типу обмена веществ.

Грибы объединяют до 100 тыс. видов, широко распространенных на нашей планете. Они встречаются даже в песках пустынь, в морях и океанах, на скалах, высоко в горах и вечной темноте пещер.

Вегетативное тело подавляющего большинства грибов — это мицелий, состоящий из тонких бесцветных нитей, с верхушечным ростом и боковым ветвлением.

У *низших грибов* мицелий лишен перегородок и представляет собой как бы одну гигантскую, часто разветвленную клетку. Некоторые представители низших грибов образуют лишь зачатки мицелия в виде тонких безъядерных нитей — ризомицелий. Дрожжи и некоторые другие грибы (внутриклеточные паразиты) мицелия не имеют.

У *высших грибов* развивается многоклеточный мицелий, гифы которого могут плотно переплетаться, образуя ложную ткань — плектенхиму (у многих шляпочных грибов). Плотное сплетение гиф, на поверхности или внутри которых образуются споры, называется плодовым телом.

Клетка большинства грибов имеет клеточную стенку, состоящую в основном из полисахаридов (80 — 90 %), связанных с белками и липидами. Кроме того, в ее состав входят хитин, полифосфаты, пигменты и другие вещества. Протопласт клеток гриба содержит одно или несколько (до 20 — 30) ядер, митохондрии, эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи и другие органеллы. Запасными питательными веществами служат жиры, волютин, гликоген; крахмал в клетках не образуется.

Грибы размножаются вегетативным, бесполом и половым путем. Вегетативное размножение происходит почкованием, частями мицелия или распадением мицелия на отдельные клетки, покрытые толстой буроватой оболочкой, которые дают начало новому мицелию.

Бесполое размножение осуществляется посредством эндогенных или экзогенных спор. Эндогенные споры образуются внутри специализированных клеток — спорангиях.

Экзогенные споры, или конидии, возникают открыто на концах особых выростов мицелия, называемых конидиеносцами. Формы конидиального спороношения разнообразны и характерны для высших грибов. Попав в благоприятные условия, спора прорастает, и из нее формируется новый мицелий.

Половое размножение у грибов отличается исключительным многообразием и заключается в слиянии половых клеток — мужских и женских гамет, в результате чего образуется зигота. У некоторых групп низших и высших грибов происходит слияние содержимого половых структур — гаметангиев, не дифференцированных на гаметы. Для высших грибов характерно слияние содержимого двух вегетативных клеток мицелия, которое часто происходит путем образования между ними выростов, или анастомозов.

По способу питания различают три основные группы грибов: сапротрофы, паразиты и симбионты.

К *грибам-сапротрофам* относятся шляпочные грибы, которые живут на богатой перегноем лесной почве, на полях и лугах, встречаются на гниющей древесине (опенок летний и зимний, вешенки). 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. В процессе развития на грибнице формируются органы спороношения — плодовые тела, состоящие из ножки (пенька) и шляпки.

Ножка и шляпка образованы плотными пучками гиф. В шляпке можно различить два слоя: плотный верхний, часто окрашенный, покрытый кожицей, и нижний. У одних грибов нижний слой шляпки состоит из радиально расположенных пластинок (сыроежки, грузди, шампиньоны, лисички, бледная поганка); это пластинчатые грибы. У белого гриба, подберезовика, подосиновика, масленка он состоит из многочисленных трубочек, поэтому их называют трубчатými. 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), смол и эфирных масел, придающих грибам своеобразный запах и вкус. Поэтому грибы являются ценным пищевым продуктом, хотя их белки усваиваются только на 58 – 85 %, т.е. значительно хуже, чем белки растительных продуктов.

Наиболее ценные съедобные грибы – белый, рыжик, груздь настоящий, подберезовик, подосиновик, масленок, шампиньон.

Ядовитые грибы, такие как бледная поганка, желчный гриб, мухоморы, ложные опята и др., попадая в пищу, могут вызвать 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, вызывая их порчу. Одним из наиболее распространенных плесневых грибов является *мукор*, или *головчатая плесень*. Его грибница появляется на кусках хлеба, сыра, на конском навозе в виде пушистого белого налета, который через некоторое время чернеет. Гифы мукора не разделены перегородками. Каждая из них представляет собой сильно разветвленную клетку с несколькими ядрами (рис. 6.1, а). Одни ответвле-

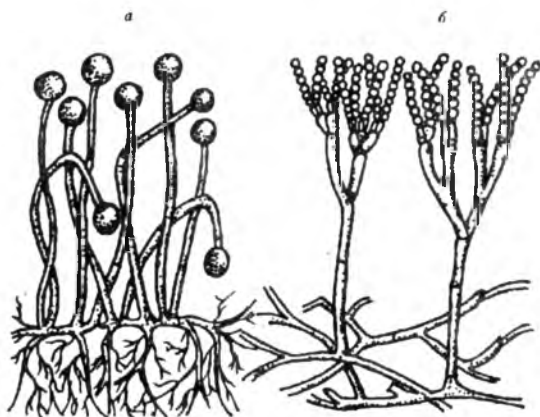


Рис. 6.1. Плесневые грибы:
а – мукор; б – пеницилл

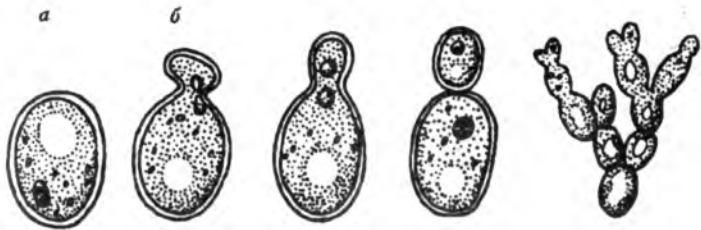


Рис. 6.2. Дрожжи (а) и процесс их почкования (б)

ния клетки проникают в субстрат и поглощают питательные вещества, другие приподнимаются вверх. На их концах развиваются округлые головки — спорангии, в которых образуются споры. Созревшие споры распространяются воздушными потоками или при помощи насекомых. Попад в благоприятные условия, спора прорастает в новый мицелий.

Известным представителем плесневых грибов является пеницилл. Его мицелий состоит из разветвленных нитей, разделенных перегородками на клетки, и напоминает кисточку, отсюда и его название "кистевик" (см. рис. 6.1, б). 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 не имеют грибницы и представляют собой одноклеточные неподвижные организмы овальной формы, размером 8 — 10 мкм (рис. 6.2). Размножаются дрожжи почкованием, некоторые виды — путем деления. При недостатке питания и избытке в среде кислорода у дрожжей наблюдается половой процесс, протекающий в виде копуляции двух клеток. Образовавшаяся зигота превращается в сумку с 4 — 8 спорами.

Дрожжи, развиваясь на сахаристых средах, вызывают спиртовое брожение, в результате которого выделяются этиловый спирт и диоксид углерода:



Наибольшее практическое значение имеют пивные и винные дрожжи. Пивные дрожжи, известные только в культуре, применяются в пивоварении, хлебопечении и производстве спирта. Винные дрожжи встречаются в природе на поверхности плодов (например, винограда) и используются в виноделии.

Грибы паразиты поражают преимущественно растения, причиняя значительный ущерб сельскохозяйственному производству за счет снижения урожайности многих культур. У большинства грибов-паразитов грибница развивается внутри тканей корня, стебля, листа и плода, у некоторых — на поверхности органов растения.

Фитофтора является опасным паразитом картофеля, поражая его вегетативные органы. Проявляется болезнь в виде некрозов, пятен, гнилей, язв на поврежденных надземных и подземных частях растений, в том числе и на клубнях. Больные растения завядают, сильно отстают в росте и развитии и гибнут.

Мицелий гриба растет в листьях по межклетникам, а через устьица листа на его нижнюю сторону выходят тонкие разветвленные гифы, на концах которых развиваются зооспорангии. В присутствии капельно-жидкой среды в зооспорангиях развивается 6 — 12 зооспор, прорастающих в гифы, которые внедряются через устьица в ткань листа и заражают растение-хозяина. Заболевание внешне проявляется уже в конце лета, когда на листьях картофеля появляются бурые пятна с беловатым налетом. К осени ботва постепенно чернеет и отмирает.

Заражение может осуществляться также через почву и передаваться через клубни картофеля. На клубнях появляются коричневые пятна. Больные клубни плохо хранятся и при высадке служат основным источником первичной инфекции на поле.

Мучнисторосяные грибы поражают многие виды 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, крыжовника, виноградной лозы, сеянцев дуба и многих других растений.

Головневые грибы поражают злаки (пшеницу, рожь, овес, кукурузу и т. д.). В зависимости от вида заражение происходит по-разному. В одном случае споры попадают на

семена при обмолоте. При посеве таких семян одновременно с их прорастанием прорастает и спора. Развивающаяся из споры грибница распространяется по межклетникам стебля, достигает соцветия и разрушает его. От большого количества образующихся на соцветии темных спор оно выглядит как обуглившееся или покрытое сажей. Головные грибы наносят большой ущерб сельскому хозяйству. Для борьбы с головней применяются химическое протравливание (например, слабым раствором формалина) и термическое обеззараживание семян.

На зерновых культурах часто паразитируют также ржавчинные и спорыньевые грибы. Известны и многие другие заболевания растений, вызываемые грибами-паразитами: рак картофеля, парша плодовых деревьев, фузариоз льна 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. Через несколько лет после заражения на стволе образуются копытообразные плодовые тела. На нижней стороне плодового тела в мелких трубочках созревают споры, которые высыпаются, и, попав на поврежденные стволы деревьев, заражают их.

Около тысячи видов грибов паразитируют также на животных и человеке, вызывая различные заболевания кожи, ногтей, волос (бластомикозы, молочница, парша, стригущий лишай и др.).

Грибы-симбионты связаны преимущественно с высшими растениями и водорослями, реже — с животными. Примером симбиоза могут быть лишайники, микориза. Микориза — это взаимовыгодное сожительство гриба с корнями высших растений. При этом мицелий гриба оплетает корни растений и проникает только под эпидермис (эктотрофная микориза) или в клетки паренхимы корня, где могут образовывать клубки (эндотрофная микориза).

Микоризный гриб помогает растению усваивать труднодоступные вещества гумуса, ассимилирует свободный азот, активизирует ферменты растения. От высшего растения гриб получает безазотистые соединения, кислород и корневые выделения, которые способствуют прорастанию спор. Микориза обнаружена у большинства растений (кроме водных).

Грибы наряду с бактериями играют важную роль в общем круговороте веществ в биосфере. Разлагая с по-

мощью 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 очищению среды.

Грибы широко используются в народном хозяйстве. Дрожжи применяются в хлебопекарной, пивоваренной, винодельной и спиртовой промышленности. Используются грибы для получения белка, лимонной кислоты, ферментов, витаминов, антибиотиков, ростовых веществ. Некоторые из них применяются для биологического метода борьбы с вредителями сельского хозяйства, например свекловичным долгоносиком, щитовками и др.

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.

Глава 7. ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ. НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Растительный мир — составная и важнейшая часть природы. Большинство растений — автотрофные организмы. Благодаря способности к фотосинтезу они накапливают огромное количество органических веществ, обогащают атмосферу кислородом и тем самым создают необходимые условия для существования большинства организмов. Заселяя поверхность суши, проникая в глубину пресных и соленых водоемов, поднимаясь высоко в горы, растения формируют растительные сообщества, в которых обитают различные животные.

Кроме огромной планетарной роли зеленые растения играют большую роль в жизни человека. Многие из них издавна используются как пищевые, лекарственные, технические. Растения служат источником топлива, строительных материалов, сырья для промышленности.

Растительный мир богат и разнообразен. В настоящее время насчитывается свыше 500 тыс. видов растений, которые расположены на всех континентах земного шара. Среди них есть гиганты, достигающие 120 — 150 м высоты (секвойи, эвкалипты, мамонтово дерево), и организмы, имеющие микроскопические размеры (многие водоросли). Разнообразны растения по строению и уровню организации.

По современной системе растительный мир разделен на два подцарства — Низшие и Высшие растения.

К низшим растениям, которые возникли около 2 млрд лет назад, относятся наиболее просто устроенные представители растительного мира. Характерной особенностью этой группы организмов является то, что их тело не расчленено на вегетативные органы (корень, стебель, лист) и

представлено талломом, или слоевищем. В отличие от высших растений у них отсутствуют ткани, а органы полового и бесполого размножения, как правило, одноклеточные.

Низшие растения — водоросли и лишайники — широко распространены в природе и играют исключительно важную роль в общем круговороте веществ.

7.1. Группа отделов Водоросли

Водоросли представляют сборную группу низших слоевищных, преимущественно водных, растений. Общим для водорослей является их способность к автотрофному способу питания благодаря наличию фотосинтезирующего аппарата (хроматофоров, пигментов и соответствующих ферментов). Вместе с тем у некоторых водорослей наряду с автотрофным существует гетеротрофный тип питания.

Известно более 40 тыс. видов водорослей, которые объединяются в отделы: Зеленые, Харовые, Золотистые, Диатомовые, Красные, Бурые и др. Все отделы в процессе эволюции развивались в основном независимо друг от друга. Вероятно, от каких-то водорослей происходят наземные высшие растения.

Водоросли отличаются исключительным морфологическим разнообразием. Они бывают одноклеточные (хламидомонада, хлорелла, плеврококк), колониальные (вольвокс) и многоклеточные, среди которых встречаются нитчатые (спирогира, улотрикс) и пластинчатые (ульва, ламинария, порфира и др.). Размеры водорослей в пределах каждой из этих форм отличаются огромным диапазоном — от микроскопических (1 мкм) до нескольких десятков метров (некоторые Бурые и Красные).

В организации клетки у большинства водорослей нет существенных отличий от типичных клеток высших растений, однако они имеют свои особенности.

Клетки водоросли одеты постоянной клеточной оболочкой, состоящей из целлюлозы и пектиновых веществ. У многих представителей в состав клеточной стенки входят добавочные компоненты: углекислая известь, железо, альгиновая кислота. Одноклеточные примитивные водоросли, а также зооспоры и гаметы могут не иметь обособленной клеточной стенки; защитную функцию у таких клеток выполняет плазмалемма.

Цитоплазма у большинства водорослей расположена тонким постенным слоем и окружает большую центральную

вакуоль с клеточным соком. В цитоплазме хорошо различимы элементы эндоплазматической сети, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, одно или несколько ядер.

В клетках водорослей из органелл особенно заметны хроматофоры, которые в отличие от хлоропластов высших растений разнообразны по форме, числу, строению, местоположению в клетке и набору пигментов. Они могут быть чашевидными, спиральными, пластинчатыми, звездчатыми, цилиндрическими, дисковидными и др.

В хроматофорах сосредоточены фотосинтезирующие пигменты: хлорофиллы *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, каротиноиды (каротины и ксантофиллы), фикобилины (фикоцианин, фикоэритрин) и др. Наряду с особенностями строения таллома, продуктами запаса, формами размножения набор пигментов служит диагностическим признаком отделов водорослей. Кроме того, в матриксе хроматофора находятся рибосомы, ДНК, липидные гранулы и особые включения — пиреноиды. По строению он сходен с хлоропластами и связан с ними функционально. Пиреноид присущ почти всем водорослям и небольшой группе мхов. Установлено, что пиреноиды являются не только местом скопления запасных питательных веществ, но и зоной, в которой или при участии которой наиболее активно осуществляется их синтез. Пиреноид как бы остановился на полпути в своем развитии и не достиг структурного воплощения органеллы. Об этом свидетельствует факт отсутствия пиреноидов в клетках высших растений.

Веществами запаса у водорослей служат крахмал, масло, волютин, гликоген, водорастворимый полисахарид ламинарин и др.

Размножение водорослей осуществляется вегетативным, бесполом и половым путем. Вегетативное размножение у одноклеточных организмов происходит путем деления клетки, у колониальных и нитчатых — распада колоний или нитей на отдельные фрагменты, из которых развиваются новые особи. При бесполом размножении происходит деление протопласта обычных или особых клеток, называемых спорангиями, с образованием неподвижных спор (апланоспор) или зооспор. Попадая в благоприятные условия, споры прорастают в новую водоросль.

Половой процесс заключается в слиянии двух половых клеток, в результате чего образуется диплоидная зигота, вырастающая в новую особь или дающая зооспоры. У водорослей различают следующие типы полового процесса: 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 (примитивных) водорослей каждая особь способна формировать и споры и гаметы в зависимости от времени года и внешних условий, у других функции бесполого и полового размножения выполняют разные особи — спорофиты (образуют споры) и гаметофиты (формируют гаметы). У многих водорослей наблюдается строгое чередование поколений — спорофита и гаметофита (Красные, Бурые, некоторые Зеленые).

Большинство водорослей исторически приспособились к отдельным комплексам экологических факторов и образовали определенные сообщества, или экологические группировки: планктонные, бентосные, наземные, почвенные и др.

Планктоном называют совокупность преимущественно микроскопических свободно плавающих в толще воды организмов. Среди них Зеленые, Диатомовые, Пирофитовые, Золотистые и Эвгленовые водоросли. Для облегчения переноса водой планктонные водоросли имеют различные приспособления, которые уменьшают удельную массу тела (газовые вакуоли, включения липидов, насыщенность водой и студенистость тканей) и увеличивают его удельную поверхность (разветвленные выросты, приплюснутая форма тела и др.).

Бентосом называют водные организмы, живущие на дне водоемов или обрастающие различные водные предметы, а также плавающие на поверхности воды зеленые ватообразные скопления, называемые тиной. Фитобентос морей и океанов состоит преимущественно из Бурых и Красных водорослей, а в пресных водоемах представлены практически все отделы, кроме Бурых.

Обширную экологическую группировку составляют *наземные*, или *воздушные*, водоросли. Они образуют различно окрашенные налеты и пленки на коре деревьев, влажных скалах, камнях, крышах домов и т.д. Большинство из них относятся к Зеленым и Диатомовым водорослям.

Почвенные водоросли живут в толще почвенного слоя. Это в основном Желтозеленые, Диатомовые и Эвгленовые.

Кроме того, водоросли развиваются в горячих источниках, на поверхности снега и льда и т.п.

Отдел Зеленые водоросли. Отдел включает водоросли зеленого цвета разной морфологической структуры таллома,

размерами от 1 мкм до нескольких десятков сантиметров. Хроматофоры содержат хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды. Запасное вещество — крахмал, изредка масло. Среди них есть как одноклеточные, так и многоклеточные организмы.

Типичными представителями одноклеточных зеленых водорослей являются хламидомонада и хлорелла (рис. 7.1, *a*, *b*).

Хламидомонада обитает в мелких водоемах, лужах, канавах, на почве и на снегу. Ее тело имеет овальную, грушевидную или шаровидную форму. Клетка одета плотной оболочкой, нередко отстающей от протопласта. На переднем конце хламидомонада несет два одинаковых жгутика, с помощью которых она активно передвигается в воде. Протопласт содержит одно ядро, обычно чашевидный хроматофор, в который погружены два пиреноида, красный глазок, или стигма, и пульсирующие вакуоли, находящиеся в передней части клетки.

При благоприятных условиях хламидомонада размножается бесполым и половым путем. При бесполом размножении клетка останавливается, теряет жгутики и протопласт последовательно делится на 2, 4 или 8 частей, каждая из которых одевается собственной оболочкой, вырабатывает жгутики и покидает материнскую клетку в виде зооспор. Достигая до размеров материнской особи, хламидомонады снова приступают к размножению.

Половой процесс изогамный или даже оогамный. Гаметы образуются внутри материнской клетки так же, как и зооспоры, но в большем количестве (16, 32 или 64) и естественно меньших размеров. Процесс оплодотворения происходит в воде. Оплодотворенная яйцеклетка покрывается многослойной оболочкой и оседает на дно водоема. После периода покоя зигота делится мейотически с образованием четырех дочерних особей хламидомонады.

При недостатке кислорода и подсыхании водоемов хламидомонада может размножаться вегетативно.

Хлорелла имеет вид микроскопического неподвижного шарика. Клетка одета гладкой оболочкой, содержит чашевидный хроматофор. Размножается хлорелла бесполым путем, образуя множество (до 64) неподвижных спор.

Быстрое размножение и очень высокая скорость ассимиляции (примерно в 3 — 5 раз выше, чем у наземных растений) приводит к тому, что за сутки масса этой водоросли увеличивается более чем в 10 раз. При этом в клетках накапливаются масла, витамины В, С, К. Белок хлореллы,

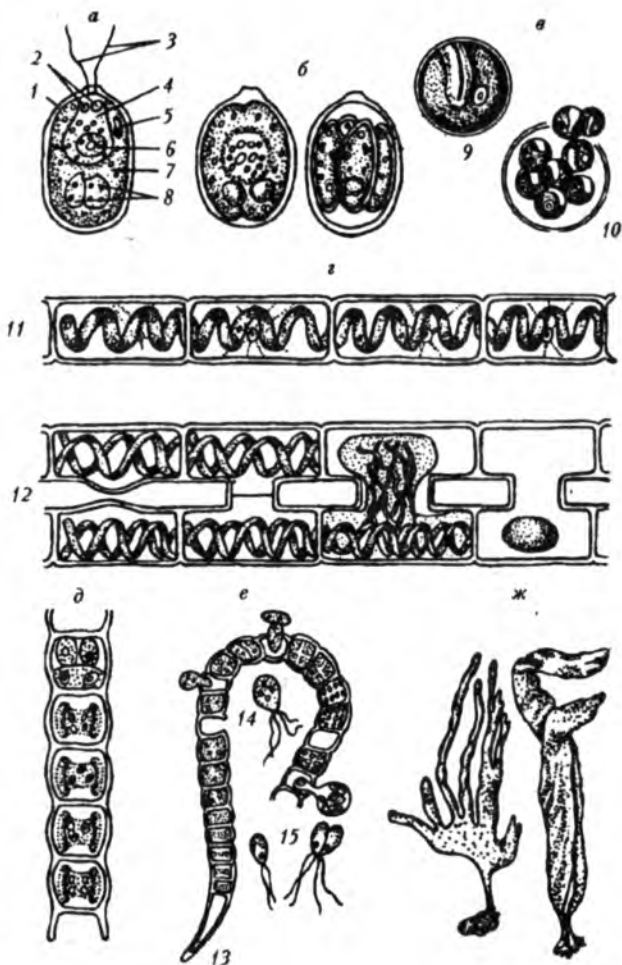


Рис. 7.1. Водоросли:

а — хламидомонада, вегетативная клетка (1 — клеточная стенка; 2 — пульсирующие вакуоли; 3 — жгутики; 4 — цитоплазма; 5 — красный глазок, или стигма; 6 — ядро; 7 — хроматофор; 8 — пиреноиды); *б* — размножение хламидомонады: молодые особи внутри материнской клетки; *в* — хлорелла (9 — вегетативная клетка; 10 — образование спор); *г* — спирогира (11 — общий вид; 12 — конъюгация); *д* — улотрикс (общий вид нити); *е* — размножение улотрикса (13 — нитчатое слоевище; 14 — зооспора; 15 — гамета и копуляция гамет); *ж* — виды ламинарии: общий вид талломов

на долю которого приходится до 50 % сухой массы клетки, содержит все незаменимые аминокислоты. Путем селекции получены штаммы хлореллы с высоким содержанием липидов (до 85 %) или углеводов (до 60 %).

Хлорелла распространена в пресных водоемах, на сырой земле, коре деревьев, входит в состав лишайников.

Примером многоклеточных зеленых водорослей являются спирогира и улотрикс (рис. 7.1, в, г). *Спирогира* распространена в стоячих и медленно текущих водах, где нередко образует большие массы "тины" ярко-зеленого цвета. Она представляет собой тонкую нить, состоящую из длинных цилиндрических, расположенных в один ряд клеток с хорошо заметной клеточной стенкой. Снаружи нити одеты слизистым чехлом.

Характерным признаком спирогиры является то, что хроматофор имеет вид спирально изогнутой ленты, расположенной в постенном слое цитоплазмы. Полость клетки заполнена большой вакуолью. В центре клетки находится ядро с ядрышком, заключенное в цитоплазматический мешочек и подвешенное на цитоплазматических тяжах.

Вегетативное размножение осуществляется путем разрыва нити на отдельные короткие участки. Спорообразование отсутствует. Половой процесс — конъюгация. В этом случае две нити обычно располагаются параллельно друг другу и срастаются при помощи копуляционных выростов или мостиков. Оболочки их в месте соприкосновения растворяются и образуется сквозной канал, через который сжавшееся содержимое клетки одной нити перемещается в клетку другой и сливается с ее протопластом. Образующаяся в результате оплодотворения зигота после периода покоя прорастает. Этому предшествует редукционное деление ядра: из четырех получившихся ядер три отмирают, а одно остается ядром единственного проростка, выходящего через разрыв наружных слоев оболочки зиготы.

Виды *улотрикса* обитают преимущественно в пресных, реже в морских и солоноватых водоемах, а также в почве. Они прикрепляются к подводным предметам, формируя ярко-зеленые кустики размером до 10 см и более.

Неразветвленные нити улотрикса, состоящие из одного ряда цилиндрических или слегка бочонковидных клеток с толстыми целлюлозными оболочками, прикрепляются к субстрату бесцветной конической базальной клеткой, выполняющей функции ризоида. Характерно строение хроматофора, который имеет вид постенной пластинки, образующей незам-

кнутый поясок или кольцо (цилиндр). Все клетки, кроме базальной, способны делиться, обуславливая непрерывное нарастание таллома в течение вегетативной жизни.

Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией нити на короткие сегменты, каждый из которых развивается в новую нить. При бесполом размножении в клетках образуются четырехжгутиковые зооспоры. Они выходят из материнской клетки в слизистой обертке, которая вскоре расплывается, а зооспоры, сбрасывая один за другим жгутики, прикрепляются боком к субстрату, покрываются тонкой целлюлозной оболочкой и прорастают в нить.

Половой процесс изогамный. После слияния двухжгутиковых гамет зигота вначале двигается, затем оседает на дно, теряет жгутики, вырабатывает плотную оболочку и слизистую ножку, прикрепляющую ее к субстрату. Это покоящийся спорофит. После периода покоя происходит редукционное деление ядра и зигота прорастает зооспорами. Таким образом, у улотрикса происходит смена половой и бесполой форм развития: нитчатый многоклеточный гаметофит сменяется одноклеточным спорофитом.

Отдел Бурые водоросли. По морфологической и анатомической дифференцировке таллома бурые водоросли стоят на более высоком уровне, чем все другие группы. Среди них не известны ни одноклеточные, ни колониальные формы, ни талломы в виде простой неразветвленной нити. По внешнему виду это разветвленные кустики, пластинки, ленты, сложно расчлененные на стебле- и листовидные органы. Слоевища некоторых крупных представителей (например, фукус) имеют воздушные пузыри, удерживающие ветви в воде в вертикальном положении. Для прикрепления к субстрату развиваются ризоиды. Размеры растений варьируют от нескольких миллиметров до нескольких метров (иногда до 60 м и более).

Оболочка клеток снаружи ослизненная, состоит из пектиновых веществ и внутреннего целлюлозного слоя. Слизь защищает клетки от механических воздействий, пересыханий во время отлива и т.д.

В цитоплазме находится одно ядро, хроматофоры дисковидной, реже пластинчатой формы, вакуоли. Хроматофоры клеток бурых водорослей содержат хлорофиллы *a* и *c*, каротины и несколько ксантофиллов — фукоксантин, виолаксантин и др. Эти пигменты определяют бурую окраску водорослей. Продуктами запаса являются полисахарид ламинарин, шестиатомный спирт маннит, а также масло.

Вегетативное размножение происходит оторванными частями таллома, бесполое — зоо- или тетраспорами (неподвижными спорами). Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный.

У большинства бурых водорослей происходит чередование поколений: бесполого (спорофит) и полового (гаметофит).

Бурые водоросли почти все живут в морях как бентосные, т.е. они населяют дно водоемов, и обитают вблизи берегов. Заросли бурых водорослей являются пищей, местом размножения и укрытия многих видов животных, субстратом для микро- и макроорганизмов, одним из основных источников органики в умеренных и полярных широтах.

Повсеместное распространение водорослей определяет их огромное значение в биосфере и хозяйственной деятельности человека. Благодаря способности к фотосинтезу они являются основными продуцентами громадного количества органических веществ в водоемах, которые широко используются животными и человеком.

Поглощая из воды углекислый газ, водоросли насыщают ее кислородом, необходимым для всех живых организмов водоемов. Велика их роль в биологическом круговороте веществ, в циклическом характере которого природой решена проблема длительного существования и развития жизни на Земле.

В историческом и геологическом прошлом водоросли принимали участие в образовании горных и меловых пород, известняков, рифов, особых разновидностей угля, ряда горючих сланцев, явились родоначальниками растений, заселивших сушу.

Водоросли чрезвычайно широко используются в различных отраслях хозяйственной деятельности человека, в том числе пищевой, фармацевтической и парфюмерной промышленности. Их возделывают в больших масштабах в установках под открытым небом 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, иода, брома, мышьяка и других веществ.

Многие водоросли используются в пищу человека. Так, например, на Сандвичевых островах из 115 имеющихся видов местное население употребляет в пищу около 60. Наибольшей известностью как лечебное и профилактиче-

ское средство пользуется морская капуста (некоторые виды ламинарии и порфиры), применяемая против желудочно-кишечных расстройств, явлений склероза, зоба, рахита и ряда других заболеваний.

Водоросли служат сырьем для получения ценных органических веществ: спиртов, лака, аммиака, органических кислот, иода, 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 грибы, водоросли, бактерии. В больших количествах его используют в пищевой промышленности для изготовления мармелада, пастилы, мороженого и других изделий. Из бурых водорослей получают также альгинаты, которые обладают большой клеящей силой, в 37 раз превосходящей гуммиарабик и в 14 раз — крахмал. Они используются в текстильной и бумажной промышленности для придания бумаге плотности и глянца.

В сельском хозяйстве водоросли применяют как органические удобрения под некоторые культуры и в качестве кормовой добавки в пищевом рационе домашних животных.

Способность хлореллы ассимилировать от 10 до 18 % световой энергии (против 1 — 2 % у наземных растений) позволяет использовать эти микроводоросли для регенерации воздуха в замкнутых биологических системах жизнеобеспечения человека при длительных космических полетах и подводном плавании.

В последние годы у нас в стране и за рубежом культивируются микроводоросли на коммунально-бытовых и промышленных сточных водах с целью биологической очистки и дальнейшего использования их биомассы для получения метана или применения в промышленности и сельскохозяйственном производстве.

Некоторые водоросли (например, хлорелла) способны накапливать радионуклиды, что может использоваться для дополнительной очистки слабоактивных сточных вод атомных электростанций.

Сильное размножение водорослей может наносить ущерб хозяйственной деятельности человека. Вместе с другими организмами они участвуют в обрастании морских судов, ухудшая их эксплуатационные качества. Некоторые водоросли, особенно Зеленые, вызывают "цветение" воды, придавая ей неприятный вкус и запах.

7.2. Отдел Лишайники

Лишайники — это своеобразная группа низших споровых растений, слоевище которых образовано двумя организмами — грибом и водорослью (или цианобактерией), находящимися в симбиозе. Водоросль снабжает гриб созданными ею в процессе фотосинтеза органическими веществами, а получает от него воду с растворенными минеральными солями. Кроме того, гриб защищает водоросль от высыхания. Комплексная природа лишайников позволяет им получать питание не только из почвы, но и из воздуха, атмосферных осадков, влаги росы и туманов, частиц пыли, оседающей на слоевищах. 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.

Лишайники — многолетние растения обычно серого, светлого или темно-бурого цвета. Возраст их достигает десятков и даже сотен 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, или корковые, листоватые и кустистые (рис. 7.2).

Наиболее распространены *накипные лишайники* (около 80 % видов), имеющие таллом в виде тонкой корочки, прочно срастающейся с субстратом и неотделимой от него. Более высокоорганизованные листоватые лишайники имеют вид чешуек или пластинок, прикрепляющихся к субстрату пучками гиф, называемых ризинами. Они разрастаются на камнях и коре деревьев. Так, например, на стволах и ветках осины широко распространен лишайник золотисто-желтого цвета — ксантория.

Кустистые лишайники представляют собой кустики, образованные тонкими ветвящимися нитями или стволиками, прикрепленными к субстрату лишь основаниями. Поселяясь на деревьях во влажных лесах, такие лишайники образуют длинные космы — "бородатые лишайники". Довольно распространенным лишайником является также олений мох, или ягель, который в тундре занимает большие пространства и служит зимой основным кормом для северных оленей.

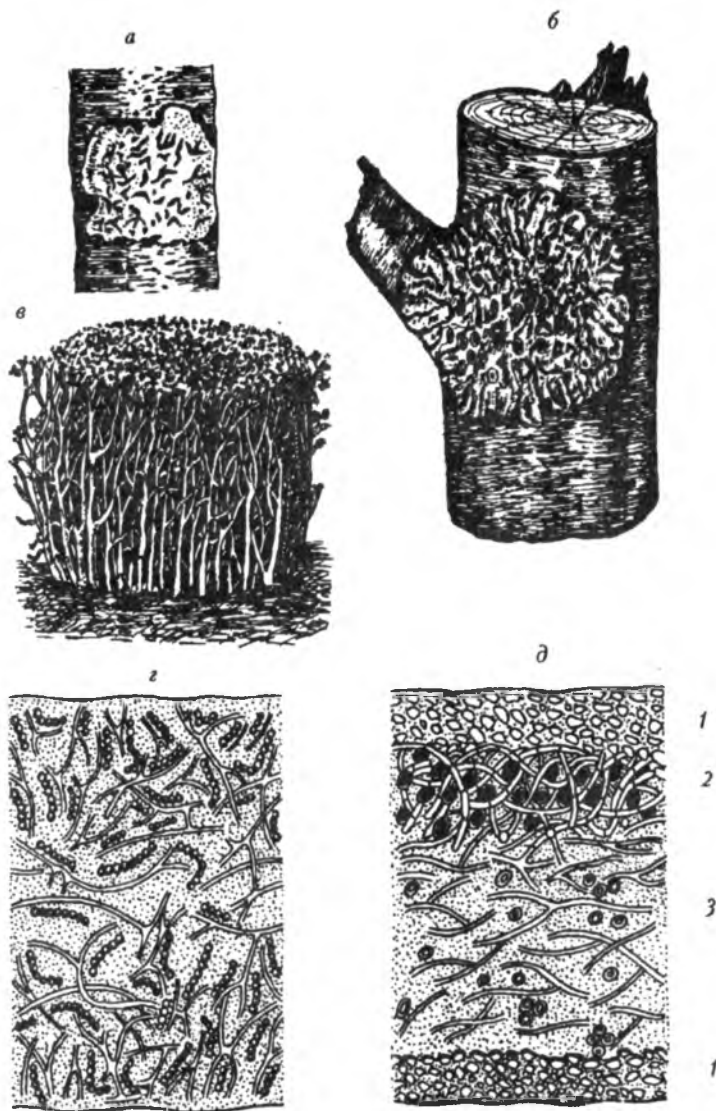


Рис. 7.2. Формы слоевища лишайников:
 а — корковая (накипная); б — листоватая; в — кустистая;
 г — разрез гомемерного слоевища; д — разрез гетеромерного
 слоевища: 1 — верхняя и нижняя кора; 2 — водоросли
 (водорослевый слой); 3 — сердцевина

По анатомическому строению все лишайники делят на гомео- и гетеромерные (рис. 7.2, *г, д*). У *гомеомерных* лишайников слоевище представляет собой рыхлое сплетение гиф гриба, среди которых более или менее равномерно располагаются клетки или нити водорослей. Такое примитивное строение характерно для накипных и небольшой части листоватых и кустистых лишайников.

Гетеромерное строение характеризуется наличием в слоевище дифференцированных слоев, каждый из которых выполняет определенную функцию. Сверху слоевище покрыто верхней корой, сформированной плотным сплетением грибных гиф. Под верхней корой между более рыхло сплетенными гифами размещаются клетки водоросли, образующие водорослевый слой. Далее внутри слоевища находится "сердцевина", состоящая из рыхло расположенных грибных гиф с большими пустотами, заполненными воздухом. Снизу слоевище покрыто нижней корой. Из сердцевины через нижнюю кору проходят пучки грибных гиф — ризины, с помощью которых лишайники прикрепляются к субстрату.

Верхняя и нижняя кора выполняют функцию защиты и газообмена лишайника с внешней средой. Водорослевый слой участвует в процессе фотосинтеза и накапливает продукты ассимиляции. Сердцевина обеспечивает аэрацию водорослевого слоя, участвует в прикреплении таллома к субстрату.

Такой морфологический тип лишайника представляет собой наиболее высокоорганизованную форму слоевища и характерен для большинства листоватых и кустистых лишайников.

Размножаются лишайники главным образом вегетативным путем — частями слоевища, а также особыми специализированными образованиями — соредиями и изидиями (рис. 7.3).

Соредии формируются под верхней корой в водорослевом слое и состоят из одной или нескольких клеток водорослей, оплетенных гифами гриба. Под давлением разросшейся массы многочисленных соредий корковый слой таллома разрывается и соредии выходят на поверхность, откуда они разносятся ветром, каплями дождя и в благоприятных условиях прорастают в новые талломы лишайников.

Изидии представляют собой мелкие выросты таллома в виде палочек, бугорков, покрытых снаружи корой, и состо-

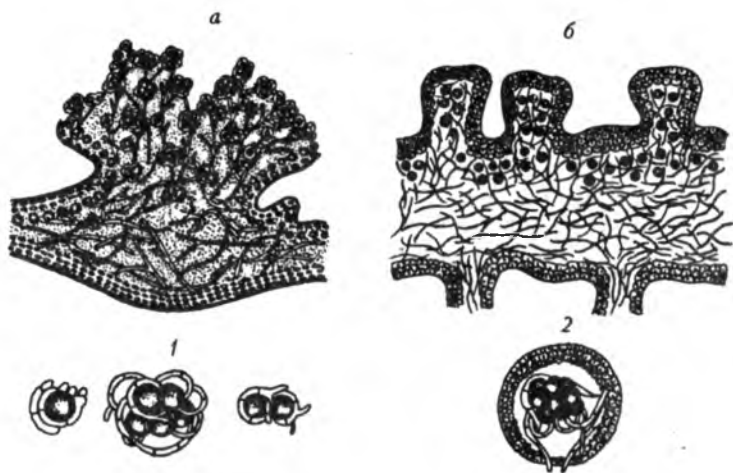


Рис. 7.3. Вегетативное размножение лишайников:
 а — разрез таллома с соредиями; б — разрез таллома с изидиями;
 1 — соредий; 2 — изидий

ящие из нескольких клеток водорослей, оплетенных гифами гриба. Изидии отламываются и прорастают в новые слоевища.

Каждый из компонентов лишайника способен размножаться самостоятельно: водоросли — простым делением клетки или распадом нити на отдельные фрагменты, а грибы — спорами, которые в благоприятных условиях прорастают и образуют мицелий. Если поблизости имеется соответствующая водоросль, то гифы гриба оплетают ее и постепенно формируется новое слоевище лишайника.

Интересно отметить, что гриб, входящий в организм лишайника, будучи отделен от водоросли, существовать не может. Водоросль, как правило, может жить самостоятельно.

Известно около 26 тыс. видов лишайников, широко распространенных в природе, за исключением мест, где воздух загрязнен вредными газами. Лишайники весьма чувствительны к загрязнению воздуха и поэтому быстро погибают в крупных городах, а также вблизи заводов и фабрик. По этой причине они могут служить индикаторами загрязненности воздуха вредными веществами.

Будучи автогетеротрофными организмами, лишайники аккумулируют солнечную энергию и создают органические

вещества в местах, недоступных другим организмам, а также разлагают органические и минеральные вещества, участвуя в их круговороте 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 и некоторыми водорослями создают условия для других, более совершенных организмов, в том числе и для высших 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, кабаргой, косулями, лосями. Некоторые виды лишайников (лишайниковая манна, гирофора) используются в пищу. Из лишайников получают лишайниковые кислоты (известно около 250), которые обладают антибиотическими и антимикробными свойствами. Их используют в парфюмерной промышленности для получения ароматических веществ, в медицине — для получения препаратов, используемых при лечении туберкулеза, фурункулеза, кишечных заболеваний, бешенства.

Глава 8. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (СТРОЕНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ)

Высшие растения, так же как и низшие, составляют особое подцарство растительного мира. Их возникновение связано с выходом растений на сушу. Для высших растений в отличие от низших характерны анатомическая дифференцировка тела и наличие тканей, выполняющих определенные функции. В процессе приспособления к наземным условиям существования у высших растений сформировались вегетативные органы — корень, стебель и лист — как результат разделения функций между различными участками тела.

В жизненном цикле высших растений происходит закономерная смена способов размножения — полового и бесполого (спорообразования) и закономерное чередование поколений: полового (гаметофита) и бесполого (спорофита).

На гаметофите развиваются органы полового размножения — антеридии и архегонии, на спорофите — органы бесполого размножения — спорангии.

Органы полового и бесполого размножения всегда многоклеточные, они надежно защищены от различных неблагоприятных воздействий.

У преобладающего большинства высших растений главным, доминирующим поколением является спорофит.

8.1. Ткани растений

Растения, как и животные, имеют клеточное строение. Клетки в растениях не обособлены, они взаимодействуют друг с другом, находятся в определенных частях тела, имеют различное строение и выполняют разные функции.

Группа сходных по происхождению и строению клеток, выполняющая конкретную функцию, называется *тканью*. Важнейшими тканями растений являются образовательные, основные, покровные, механические, проводящие. Ткани могут быть простыми и сложными. Простые ткани состоят только из одного вида клеток (меристема, покровная ткань молодого корня). По мере старения растения совершенствуется и строение его тканей, они становятся сложными, т.е. представляют собой совокупность различных клеток, и наряду с основной начинают выполнять и другие функции.

Образовательные ткани, или меристемы, принимают участие в образовании всех постоянных тканей растения и фактически формируют его тело. Основной особенностью клеток меристемы является способность к длительному делению, а некоторые клетки делятся в течение всей жизни растения. Клетки меристемы тонкостенные, с густой невакуолизированной цитоплазмой, с ядром, расположенным в центре. Они многогранные (до 14 граней), плотно прилегают друг к другу и могут делиться в разных направлениях. Клетки меристемы располагаются в строго определенных частях растения: на верхушках корня и стебля, в основании цветonoсного побега (у амариллиса, тюльпана), узлах побега (у злаков), т.е. там, где энергично образуются новые клетки, за счет чего и происходит рост растения.

Ткани, возникшие из меристематических, называются постоянными, так как выполняют определенную функцию в течение какого-то времени и, как правило, не превращаются в другие ткани.

Основная ткань, или паренхима, — это ткань, которая составляет основную и большую часть тела растения. Клетки паренхимы изодиаметричны (длина клетки равна ширине) или имеют таблитчатую форму (длина не более чем в 2 раза превышает ширину). Это одна из немногих тканей, которая в зависимости от положения в теле растения и особенностей его обитания способна выполнять различные функции. По функциям различают хлорофиллоносную (хлоренхима, или ассимиляционная ткань), запасующую, воздухоносную (аэренхима) паренхиму.

Хлорофиллоносная паренхима образуется в зеленых листьях и стеблях растений и выполняет функцию фотосинтеза (рис. 8.1). В клетках этой ткани содержатся хлоропласты. В зависимости от формы, размеров и расположения клеток у покрытосеменных растений различают столбчатую (палисадную) и губчатую (рыхлую) хлорофиллоносную паренхиму. Дифференцировка на столбчатую и губчатую ткани в листьях связана с особенностью освещения. Если нижняя и верхняя стороны листа освещены одинаково, дифференцировка отсутствует. В игловидных листьях голосеменных развивается особый тип хлорофиллоносной паренхимы — складчатая. Так как хлоропласты расположены в постенном слое цитоплазмы, то складчатость клеточной стенки — это приспособление к увеличению числа хлоропластов, а следовательно, и фотосинтезирующей поверхности.

В клетках запасяющей паренхимы откладываются запасные питательные вещества (крахмал, жиры, белки) в твердом или растворенном виде, которые впоследствии используются растением в процессе жизнедеятельности. У растений, периодически испытывающих острый недостаток в воде, она накапливается в запасяющих тканях стебля (кактусы) или листьев (молодило, очиток, алоэ) накапливается вода. Большое количество запасяющей паренхимы имеется в стеблях древесных растений, луковицах, клубнях, корневищах, зерновках злаков, в сочных плодах. Иногда в запасяющих тканях накапливаются вещества, которые выводятся из процесса метаболизма (смолы, органические кислоты, оксалат кальция).

У высших растений, обитающих в воде (хвощинки, кубышки), развивается особый тип основной ткани — воздухоносная паренхима (рис. 8.1). Ее основная функция — обеспечение нормального газообмена в теле растения в условиях пониженной аэрации. Клетки воздухоносной паренхимы могут иметь разнообразную форму (округлую, звездчатую) и



Рис. 8.1. Различные виды паренхимных тканей:
1 — 3 — хлорофиллоносная (столбчатая, губчатая и складчатая соответственно); 4 — запасяющая (клетки с зёрнами крахмала из листа очитка); 5 — воздухоносная (аэренхима) из стебля камыша озерного

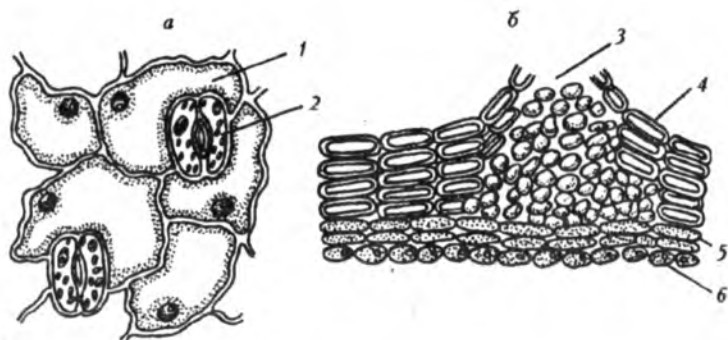


Рис. 8.2. Строение кожицы (а) и перидермы (б):
 1 — клетки кожицы; 2 — устьица; 3 — чечевичка; 4 — пробка;
 5 — пробковый камбий; 6 — пробковая кожа

расположены рыхло, так как между ними имеются крупные межклетники, по которым циркулируют газообразные вещества, поступающие из атмосферы и образующиеся в растении.

Покровные ткани находятся на поверхности всех органов растений. Они выполняют главным образом защитную функцию — предохраняют растения от перегрева и переохлаждения, излишних испарения воды и сухости воздуха, болезнетворных организмов и т.д. Покровная ткань может быть простой и сложной.

Молодые корни, стебли травянистых растений, листья покрыты простой однослойной покровной тканью — кожей (эпидермой, эпидермисом). Клетки кожицы тонкостенные, изодиаметричные или вытянутые, с более или менее извилистыми стенками, плотно прилегают одна к другой, не содержат хлоропластов. Очень часто эпидермис покрыт восковым налетом или волосками, что является дополнительным защитным приспособлением. В листьях и зеленых стеблях между клетками кожицы разбросаны устьица, которые открываются и закрываются автоматически и регулируют водный и воздушный режим растения (рис. 8.2, а). Активная работа устьиц связана с процессом фотосинтеза.

У деревьев и кустарников на стебле, а также на корнях со временем кожа заменяется более прочными и сложно устроенными покровными тканями.

К осени стебли кустарников и веточки деревьев начинают буреть. Это свидетельствует о том, что кожа заменяется вторичной, многослойной покровной тканью — перидермой, в которой защитную функцию выполняет пробка

(рис. 8.2, б). Клетки пробки имеют таблитчатую форму и расположены друг над другом правильными рядами. Оболочки клеток постепенно пропитываются суберином, и клетки опробковевают. Через опробковевшую оболочку не могут поступать ни питательные вещества, ни воздух, поэтому содержимое клетки отмирает и она заполняется воздухом. Связь растения с внешней средой осуществляется через особые прорывы в покровной ткани — чечевички, через которые газообразные вещества свободно проникают в растение и таким же образом выводятся наружу.

На старых ветках и стволах деревьев по мере их старения образуется еще более сложная покровная ткань — корка. Она возникает благодаря тому, что вторичная покровная ткань у древесных растений каждый год образуется все дальше от поверхности среди живой паренхимной ткани. Как только участки паренхимы оказываются между двумя слоями пробки, они отмирают. Таким образом, корка — тоже мертвая покровная ткань, но более плотная и толстая. Так как ствол дерева ежегодно нарастает в толщину, а мертвые клетки растягиваться не могут, корка на поверхности лопается и отделяется кусками. Поверхность дерева становится корявой, шероховатой.

На старых корнях образуются только вторичные покровные ткани, корки на них, как правило, не бывает.

Механические ткани придают прочность различным частям растения. В стебле механические ткани находятся главным образом на периферии, а также входят в состав проводящих пучков. В листьях они хорошо развиты в черешках. Форма, строение, физиологическое состояние клеток, образующих механические ткани, различны. В черешках листьев и молодых стеблях возникает живая механическая ткань (колленхима) (рис. 8.3, а). Ее клетки благодаря неравномерному отложению пектиновых веществ имеют неравномерно утолщенные оболочки. Пектиновые вещества способны легко поглощать воду из окружающих клетки межклетных пространств и отдавать ее. Благодаря этому поддерживается тургорное состояние листа, черешка и других частей растения и осуществляется их ориентация в пространстве (листья у многих растений, соцветия могут поворачиваться вслед за солнцем). Эта ткань не препятствует растяжению клеток, а следовательно, и росту органа. В листе она сохраняется до конца его жизни.

В стебле по мере его старения живая механическая ткань



Рис. 8.3. Механические ткани:

а — уголковая колленхима из черешка бегонии; б — склеренхима из стебля ржи; в — каменные клетки из плода груши

заменяется мертвой (склеренхимой). Ее клетки имеют равномерно утолщенные одревесневшие или недревесневшие оболочки (рис. 8.3, б). Длинные механические клетки называются волокнами, округлые клетки с очень толстыми оболочками — каменистыми. Волокна располагаются чаще всего в стеблях, много их в стеблях льна, конопли, липы, канатника. Волокна многих растений используются в текстильной промышленности. Каменистые клетки располагаются группами в незрелых плодах груши или поодиночке в листьях фикуса, чайного куста, камелии (рис. 8.3, в).

Чем сильнее развита механическая ткань в стебле, тем более мощную надземную массу может формировать растение.

Проводящие ткани служат для передвижения воды с растворенными в ней минеральными веществами от корней к листьям и другим частям растения, а также для доставки к ним органических веществ, которые синтезировались в органах, содержащих хлорофиллоносную ткань.

В растениях различают два вида проводящей ткани — ксилему (древесину) и флоэму (луб). *Ксилема* — это водопроводящая система растения. Она представляет собой сложную ткань, в состав которой входят специализированные элементы, проводящие воду, — трахеиды и трахеи (сосуды) (рис 8.4, а), а также клетки паренхимных и механических тканей. Трахеиды — узкие, мертвые клетки с заостренными концами и одревесневшими оболочками. Одревеснение оболочек происходило постепенно и способствовало укреплению стенок водопроводящих элементов, а следовательно, помогало создать непрерывный водоток. У примитивных организмов на тонкостен-

ных оболочках сначала появились кольчатые и спиральные утолщения и возникли кольчатые и спиральные трахеиды. В процессе эволюции одревеснение распространилось почти на всю оболочку, но в ней остались тонкостенные участки (поры), расположенные в определенном порядке и имеющие округлую или продолговатую форму. Так образовались разные типы трахеид. Трахеиды входят в состав водопроводящей системы папоротников, плаунов, хвощей, голосеменных. Образуются они и у примитивных покрытосеменных (кувшинковые), но у большинства покрытосеменных растений передвижение воды происходит по трахеям. Трахеи — тоже мертвые элементы проводящей ткани. Они состоят из коротких широких клеток (члеников сосудов), которые расположены одна над другой. У этих клеток исчезли поперечные перегородки, а боковые стенки постепенно одревеснели. Как и трахеиды, трахеи бывают кольчатыми, спиральными, лестничными, пористыми (рис. 8.4, *a*). Они проходят через

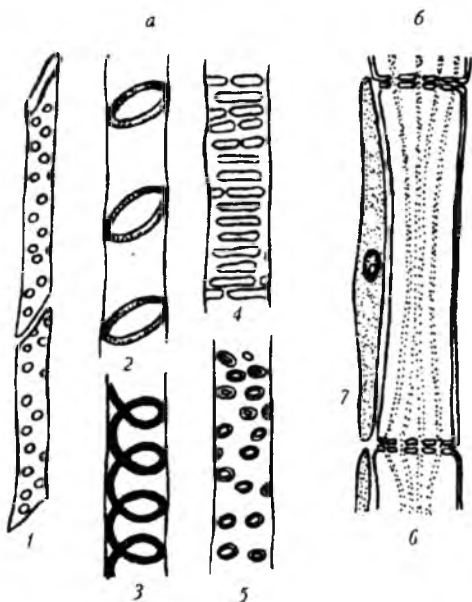


Рис. 8.4. Элементы ксилемы (*a*) и флоэмы (*b*):

- 1 — пористые трахеиды; 2 — 5 — кольчатая, спиральная, лестничная и пористая трахеи соответственно; 6 — ситовидная трубка; 7 — клетка-спутница

все тело растения, длина их фактически равна длине растения. Трахеи значительно шире трахеид, поэтому вода, не встречая на своем пути преград в виде поперечных перегородок, передвигается по ним очень быстро.

Флоэма — это ткань, по которой происходит отток ассимилятов. Как и ксилема, она является сложной тканью, в ее состав входят ситовидные трубки с клетками-спутницами (рис. 8.4, б), а также паренхимные и механические ткани. Ситовидные трубки образованы живыми клетками, в которых нет ядра, цитоплазма расположена в центральной части и тяжи ее через сквозные отверстия в поперечных перегородках (ситовидные пластинки) проходят в соседние клетки. Благодаря этому клетки сообщаются друг с другом. Ситовидные трубки, как и сосуды, проходят по всей длине растения. Клетки-спутницы прилегают к ситовидным трубкам. Они имеют типичное для растительных клеток строение и, очевидно, играют каталитическую роль, помогая передвижению органических веществ.

Ситовидные трубки у древесных растений функционируют 1 — 3 года. Потом они могут выполнять запасную функцию или разрушаются. Взамен их образуются новые элементы флоэмы.

Ксилема и флоэма обычно находятся во взаимодействии друг с другом и образуют пучки, которые можно видеть невооруженным глазом в листьях в виде жилок. Пучки расположены также в центральной части стебля и корня. Кроме проводящих элементов в пучках есть и элементы основных и механических тканей.

8.2. Органы растений

Ткани находятся во взаимодействии друг с другом и образуют органы растений. Орган — это часть тела растения, состоящая из различных тканей, имеющая определенное внешнее и внутреннее строение и выполняющая определенные функции.

Тело высших растений дифференцировано на вегетативные и репродуктивные органы.

Вегетативными называются органы, которые поддерживают индивидуальную жизнь растения, т.е. всасывают и доставляют ему воду и минеральные вещества, синтезируют органические соединения, выводят из организма продукты

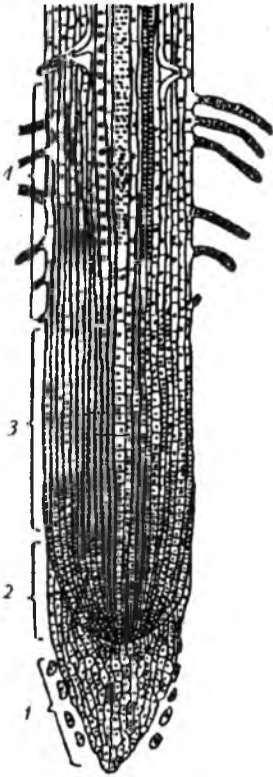


Рис. 8.5. Строение кончика
корня:

- 1 — корневой чехлик; 2,3 — зоны
деления и роста соответственно;
4 — зона корневых волосков, или
всасывания

жизнедеятельности. К вегетативным органам относятся корень, стебель и лист.

Репродуктивные органы выполняют функцию размножения.

Корень. Это осевой орган растения, выполняющий три основные функции: механическую (укрепляет растение в субстрате), всасывающую (поглощает из почвы воду и растворенные в ней минеральные вещества) и выделительную (выводит из организма некоторые органические кислоты, CO_2 и другие вещества). Кроме того, корень может служить местом отложения запасных питательных веществ и выполнять запасную функцию. У некоторых растений (бодяк полевой, мак восточный) на корнях могут возникать

придаточные почки, благодаря чему корень выполняет роль органа вегетативного размножения.

При прорастании семени из зародышевого корешка образуется главный корень (рис. 8.5). На верхушке корня находится образовательная ткань, формирующая *зону деления*. Клетки здесь интенсивно делятся путем митоза, за счет чего и происходит рост корня в длину. Для корня характерен только верхушечный рост. Кончик корня покрыт корневым чехликом, который также возникает из образовательной ткани. Клетки его плотно прилегают друг к другу и наподобие наперстка охватывают верхушку. Корневой чехлик предохраняет верхушку корня от повреждения. Наружные клетки корневого чехлика слушиваются, ослизняются и склеивают частички почвы. Таким образом вокруг растущей части корня образуется канал, по которому корень легко продвигается в почве.

За зоной деления располагается *зона роста*. В этой зоне разделившиеся клетки меристематической ткани растут до определенного предела и начинают превращаться в клетки постоянных тканей: основной, проводящих, механической. Снаружи корень покрыт кожицей, которая выполняет защитную функцию.

За зоной роста расположена *зона всасывания* (*зона корневых волосков*). В этой зоне происходит поглощение воды и минеральных веществ и отсюда начинается их перемещение по корню. В связи с тем, что в зоне всасывания кожица выполняет и функцию поглощения, часть ее клеток изменяется. Наружная часть оболочки таких клеток вытягивается перпендикулярно поверхности корня, в этот вырост переходят цитопlasма и ядро клетки и формируется корневой волосок. Длина корневых волосков у разных растений различна и колеблется от 1 до 8 мм. Оболочка корневого волоска тонкая, состоит из целлюлозы и пектиновых веществ, обладает свойством полупроницаемости. Так как на 1 мм² корня насчитывается 200 — 300 корневых волосков, всасывающая поверхность его сильно увеличивается.

Поступление почвенного раствора в корень происходит преимущественно через корневые волоски. Волосок активно воздействует на содержимое почвы, выделяя различные вещества, облегчающие избирательное поглощение ионов из почвы. Так как концентрация минеральных веществ в клеточном соке выше, чем в почвенном растворе, вода с растворенными в ней минеральными солями в виде ионов поступает в корневые волоски. Поглощение почвенных растворов происходит активно и требует большого количества энергии. Энергия эта освобождается в результате дыхания клеток корня, особенно кожицы. Электронно-микроскопическое изучение показало, что клетки кожицы содержат огромное количество рибосом и митохондрий, что характерно для клеток с высоким уровнем обмена веществ.

Корневые волоски недолговечны. Через 10 — 20 дней они начинают отмирать в более старой части корня, а вблизи верхушки образуются новые. Участок корня, на котором исчезли корневые волоски, постепенно покрывается пробкой и теряет всасывающую способность.

За зоной всасывания находится *зона проведения*. В центральной ее части расположены проводящие ткани. Поскольку в зоне проведения поверхность корня покрыта

пробкой, испарение и потеря воды, поглощенной в зоне всасывания, практически исключается. Передвижение воды с растворенными в ней минеральными веществами от корня ко всем частям растения происходит по трахеидам и трахеям благодаря наличию корневого давления, которое нагнетает воду в корень, и сосущей силы, возникающей при испарении воды с поверхности листьев. Скорость передвижения воды в растении зависит не только от свойств самого растения, но и от температуры и влажности воздуха, освещенности, физико-химических свойств почвы. Скорость передвижения воды может составлять от 1 до 40 см/ч и более.

В зоне проведения происходит также ветвление главного корня, что приводит к образованию боковых корней. Боковые корни в свою очередь могут ветвиться и давать более мелкие боковые корни. Все зоны корня по мере его роста в длину постепенно смещаются и меняют свое положение в пространстве.

У растений корни могут формироваться также от основания и других частей стебля, а в условиях эксперимента их можно получить практически на любых частях растения. Такие корни называют придаточными.

Совокупность всех корней растения составляет *корневую систему*. Корневая система может быть стержневой и мочковатой. В стержневой корневой системе главный корень хорошо выражен, отличается от других по толщине и направлению роста. В мочковатой корневой системе главного корня нет вообще (рожь, пшеница) или он не выделяется среди придаточных корней (кукуруза, просо). Стержневая корневая система развивается обычно у двудольных растений, но может встречаться и у однодольных (пальмы). Мочковатая корневая система характерна для большинства однодольных, но может встречаться и у двудольных (лютик, подорожник). Чем мощнее корневая система, тем больший объем в почве занимает растение, тем больше питательных веществ поступает в него из почвы. С помощью особого агротехнического приема — окучивания — можно добиться интенсивного образования придаточных корней. Это используется в практике сельского хозяйства при выращивании картофеля, капусты, томатов.

У некоторых растений корни способны накапливать запасные питательные вещества. Такие корни сильно разрастаются и видоизменяются. Наиболее известным

видоизменением корня являются корнеплоды. При образовании корнеплода (репа, морковь, редька, свекла) утолщается не только корень, но и часть стебля, на верхушке которого развиваются листья. Корнеплоды формируются у двулетних растений: в первый год жизни у них образуются только вегетативные органы, а на второй — запасные питательные вещества, накопленные в корнеплодах и используемые на формирование цветочного побега, и наряду с развитием вегетативных органов образуются и репродуктивные органы. К осени появляются плоды и семена и растение отмирает. Запасную функцию могут выполнять также боковые и придаточные корни. Они разрастаются в корневые шишки (георгин, любка, пальчатокоренник, ятрышник, чистяк), или корневые клубни.

С возрастом растения меняется не только внешнее, но и внутреннее строение корня. Оно становится более сложным, что связано с выполнением сложных физиологических функций.

Минеральное питание растений. Все вещества, необходимые для роста и развития, растения получают из почвы. Она обладает определенными свойствами (структура, наличие влаги, минеральные и органические вещества, содержит воздух, почвенные микроорганизмы и т.д.), что обеспечивает ее плодородие. Плодородие почвы во многом определяет урожайность сельскохозяйственных культур. Органические вещества являются наиболее важными из всех компонентов почвы. Все растения, животные, микроорганизмы после отмирания попадают в почву, где под действием живых микроорганизмов подвергаются сложной биохимической переработке, конечным результатом которой является образование относительно стойких и сложных комплексов соединений — перегноя, или гумуса. В процессе дальнейшего разложения гумуса образуются минеральные соли, которые в виде водных растворов служат питанием для растений.

Среди элементов минерального питания особенно важную роль играют азот, фосфор, калий, используемые растениями в больших количествах и обеспечивающие его нормальный рост и развитие. Кроме того, растению необходимы сера, кальций, магний, а также ряд микроэлементов (железо, медь, бор, кобальт и др.), отсутствие которых приводит к нарушению обмена веществ.

Так как ежегодно растения выносят из почвы питатель-

ные вещества, почва постепенно истощается, что снижает урожайность сельскохозяйственных культур. Чтобы этого не происходило, в почву следует периодически вносить органические и минеральные удобрения. Удобрение почвы — один из важнейших путей повышения продуктивности сельскохозяйственных растений и эффективный способ регуляции их минерального питания. Применяя удобрения, человек активно вмешивается в круговорот веществ в природе, создает положительный баланс питательных веществ в почве.

Органические удобрения (навоз, торф, компост, сапропель и др.) содержат питательные вещества в форме органических соединений растительного и животного происхождения. Их вносят в почву заблаговременно, обычно осенью, так как они разлагаются медленно и длительное время могут обеспечивать растение элементами минерального питания. Органические удобрения являются полными, они содержат как макро-, так и микроэлементы. Кроме того, они улучшают физические свойства почвы: повышают ее структурированность, увеличивают водопроницаемость, водоудерживающую способность, улучшают аэрацию, тепловой режим, активизируют деятельность населяющих почву бактерий и других микроорганизмов.

Минеральные удобрения чаще всего содержат один или два элемента питания, реже больше, т.е. они бывают простыми и комплексными. Минеральные удобрения легче и быстрее, чем органические, разлагаются в почве. В зависимости от свойств минеральных удобрений их вносят осенью или весной одновременно с посевом семян как основное удобрение или в определенные периоды роста и развития растений в виде подкормки.

В разные периоды развития растения испытывают потребность в различных элементах минерального питания. Весной в период интенсивного роста растению особенно необходим азот, поэтому в почву вносятся азотные удобрения (аммиачная селитра, сульфат аммония, мочевины и др.). К моменту бутонизации и цветения возрастает потребность в фосфоре и калии. В это время рекомендуется вносить фосфорные (суперфосфат, двойной суперфосфат, преципитат) и калийные (хлорид калия, сульфат калия, калимагнезия) удобрения. На образование семян и плодов особенно благоприятно влияет калий.

Дозы внесения органических и минеральных удобрений

зависят от содержания питательных веществ в почве и индивидуальных потребностей растения. Излишнее количество удобрений в почве так же вредно, как и недостаток. Нерациональное применение удобрений наносит серьезный вред не только растениям, но и почве, и в конечном счете может привести к потере плодородия. Избыточно внесенные удобрения накапливаются в сельскохозяйственной продукции и оказывают вредное воздействие на организм человека.

Кроме органических и минеральных используются и бактериальные удобрения (нитрагин, азотобактерин, фосфобактерин) — препараты, содержащие полезные для сельскохозяйственных растений почвенные микроорганизмы. При внесении в почву бактериальных удобрений усиливаются биохимические процессы, протекающие в почве, улучшается корневое питание растений.

Стебель. Это осевой вегетативный орган, выполняющий опорную (поддерживает боковые ветви и листья) и проводящую функции. Стебель является связующим звеном между корнями и листьями. Кроме основных стебель может выполнять дополнительные функции: он может служить местом отложения запасных питательных веществ (капуста кольраби), воды (кактусы), выполнять функции размножения, защиты растений от поедания животными (колючки боярышника, дикой груши), принимать участие в процессе фотосинтеза.

Стебли растений характеризуются большим разнообразием по форме поперечного сечения, размерам, характеру и направлению роста. По поперечному сечению стебель может быть округлым (такие стебли присущи большинству растений), четырехгранным (пустырник, чистец), трехгранным (осоки), многогранным (тыква, эхинокактус), плоским (мятлик сплюснутый, опунция).

Размеры стеблей варьируют в широких пределах — от нескольких сантиметров (одуванчик, подорожник) до 300 метров (ротанговая пальма).

По характеру и направлению роста стебли бывают прямостоячие (береза, пастушья сумка, рожь), приподнимающиеся (клевер луговой), вьющиеся (хмель, фасоль огненно-красная), цепляющиеся (горох, вика, душистый горошек), лазающие (виноград девичий, плющ обыкновенный), ползучие (земляника, лапчатка гусиная) и стелющиеся (клюква, ястребинка волосистая). Цепляющиеся растения прикрепляются к опоре при помощи усиков, лазающие —

при помощи корней-присосок. Ползучие и стелющиеся стебли распростерты по субстрату, но ползучие всегда укореняются в местах соприкосновения растения с почвой, где у них образуются придаточные корни.

Стебель, как и корень, растет в длину за счет меристематической ткани, которая расположена на его верхушке в так называемом конусе нарастания стебля.

Участок стебля с расположенными на нем листьями и почками, формирующийся в течение одного вегетативного периода, называется годичным побегом. Надземная часть растения состоит из системы побегов. Побег развивается из почки.

Почка — это неразвившийся побег (рис. 8.6). Центральную часть в почке занимает зачаточный стебель, заканчивающийся конусом нарастания. На стебле в определенном порядке расположены зачаточные листья. Снаружи почка одета почечными чешуями. Почечные чешуи представляют задержанные в своем развитии листья и выполняют защитную функцию. Для этого у почечных чешуй вырабатывается ряд защитных приспособлений: формируется пробковый слой, образуется густое опушение, выделяются смолистые вещества на поверхности чешуй. Почечные чешуи предохраняют зачаточные листья и конус нарастания стебля от низких температур, а ранней весной и от губительных палящих лучей солнца.

Весной почки пробуждаются, меристематические клетки начинают делиться, стебель трогаются в рост, вытягивается в

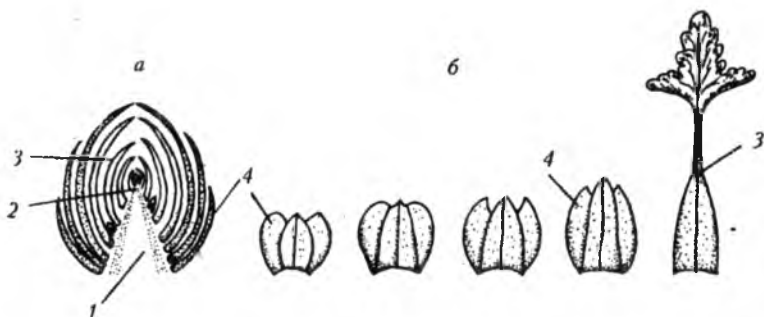


Рис. 8.6. Продольный разрез почки (а) и переход от почечных чешуй к листьям (б):

1 — зачаточный стебель; 2 — конус нарастания стебля;
3 — зачаточные листья; 4 — почечные чешуи

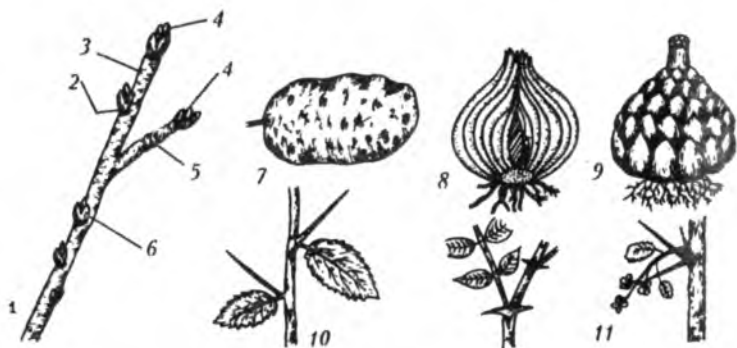


Рис. 8.7. Строение побега (а) и его видоизменения (б):
 1 — удлиненный побег; 2 — стеблевой узел; 3 — междоузлие; 4 — верхушечная почка; 5 — укороченный побег; 6 — пазушная почка;
 7 — клубень картофеля; 8,9 — луковицы лука и лилии; 10,11 — почки стеблевого и листового происхождения соответственно

длину, листья разрастаются и формируется побег (рис. 8.7). Место прикрепления листа к стеблю называется узлом, а участок между двумя соседними узлами — междоузлием. Верхний угол между стеблем и листом — листовая пазуха.

По строению различают почки вегетативные (иногда их называют листовыми) и цветочные. В вегетативной почке под почечными чешуями расположены зачаточные листья и стебель. В цветочных почках кроме стебля и листьев имеются зачатки цветков и соцветий. Цветочные и вегетативные почки можно различить не только по внутреннему строению, но по внешнему виду. Цветочные почки на верхушке округленные, крупные, толстые; вегетативные — заостренные, вытянутые, мельче цветочных.

В зависимости от расположения на стебле различают верхушечные, боковые и пазушные почки. Верхушечные почки формируются к концу вегетационного периода на верхушке побега. За счет их развития ежегодно происходит нарастание стебля в длину. Боковые почки закладываются в течение вегетационного периода в пазухах листьев, развиваясь, они формируют боковые побеги. Иначе говоря, благодаря развитию боковых почек происходит ветвление стебля и формируется надземная часть растения. Усилить процесс образования боковых ветвей и целенаправленно формировать крону деревьев можно путем обрезки верхушки стебля. Имен-

но с этой целью в садах и парках производится ежегодно весенняя подрезка деревьев и кустарников. Подстригают и некоторые травянистые декоративные растения.

Стебель имеет более сложное анатомическое строение, чем корень. Это связано не только с некоторыми функциональными различиями, но и особенностями расположения этих органов в пространстве. Стебель в большей степени, чем находящийся в почве корень, подвергается резким колебаниям температуры, влажности воздуха, действию ветра и других факторов, что привело к совершенствованию его внешнего и внутреннего строения. Особенно сложно устроены стебли древесных растений. Они ежегодно нарастают не только в длину, но и в толщину. Нарастание стебля в толщину обеспечивается вторичной образовательной тканью — камбием. Камбий расположен в стебле в виде кольца и обеспечивает определенное постоянство в расположении и составе откладываемых им элементов разных тканей.

На спиле ствола различных деревьев (липы, ели, сосны) невооруженным глазом видны четко различимые и по-разному выраженные зоны. Если рассмотреть под микроскопом поперечный срез ветки липы, можно увидеть особенности внутреннего строения (рис. 8.8). В центре находится небольшая светлая зона — это *сердцевина*. Она состоит из живых паренхимных клеток, в которых накапливаются запасные питательные вещества и продукты жизнедеятельности липы (слизи). Клетки сердцевины различаются по размерам, ее периферическая часть состоит из более мелких и толстостенных клеток.

Снаружи от сердцевины расположена *древесина* — сложная ткань, в состав которой входят водопроводящие элементы (трахеи), механическая ткань, паренхима.

По сосудам древесины вода с растворенными в ней минеральными веществами передвигается от корней к листьям (восходящий ток). Кроме того, толстостенные сосуды выполняют и механическую функцию. В древесине имеются и специализированные механические ткани — древесные волокна, которые играют важную роль в придании стволу механической прочности, а также основная ткань — паренхима, которая выполняет запасную функцию. Клетки древесины образуются камбием. Если внимательно присмотреться, то можно увидеть, что от сердцевины через древесину по радиусам проходят тонкие полоски паренхимной ткани. Это так называемые сердцевинные лучи. По ним

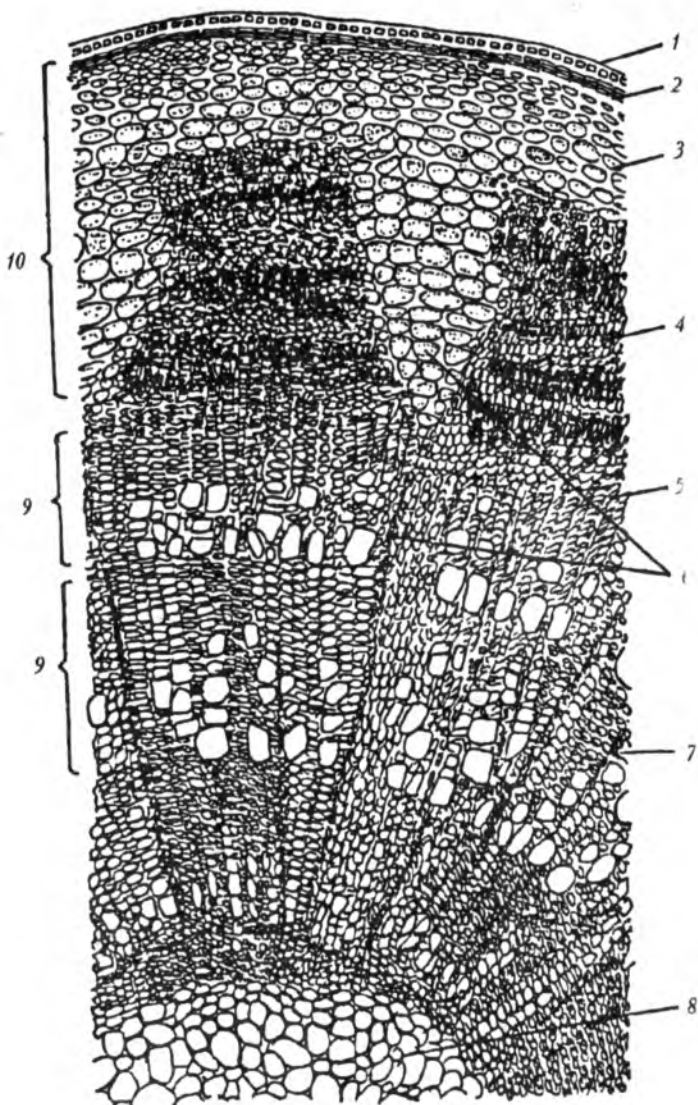


Рис. 8.8. Внутреннее строение ветки липы:
 1 — кожа; 2 — перидерма; 3 — паренхима первичной коры;
 4 — луб; 5 — камбий; 6 — первичный сердцевинный луч; 7 — древеси-
 на; 8 — сердцевина; 9 — годичный прирост; 10 — вторичная кора

происходит передвижение веществ в горизонтальной плоскости к боковым частям стебля.

Кроме сердцевинных лучей в древесине видны разной ширины годовичные кольца, или кольца прироста. Каждое такое кольцо образуется за счет работы камбия в течение одного вегетационного периода. Границы между кольцами разных лет хорошо видны в силу определенных закономерностей в работе камбия. Весной камбий в большом количестве образует сосуды и крупные клетки основной ткани — 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 она вновь возобновляется. И так из года в год. По числу годовичных колец можно определить возраст деревьев, а по ширине их можно судить о погодных условиях в различные годы.

За древесиной расположен камбий. Он представлен несколькими слоями таблитчатых клеток, которые сохраняют способность к делению в течение всей жизни растения.

Снаружи от камбия расположена сложная ткань — вторичная кора. Самая внутренняя часть коры — луб — образуется камбием. Луб состоит из ситовидных трубок, по которым передвигаются органические вещества, синтезированные в листьях, ко всем частям растения. В лубе имеются клетки-спутницы, лубяные волокна, выполняющие механическую функцию, а также лубяная паренхима, играющая роль запасующей ткани. В лубе сердцевинные лучи расширяются наподобие воронки и соединяются с паренхимными клетками первичной коры. Луб, как и древесина, образуется камбием, однако в лубе годовичных колец не видно. К лубу примыкает запасующая паренхима, за которой следует вторичная покровная ткань перидерма. Наружный слой перидермы — пробка — надежно выполняет защитную функцию. На третий — пятый год у большинства древесных растений на поверхности стебля начинает формироваться третичная покровная ткань — корка.

У некоторых растений под влиянием условий существования типичные функции листа и стебля начинают утрачиваться, в результате чего происходит видоизменение не только этих органов, но и всего побега. Видоизменяться могут как надземные, так и подземные побеги. Корневища, клубни, луковичы — примеры видоизменения подземных частей побега (см. рис. 8.7, б). Несмотря на своеобразное

строение корневища, луковицы и клубни имеют некоторые сходные черты строения: видоизмененные листья, узлы, междоузлия, верхушечные и боковые почки.

Корневище — наиболее широко распространенное видоизменение побега. Внешне оно похоже на корень, однако в отличие от него чаще всего в почве расположено горизонтально. На корневище нет корневого чехлика, но на верхушке обязательно развивается верхушечная почка, а в пазухах пленчатых чешуй находятся пазушные почки. Внутреннее строение корневища точно такое же, как и строение типичного стебля. Из почек корневища ежегодно развиваются надземные побеги, которые осенью отмирают, а корневища остаются в почве и таким образом служат растению для перенесения неблагоприятных условий. Старые части корневища постепенно отмирают, в результате чего со временем из одного растения с разветвленным корневищем развивается несколько дочерних.

Таким образом корневище выполняет также и функцию вегетативного размножения. У некоторых растений корневища быстро разрастаются и занимают большую площадь, что позволяет использовать их для закрепления песков. Именно такое применение нашел длиннокорневищный злак колосняк, у которого корневища в длину достигают нескольких метров. В то же время многие корневищные растения (пырей) являются злостными сорняками, бороться с которыми чрезвычайно трудно. Корневища могут быть сухими и сочными. У сочных корневищ стеблевая часть сильно разрастается, в них накапливается большое количество запасных питательных веществ, поэтому в вареном или печеном виде их можно использовать в пищу (кувшинка). У многих растений в корневищах накапливаются вещества, которые используют в качестве лекарственных (ландыш, купена, аир).

Клубень — это видоизмененный подземный побег, который возникает как утолщение на безлистном подземном побеге — stolone, отходящем от основания типичных надземных побегов. Место прикрепления клубня к stolону представляет собой основание клубня. В этой части почек почти нет. Противоположный участок клубня — верхушка — несет верхушечную почку (или несколько почек) — глазок. Кроме верхушечной на клубне развиваются боковые почки, называемые также глазками. В основании каждой почки находится бровка — место прикрепления редуцированного листа, небольшой пленочки, которую можно обнаружить у свежерытого картофеля. То есть бровка соответствует листовому

рубцу и, следовательно, находится на стеблевом узле. Вогнутой стороной бровка обращена к верхушке клубня. У картофеля почки расположены в углублениях. Расстояние между двумя соседними почками (глазками) — это междоузлие. Таким образом, на клубне картофеля можно выявить элементы, характерные для типичного побега. Так как основная функция клубня — запасающая, в нем сильно развита запасающая паренхима. Кроме того, клубни выполняют функцию вегетативного размножения. Клубнями размножаются как дикорастущие виды картофеля, так и его культурные сорта.

Клубни картофеля широко применяются как пищевой и кормовой продукт, а также как сырье для крахмало-паточной и спиртовой промышленности.

Луковицы — это видоизменения побега, в котором запасающую функцию выполняют листья. В связи с этим листья сильно разрастаются и формируют основную часть луковицы. Стебель становится уплощенным, но, как и на типичном побеге, на нем расположены видоизмененные листья и почки. Снаружи луковица у многих растений покрыта сухими чешуями, которые выполняют защитную функцию. По строению луковицы разнообразны. У тюльпанов тело луковицы образовано 3 — 4 замкнутыми сочными чешуями, у лука репчатого таких чешуй много, они расположены концентрическими кругами, у лилий — черепитчато, т.е. свободные треугольные чешуи накладываются друг на друга. Луковицы могут возникать как видоизменения не только подземных побегов, но и надземных. У некоторых лилий маленькие луковицы (их называют бульбочками) развиваются в пазухах листа, а у некоторых видов лука — в соцветиях. Луковицы формируются у многих многолетних растений из семейств лилейных и амариллисовых и выполняют функцию вегетативного размножения, а также способствуют перенесению неблагоприятных условий. У многих дикорастущих луковичных в жаркий период, когда надземная часть отмирает, формируются особые вытягивающие корни, которые заглубляют луковицу, что предохраняет ее от высыхания. Луковицы многих растений (лука, чеснока) используют в пищу, а также применяют в лекарственных целях.

Лист. Этот орган относится к боковым вегетативным органам. В процессе эволюции он появился как результат приспособления растений к условиям жизни на суше. Лист — основной фотосинтезирующий орган растения. Кроме функции фотосинтеза лист выполняет еще две важные функции: транспирации (испарение воды растением) и газообмена (доставка к тканям и выведение из них углекис-

лого газа и кислорода). Таким образом лист связывает все растение с окружающей средой.

Кроме основных функций листья могут выполнять целый ряд дополнительных. Выполнение дополнительных функций обусловлено условиями существования растений и приводит в конечном счете к видоизменению листа. Строение видоизмененного листа зависит от выполняемой функции. У насекомоядных растений (росянка, пузырчатка, венерина мухоловка) листья превратились в особые ловчие аппараты, способные выделять пищеварительные ферменты типа пепсина. Весь лист или часть листа может превращаться в усики (горох, чина), такой лист выполняет опорную функцию. При выполнении защитной функции весь лист (барбарис), или прилистники (белая акация), или окончания жилок (бодяк, чертополох) превращаются в колючки.

Листья образуются на стебле в результате деятельности верхушечных меристем стебля. Все части листа закладываются уже в почке. В типичном случае лист состоит из листовой пластинки, черешка, прилистников и основания листа (рис. 8.9, а).

Самой важной частью листа является *листовая пластинка*. Внешнее строение листовой пластинки поражает разнообразием.

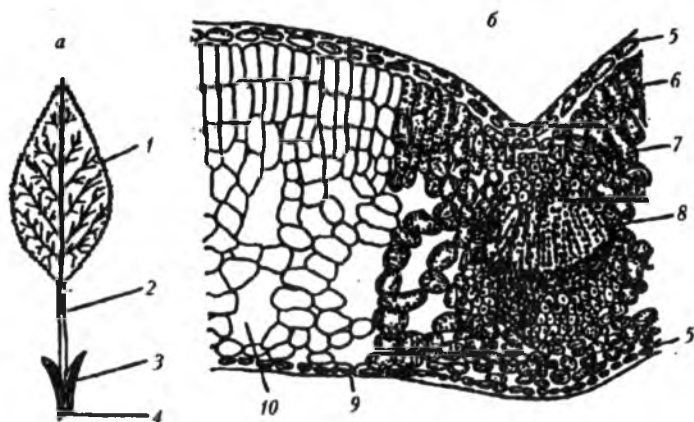


Рис. 8.9. Внешнее (а) и внутреннее (б) строение листа: 1 — листовая пластинка; 2 — черешок; 3 — прилистники; 4 — основание листа; 5 — кожица; 6, 7 — столбчатая и губчатая ткани соответственно; 8 — проводящий пучок; 9 — устьице; 10 — межклетник

разием формы и размеров. При описании формы листовой пластинки учитываются строение ее верхушки и основания, соотношение ее длины и ширины. Листовые пластинки могут быть линейными (длина более чем в 5 раз превышает ширину), округлыми (длина почти равна ширине), яйцевидными (основание листовой пластинки шире ее верхушки), почковидными (ширина листовой пластинки превышает длину, верхушка закругленная, основание с выемкой) и т.д.

Снаружи листовая пластинка одета *кожицей* (*эпидермисом*). В клетках кожицы нет хлоропластов, поэтому они беспрепятственно пропускают свет к основным тканям листа. Клетки кожицы плотно прилегают друг к другу и надежно защищают внутренние ткани листа. Сверху кожица может быть покрыта слоем воска или воскоподобного вещества — кутина, которые также несут защитную функцию. Они препятствуют проникновению в листья болезнетворных микроорганизмов, защищают лист от перегрева и излишнего испарения воды. Эту же роль выполняют и волоски, которые являются выростами клеток кожицы. У листьев, расположенных горизонтально, кожица верхней и нижней сторон несколько отличается по строению. Среди клеток покровной ткани на нижней стороне листовой пластинки расположены устьица.

Устьице — это особый аппарат, обеспечивающий регуляцию газообмена и испарения воды (см. рис. 8.2, *а*). Каждое устьице состоит из двух клеток бобовидной формы, так называемых замыкающих клеток устьица. Между клетками находится щелевидное отверстие — устьичная щель. Оболочка замыкающих клеток утолщена неравномерно. Со стороны устьичной щели оболочки толстые, на противоположной стороне — тонкие. Такое строение оболочки позволяет замыкающим клеткам менять форму, что способствует открыванию и закрыванию устьичной щели. В замыкающих клетках устьиц содержатся хлоропласты, благодаря чему они принимают участие в процессе фотосинтеза. Сложные биохимические процессы, сопровождающие процесс фотосинтеза, обеспечивают активную работу устьиц. У листьев, расположенных вертикально, устьица образуются на обеих сторонах листовой пластинки (рожь, пшеница, гладиолус). У водных растений с плавающими листьями они располагаются только на верхней стороне (кувшинка).

Под кожицей находится хлорофиллоносная *паренхима* (*хлоренхима*). Эта ткань образует мякоть листа. Здесь происходит процесс фотосинтеза. Под верхним эпидерми-

сом расположена *столбчатая хлоренхима* (рис. 8.9, б). Клетки ее вытянуты в длину, плотно прилегают друг к другу, в них много хлоропластов. Обычно хлоропласты ориентированы таким образом, чтобы максимально использовать энергию солнечного света. Слой столбчатой ткани оптимально освещается, и в нем интенсивно идет процесс фотосинтеза.

Под столбчатой хлоренхимой находится *губчатая хлоренхима*, клетки которой имеют округлую или продолговатую форму, содержат меньше хлоропластов и расположены рыхло, так как между

клетками развиваются крупные межклетники, заполненные воздухом. Губчатая ткань прилегает к нижнему эпидермису. Процесс фотосинтеза в губчатой ткани не так интенсивен, как в столбчатой, но зато здесь активно идут процессы транспирации и газообмена. Вода в газообразном состоянии, кислород и углекислый газ, образующиеся при фотосинтезе и дыхании, собираются в межклетниках, а из них через устьица выделяются наружу. Таким образом, оба вида ассимиляционной ткани связаны между собой в единую сложную систему.

В центре листа находится крупный проводящий пучок, а сбоку более мелкие пучки. В нижней части пучка находятся ситовидные клетки и клетки-спутницы. Сверху к ним прилегают элементы водопроводящей ткани — трахеиды и сосуды (трахеи). Проводящий пучок листа содержит также механическую ткань, которая расположена или в виде замкнутого кольца, или отдельными участками сверху и снизу. Механическая ткань укрепляет проводящие пучки и придает листу механическую прочность. На поверхности листа проводящие пучки хорошо вырисовываются в виде жилок. Характер расположения жилок в листе (жилкование) — важный систематический признак (рис. 8.10)



Рис. 8.10. Типы жилкования листа:

- 1 — перистое; 2 — параллельное;
- 3 — дуговидное; 4 — пальчатое;
- 5 — дихотомическое

Различают четыре основных типа жилкования: перистое, пальчатое, дуговидное (дугонервное) и параллельное (параллельнонервное). При перистом жилковании в листе развивается одна главная жилка, от которой по обе стороны формируются более мелкие жилки второго порядка (дуб, ива, тополь). Если в листе имеется несколько равноценных жилок, которые от основания листовой пластинки расходятся как растопыренные пальцы руки, жилкование называется пальчатым (клен). У листьев с перистым и пальчатым жилкованием жилки второго порядка в свою очередь могут ветвиться, соединяться друг с другом в единую сложно устроенную проводящую сеть. Такие типы жилкования называются перисто-сетчатыми и пальчато-сетчатыми. Пальчатое и перистое жилкование присуще двудольным растениям. У однодольных наблюдается главным образом параллельное и дуговидное жилкование. При параллельном жилковании жилки идут от основания листовой пластинки параллельно ее краю и сближаются только на верхушке (злаки, ирис), а при дуговидном — жилки изогнуты и сближаются у основания и верхушки листовой пластинки (ландыш). По проводящим пучкам (жилкам) в листья поступает вода с растворенными в ней минеральными веществами, а из листьев транспортируются продукты ассимиляции.

Между листовой пластинкой и стеблем у многих растений расположен черешок. Листья, имеющие черешок, называются черешковыми (клен, сирень); листья, лишенные черешка, — сидячими (гвоздика, алоэ). Черешок помогает ориентации листа в пространстве, а также связывает проводящие системы листа и стебля.

В нижней части черешка у большинства двудольных растений расположены парные боковые образования — *прилистники*. Они выполняют важную роль как защитные приспособления, предохраняющие листовую пластинку от повреждения на ранних этапах развития. Когда лист после выхода из почки начинает расти, прилистники опадают (липа) или, как и прочие части листа, начинают разрастаться, зеленеют и выполняют функции листа (горох, ива, роза). У большинства однодольных растений прилистников нет.

Лист прикрепляется к стеблю основанием, которое расположено между стеблем и нижней частью прилистников. Оно не у всех растений хорошо выражено и ограничено, но всегда имеется и сохраняется дольше других частей листа.

Осенью в основании листа образуется особый отделительный слой, состоящий из легко расслаивающейся паренхимы, на поверхности которой формируется пробка. По отделительному слою происходит разрыв, и лист опадает. После опадения листа на стебле остается листовой рубец, на котором видны листовые следы — окончания проводящих пучков.

Сбрасывание листьев — листопад — имеет важное значение. Листопад предохраняет растение от излишнего высыхания, которое может наблюдаться у растений умеренных широт в холодный зимний период, а у тропических — в засушливый. Листопад способствует также выведению из растений продуктов жизнедеятельности, "отбросов". К моменту сбрасывания листьев в них происходят сложные биохимические изменения, связанные со старением. В старых листьях накапливаются каратиноиды, кристаллы оксалата кальция и другие вещества, которые больше не вовлекаются в процессы обмена. Кроме того, из стареющих листьев наблюдается интенсивный отток углеводов, аминокислот, которые перемещаются к вновь закладывающимся почкам, т.е. листопад способствует также формированию новых частей растения.

Строение листа как вегетативного органа чрезвычайно разнообразно. Листья могут быть простыми и сложными (рис. 8.11). У простых листьев развивается одна листовая пластинка. Она может быть цельной (край листовой пластинки не изрезан, как у сирени, или изрезан незначительно, как у крапивы, березы) или расчлененной (листовая пластинка расчленена на четверть ее ширины или больше, как у дуба обыкновенного, калины, одуванчика, лютика едкого, пижмы).

Сложный лист состоит из нескольких листовых пластинок, которые прикрепляются к общему черешку при помощи собственных черешочков (клевер, люцерна) или резко суженным основанием листа (конский каштан, люпин). У древесных растений листочки сложного листа опадают поодиночке или же весь лист опадает целиком и только впоследствии распадается на части. В зависимости от расположения листочков сложного листа на общем черешке различают пальчато-сложные и перисто-сложные листья. У пальчато-сложных листьев (земляника, люпин, конский каштан) листочки прикреплены к верхушке общего черешка и расходятся радиально. Пальчато-сложный лист, у которого листовая пластинка состоит из трех листочков,

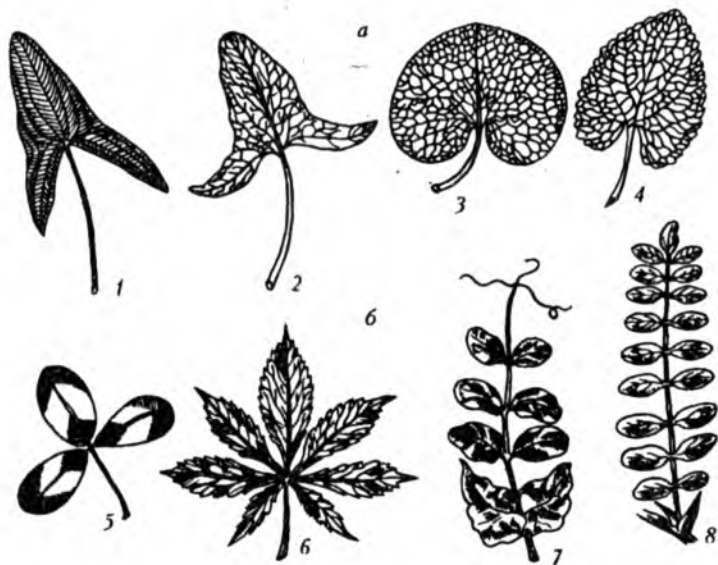


Рис. 8.11. Простые (а) и сложные (б) листья:

1 — стреловидный; 2 — копьевидный; 3 — почковидный; 4 — сердцевидный; 5 — тройчато-сложный; 6 — пальчато-сложный; 7 — парно-перисто-сложный; 8 — непарно-перисто-сложный

часто называют тройчато-сложным. У перисто-сложных листьев (горох, желтая акация) листочки расположены по обе стороны от общего черешка.

Листья на стебле развиваются таким образом, что обеспечивается оптимальное освещение листовой пластинки. Наиболее часто листья расположены поочередно (береза, тополь, картофель, рожь). В этом случае к стеблевому узлу прикреплен только один лист. У клена, сирени, гвоздики от стеблевого узла отходят по два листа, расположенных друг против друга. Такое листорасположение называется супротивным. В соседних узлах расположение листьев различно, они находятся в разных плоскостях и повернуты так, что верхние листья не затевают нижние. При мутовчатом листорасположении к стеблевому узлу прикреплено не менее трех листьев (олеандр, вороний глаз).

На верхушках побегов древесных (клен, липа, вяз), режениан (плющ обыкновенный) и травянистых (недотрога, ко-

пытель, герань) растений листья располагаются горизонтально в одной плоскости, но таким образом, что формируют листовую мозаику и не закрывают друг друга. Листовая мозаика позволяет растению максимально использовать рассеянный солнечный свет и интенсивно фотосинтезировать.

Несмотря на то, что все органы растения имеют присущие только им черты строения и выполняют специфические функции, благодаря проводящей системе они связаны воедино, и растение функционирует как сложный целостный организм. Нарушение целостности любого органа обязательно отражается на строении и развитии других органов, причем это влияние может быть как положительным, так и отрицательным. Например, удаление верхушки стебля и корня способствует интенсивному развитию надземной и подземной частей растения, а удаление листьев задерживает рост и развитие и может даже привести к его гибели.

В процессе эволюции растения приспособились к определенным условиям существования, а условия существования отразились на их внешнем строении. По внешнему виду можно легко определить, где растение произрастает — в лесу или на лугу, легко отличить растения сухих местообитаний от растущих по берегам водоемов или в воде. По особенностям строения можно различить растения гор и пустынь, тундр и степей.

8.3. Размножение растений

В процессе жизнедеятельности растения не только растут — увеличивают свою надземную и подземную массу, но и развиваются, т.е. проходят ряд качественных изменений, конечным результатом которых является образование репродуктивных органов, и, как следствие этого, — размножение.

Размножение — одно из важнейших свойств любого живого организма. Оно приводит к увеличению численности особей вида и способствует его расселению. У растений, большинство из которых ведет прикрепленный образ жизни, расселение в процессе размножения — единственный способ занять большую площадь обитания.

У растений различают два способа размножения: бесполое и половое. Бесполое размножение может осуществляться при помощи вегетативных органов или при помощи специализированных гаплоидных клеток — спор. При половом размножении образуются половые клетки: мужские — сперматозоиды или спермии, женские — яйцеклетки.

Размножение при помощи вегетативных органов называется вегетативным. Вегетативное размножение широко распространено в природе. Оно характерно для мхов, плаунов, хвощей, папоротников, но наиболее разнообразно оно осуществляется у цветковых растений. Среди цветковых растений только однолетники и двулетники в естественных условиях не размножаются вегетативно.

Характерной особенностью вегетативного размножения является то, что оно консервативно закрепляет наследственные свойства, поэтому дочерние организмы по своим генотипическим и фенотипическим особенностям являются точной копией материнских. Эта особенность используется человеком для получения однородного потомства у плодовых, ягодных и декоративных растений.

Вегетативное размножение, которое осуществляется при вмешательстве человека, называется искусственным. К искусственному вегетативному размножению цветковых растений прибегают в том случае, когда растение не дает семян, образует семена низкого качества, когда надо сохранить генетическую чистоту сорта.

В естественных условиях и в культуре растения часто размножают одними и теми же органами. Очень часто происходит размножение при помощи черенков. Черенок — это отрезок любого органа растения. Отрезки побега с 1 — 3 листьями, в пазухах которых развиваются пазушные почки, называются стеблевыми черенками. В естественных условиях такими черенками легко размножаются ивы, тополя, а в культуре — герань, традесканция, смородина, крыжовник. Если на листе или части листа могут образовываться придаточные почки и корни, его используют для размножения как листовой черенок. Листовыми черенками размножают сент-полию (узамбарскую фиалку), глоксению, бегонию, сансевиерию. Наиболее редко размножают растения корневыми черенками, так как только у немногих растений (хрен, слива) на корнях могут формироваться придаточные почки.

При искусственном размножении черенки отделяют от растения и укореняют в воде, песке или легкой земляной смеси. Некоторые растения укореняются легко, другие трудно. Такие растения следует прикрыть стеклом, чтобы создать повышенную влажность воздуха, их надо периодически опрыскивать, проветривать. При размножении растений с крупными листовыми пластинками (фикус) часть листовой пластинки надо удалить, чтобы уменьшить испарение. Земляника, лапчатка гусиная, живучка ползучая

хорошо размножаются особыми ползучими побегами — усами.

Размножение может осуществляться не только типичными вегетативными органами или их частями, но и видоизмененными: корневищами (хвощи, некоторые папоротники, ирис, ландыш), луковицами (лилия, лук, тюльпан, гиацинт), клубнями (картофель, топинамбур).

При искусственном вегетативном размножении также используют приемы, которые в той или иной мере требуют хирургического вмешательства. К таким приемам искусственного вегетативного размножения относятся деление куста, размножение отводками и прививкой.

При размножении отводками не отделенный от материнского растения побег пригибают к почве, надрезают кору под почкой и присыпают землей. Когда в месте надреза появятся корни и разовьются надземные побеги, молодое растение отделяют от материнского и пересаживают. Отводками можно размножать смородину, крыжовник.

Часто, когда растение сильно разрастется, прибегают к делению куста. При этом материнский куст выкапывают, аккуратно разрезают на части, удаляют старые и поврежденные корни, присыпают места порезов толченым древесным углем и молодые растения высаживают на новое место.

Особым способом вегетативного размножения является прививка. Прививкой называют пересадку части живого растения, снабженного почкой, на другое растение, с которым первое срастается. Растение, которое прививают, называется привоем; растение, на которое прививают, — подвоем. У привитых растений привой не образует корней и питается за счет подвоя. Подвой же получает от привоя органические вещества, синтезированные в его листьях. Прививки чаще всего применяют при размножении плодовых деревьев, которые не могут разводиться другим путем. Прививку можно проводить окулировкой — пересадкой кусочка стебля с почкой под кору подвоя и копулировкой — сращиванием одинаковых по толщине привоя и подвоя.

Размножение при помощи спор называется собственно бесполом размножением. Споры образуются в спорангиях. У высших растений образованию спор всегда предшествует редукционное деление. У примитивных водорослей, грибов из споры развивается организм, являющийся точной копией родительского. У высших же растений споры обязательно образуются, но у них из споры никогда не развивается особь, похожая на материнскую. Споры высших растений

— одноклеточные образования, защищенные прочной целлюлозной оболочкой. Микроскопически малые размеры позволяют спорам распространяться на большие расстояния. Прочная оболочка предохраняет споры от неблагоприятных воздействий окружающей среды. При попадании в благоприятные условия спора прорастает и формирует заросток (см. описание отделов высших растений), и только на заростке после полового процесса разовьется молодое растение, которое по строению, цитологическим и физиологическим особенностям будет похоже на родительское.

Половое размножение — это размножение, которое характеризуется наличием полового процесса. Одним из важнейших этапов полового процесса является слияние половых клеток, или гамет, — оплодотворение, в результате которого образуется зигота. Из зиготы в дальнейшем развивается зародыш, т.е. зачаток нового организма. Если не произойдет слияния мужских и женских гамет, они погибают. При половом размножении в результате рекомбинации генов, ответственных за признаки родительских организмов, увеличивается изменчивость потомства, что создает благоприятные условия для естественного отбора.

Наиболее разнообразны способы полового процесса у водорослей. У всех высших растений наблюдается только один тип полового процесса — оогамия, при которой крупная неподвижная яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом или спермием. Последний не имеет жгутиков и доставляется к яйцеклетке при помощи пыльцевой трубки.

У всех высших растений в жизненном цикле существует закономерное чередование полового и бесполого размножения (см. характеристику отделов). Особенно сложно эти процессы проходят у голо — и покрытосеменных растений. У них в результате сочетания бесполого размножения с половым образуются особые зачатки — семена, при помощи которых происходит размножение и расселение вида.

У покрытосеменных растений, наиболее приспособленных к условиям жизни на суше, появился и новый орган размножения — цветок.

Цветок. Он представляет собой видоизмененный, укороченный и ограниченный в росте побег, приспособленный для семенного размножения.

Общий план строения цветка представлен на рис. 8.12. Центральной частью цветка является *цветоложе* — ось цветка, на которой по кругу или спирали располагаются все его элементы. У большинства растений под

цветоложем находится цветоножка, при помощи которой цветок прикрепляется к стеблю. Иногда цветоножки нет, цветки прикрепляются основанием цветоложа и называются сидячими (волчье лыко, кофейное дерево).

Снаружи на цветоложе формируются *чашелистики*, образующие чашечку. Чашечка обычно зеленая, хотя иногда бывает ярко окрашенной (дельфиниум, аконит). У некоторых растений чашечки вообще нет (тюльпан, ландыш).

Рис. 8.12. Строение
цветка вишни:

1 — цветоложе; 2 — чашелистики чашечки; 3 — лепестки венчика; 4 — тычинки; 5 — пестик; 6 — цветоножка



Чашелистики могут быть свободными (лютик) и сросшимися (картофель, горох).

За чашечкой располагаются *лепестки*, составляющие венчик. Окраска венчика разнообразна. Так же, как и чашечка, венчик может состоять из свободных (лютик, яблоня, горох) или сросшихся лепестков (картофель, колокольчик, вьюнок).

Чашечка и венчик составляют *околоцветник цветка*. Это стерильные элементы, т.е. они не принимают непосредственного участия в процессе размножения. Околоцветник выполняет защитную функцию и привлекает насекомых-опылителей.

За околоцветником расположены *тычинки*, а в самом центре цветка — один или несколько *пестиков*. Тычинки и пестики — это репродуктивные элементы цветка, в которых происходят процессы, связанные с размножением. Ни тычинки, ни пестики не являются половыми органами, но они определяют пол цветка, так как в их определенных частях в результате сложных процессов образуются мужские и женские половые клетки.

Цветки, в которых имеются тычинки и пестики, называются *обоеполыми* (лютик, колокольчик, картофель, тюльпан). Цветки, в которых развиваются только тычинки или только пестики, называются *однополыми* или *раздельнополыми* (огурец, ива, кукуруза, конопля, тополь). Цветки, содержащие только тычинки, называются *тычиночными* или *мужскими*, а содержащие только пестики, — *пестич-*

ными или женскими. Растения с раздельнополыми цветками могут быть однодомными и двудомными. У однодомных растений мужские и женские цветки находятся на одном и том же растении (кукуруза, огурец, тыква). У двудомных растений тычиночные цветки развиваются на одной особи, а пестичные — на другой (ива, конопля).

Крупные цветки располагаются чаще всего поодиночке, мелкие, как правило, собраны в группы, называемые соцветиями.

Соцветие — это цветоносный побег, лишенный настоящих листьев. Центральная часть побега представлена стеблем (цветоносом), в узлах которого расположены особые листья — прицветники. В пазухах прицветников развиваются цветки.

Соцветия бывают простыми и сложными (рис. 8.13). На цветоносе простого соцветия развивается различное число цветков. Простые соцветия различаются по строению цветоносов, характеру ветвления и расположению цветков. Наиболее распространенным типом простых соцветий является кисть. Кисть имеет длинный цветонос, на котором развивается большое количество цветков, прикрепленных к оси соцветия при помощи цветоножки (черемуха, мышинный горошек). Ось соцветия может поникать или располагаться вертикально. В простом початке ось также сильно вытянута и несет большое число мелких цветков. Однако у початка ось сильно разрастается, а цветки не имеют цветоножек (аир обыкновенный, белокрыльник болотный). В соцветии простой колос ось тонкая, как в соцветии кисть, но цветки сидячие, как в соцветии початок. Простой колос — довольно редкий тип соцветия, он характерен для подорожников. Промежуточное положение между соцветиями простая кисть и простой колос занимает соцветие головка (клевера луговой, ползучий). У соцветия головка цветонос укорочен, а цветки располагаются на коротких цветоножках или сидячие. Своеобразным видом простых соцветий является простой зонтик. Цветки, собранные в соцветие простой зонтик, имеют одинаковые по величине, довольно длинные цветоножки, выходящие из верхушки цветоноса (первоцвет весенний, лук репчатый, чеснок).

Благодаря тому, что все цветоножки равны, цветки располагаются почти на одном уровне или сферически, образуя шаровидные зонтики.

Почти в одной плоскости расположены цветки в соцветии

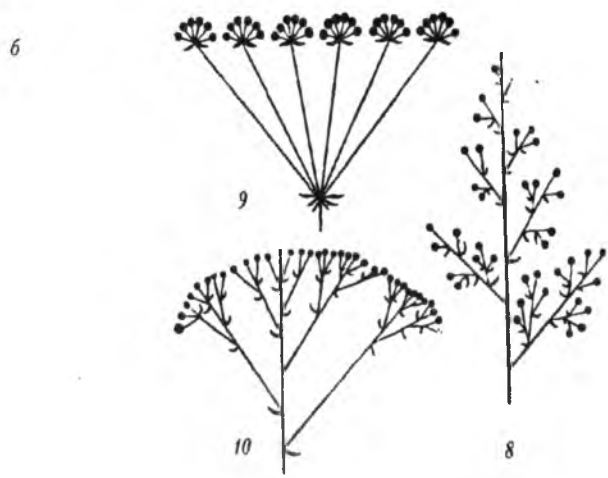
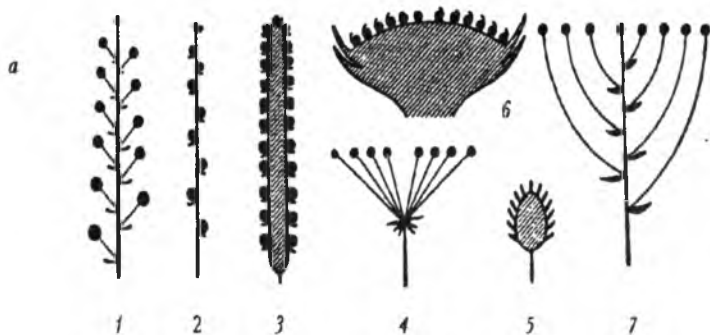


Рис. 8.13. Простые (а) и сложные (б) соцветия:
 1 — кисть; 2 — колос; 3 — початок; 4 — зонтик; 5 — головка;
 6 — корзинка; 7 — щиток; 8 — сложная кисть; 9 — сложный зонтик; 10 — сложный щиток

тии простой щиток (груша обыкновенная, спирея), но в отличие от зонтика в щитке каждый цветок выходит из пазухи своего прицветника, поэтому цветоножки краевых цветков значительно длиннее цветоножек средних цветков.

Интересно устроено соцветие корзинка, характерное

для семейства сложноцветных (нивяник обыкновенный, ромашка аптечная, василек синий, одуванчик лекарственный). Ось соцветия сильно разрастается и становится уплощенной. Цветки в корзинке всегда сидячие. Снаружи корзинка одета особыми листьями, которые образуют обертку.

Сложными называют такие соцветия, у которых на цветоносе располагаются несколько простых. По общему плану строения сложные соцветия сходны с простыми и носят одноименные с ними названия: сложная кисть, сложный колос, сложный зонтик, сложный щиток. Сложная кисть у злаков имеет очень тонкие, часто повисающие веточки и называется метелкой (овес, мятлик). В сложном колосе (рожь, пшеница, пырей, ячмень) колоски всегда сидячие, а каждый колосок, как правило, располагается в пазухе колосковых чешуй. У кукурузы же на одном и том же растении формируется два типа соцветий: сложная метелка и сложный початок.

Соцветия играют важную роль в жизни растений. Они возникли как результат приспособления растений к опылению. Мелкие цветки в соцветиях более заметны, что повышает эффективность опыления. У ветроопыляемых растений в соцветиях развивается большое количество пыльцы, что также способствует опылению и повышает вероятность попадания пыльцы на рыльце пестика.

Как же функционирует цветок — орган размножения покрытосеменных растений? Для того чтобы это уяснить, надо рассмотреть строение тычинки и пестика и проследить, какие процессы в них происходят.

Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Каждый пыльник образован двумя половинками, а в каждой половинке развивается по две пыльцевые камеры (рис. 8.14, а, б). Пыльцевые камеры — это не что иное как спорангии. Гнезда молодого пыльника заполнены особыми диплоидными клетками — микроспороцитами. На определенном этапе развития ядро каждого микроспороцита делится редукционно и образует четыре гаплоидных ядра. Вокруг ядер обособляется цитоплазма, возникает клеточная оболочка и из каждого диплоидного микроспороцита формируются четыре гаплоидные микроспоры. Значит, на ранних этапах развития в тычинке происходит процесс собственно бесполого размножения, завершающийся образованием огромного количества микроспор. Здесь же внутри пыльцевого гнезда каждая микроспора начинает развиваться

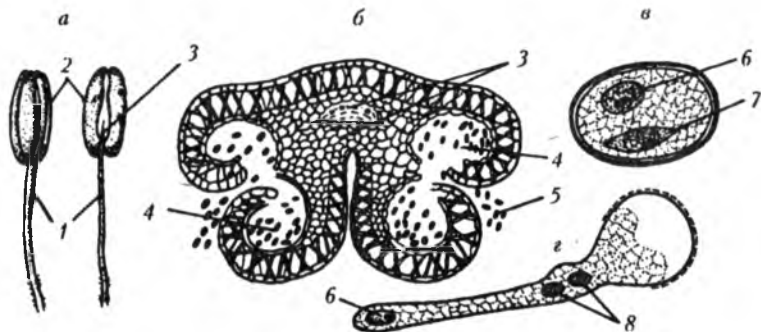


Рис. 8.14. Строение тычинки и пыльцевого зерна:

a — тычинки с разных сторон; *б* — поперечный разрез через вскрывшийся пыльник; *в* — пыльцевое зерно в разрезе; *г* — формирование пыльцевой трубки; 1 — тычиночная нить; 2 — пыльники; 3 — связник; 4 — пыльцевые гнезда; 5 — высыпающаяся пыльца; 6 — вегетативное ядро; 7 — генеративная клетка; 8 — спермии

ся ("прорасти") и превращается в мужской гаметофит, или пыльцевое зерно (пыльцу) (рис. 8.14, *в*).

Весь процесс образования пыльцы идет очень быстро. Микроспора увеличивается в размерах, ядро ее делится митотически, и образуется два ядра — вегетативное и генеративное. Вегетативное ядро расположено в центре разрастающейся микроспоры, генеративное прижато к ее оболочке. Вокруг ядер концентрируется цитоплазма и образуются две клетки: крупная — вегетативная и маленькая — генеративная. На поверхности бывшей микроспоры из содержимого пыльцевого гнезда образуется целлюлозная оболочка, пропитанная особым веществом спорополленином, придающим ей прочность. В оболочке остается несколько округлых или щелевидных участков, покрытых только мембраной, это поры. На завершающем этапе развития генеративная клетка изменяет форму, перемещается в центр пыльцевого зерна и располагается возле вегетативного ядра. У однодольных растений в пыльце, находящейся в пыльнике, генеративная клетка делится митотически и образуются две мужские половые клетки, лишенные жгутиков, — спермии. У двудольных растений образование половых клеток происходит позже, когда пыльца попадает на рыльце пестика. Таким образом, зрелая пыльца (мужской гаметофит) состоит из двух (вегетативной и генеративной) или трех (вегетативной и двух спермиев) клеток, одетых двумя оболочками: внутренней цитоплазматической

мембраной и наружной — целлюлозной. Созревает пыльца к моменту распускания цветка.

Пестик состоит из завязи, столбика и рыльца. Завязь представляет собой полую расширенную часть пестика, в которой развиваются семязпочки. Рыльце — это часть пестика, которая содержит особую железистую ткань и служит для улавливания пыльцы. Между завязью и рыльцем располагается столбик, который приподнимает рыльце над завязью, что облегчает улавливание пыльцы. Иногда столбика нет и рыльце сидячее (мак).

Семязпочка завязи представляет собой спорангий (макро- и мегаспорангий), но в отличие от типичного спорангия она не имеет камер, состоит из плотной ткани, защищенной снаружи двумя покровами. Покровы одевают семязпочку со всех сторон, но на верхушке не срастаются и образуют узкий канал — пыльцевход (рис. 8.15). Параллельно с

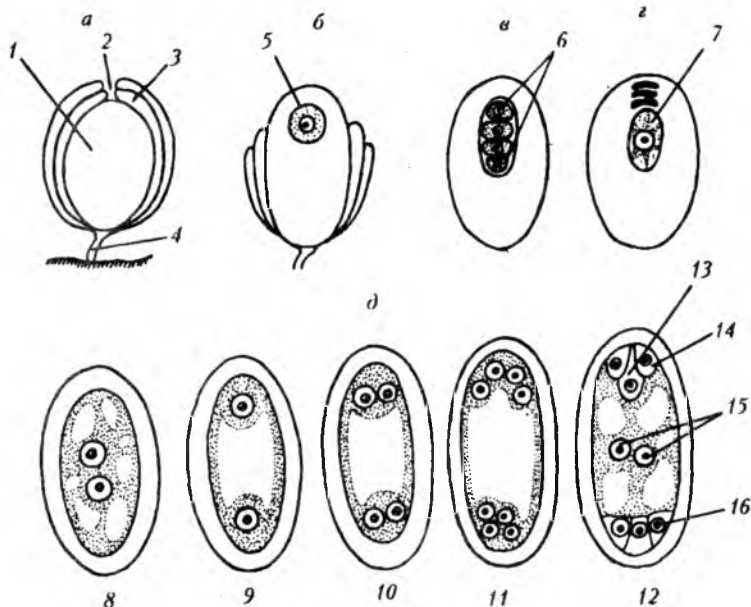


Рис. 8.15. Образование макроспор в семязпочке (а—в) и развитие зародышевого мешка (г—д):

- 1 — нуцеллус; 2 — пыльцевход; 3 — покровы семязпочки; 4 — семязпочка; 5 — макроспороцит; 6 — макроспоры; 7 — одноядерный зародышевый мешок; 8, 9 — двухъядерные мешки; 11, 12 — молодой и зрелый восьмиядерные мешки; 13 — яйцеклетка; 14 — синергиды; 15 — полярные ядра; 16 — антиподы

образованием пыльцы в тычинке в семязпочке вблизи пыльцевхода начинает выделяться одна диплоидная клетка, которая становится макроспороцитом (мегаспороцитом). Ядро макроспороцита делится редуционно, образуются четыре гаплоидных ядра. Вокруг ядер концентрируется цитоплазма, формируются четыре гаплоидные споры. Они значительно крупнее микроспор и называются макроспорами (мегаспорами). Макроспоры расположены линейно, т.е. друг за другом. Из четырех макроспор только одна способна к дальнейшему развитию, а три постепенно отмирают.

Макроспора, находящаяся ближе к центру семязпочки, начинает разрастаться и постепенно превращаться в женский гаметофит — зародышевый мешок. При развитии зародышевого мешка ядро разрастающейся макроспоры делится митотически, и образовавшиеся ядра расходятся к противоположным полюсам. Затем на каждом полюсе синхронно происходит еще два митоза. После трех митотических делений в полости развивающегося зародышевого мешка образуется восемь ядер и начинается процесс дифференцировки. С каждого полюса по одному ядру перемещается в центр зародышевого мешка и здесь образуются полярные ядра. Вокруг оставшихся на полюсах ядер концентрируется цитоплазма и образуются голые клетки. На полюсе, где находится пыльцевход, формируется яйцевой аппарат. Он состоит из яйцеклетки и двух сопровождающих клеток (синергид). На противоположном полюсе образуются три клетки-антиподы. Эти клетки некоторое время участвуют в доставке к клеткам зародышевого мешка элементов питания, а затем исчезают. С каждого полюса по одному ядру перемещается в центр зародышевого мешка, и здесь образуются полярные ядра.

Образование пыльцы и зародышевого мешка у большинства растений завершается одновременно. Зародышевый мешок, в котором прошла дифференцировка, является зрелым, он готов к процессу оплодотворения. Однако у цветковых растений процессу оплодотворения предшествует процесс опыления.

Опыление — это процесс переноса пыльцы из пыльников тычинок на рыльце пестика. В ходе эволюции у растений выработалось два типа опыления: самоопыление и перекрестное опыление. При самоопылении пыльца переносится в пределах своего цветка (люпин, горох, ячмень). У некоторых видов растений самоопыление происходит в закрытых цветках (фиалки, кислицы, ковыль). У перекрестноопыляющихся растений пыльца переносится из тычинок цветков одного растения на рыльце пестика другого.

Наиболее часто пыльца переносится насекомыми или ветром.

Чтобы процесс опыления протекал успешно, у растений выработались различные приспособления. У насекомоопыляемых растений развивается яркий венчик, формируются нектарники, выделяющие сладкую жидкость — нектар, которая служит пищей насекомым. Некоторые насекомые посещают цветки из-за пыльцы, которую они поедают (жуки) или откладывают в сотах как пищу для личинок (пчелы, шмели). Часто цветки обладают запахом, привлекающим различных насекомых.

У некоторых растений цветки приспособлены к опылению только определенными насекомыми. Так, цветки душистого табака, имеющие длинную трубку венчика, опыляются ночными бабочками, клевер луговой — шмелями, клевер ползучий — пчелами.

Пыльца насекомоопыляемых растений тоже имеет различные приспособления на наружной оболочке в виде шипиков, выростов, которые помогают ей удерживаться на лапках и тельце насекомых.

подавляющее большинство растений опыляются насекомыми и только около 10 % — ветром. Цветки у ветроопыляемых растений невзрачные, мелкие, часто без околоцветника или с пленчатым околоцветником. У многих растений развиваются тычинки с длинными тычиночными нитями и качающимися пыльниками, в которых образуется огромное количество пыльцы. Рыльца пестиков у ветроопыляемых растений перистые, что помогает улавливать пыльцу. Их пыльца в отличие от пыльцы насекомоопыляемых растений гладкая, сухая, мелкая. Многие деревья и кустарники, опыляющиеся при помощи ветра, цветут ранней весной до распускания листьев (орешник, береза, тополь, ольха), что является приспособлением для беспрепятственного распространения пыльцы.

У перекрестноопыляющихся растений кроме указанных особенностей в строении цветков выработался ряд специальных приспособлений, препятствующих самоопылению (неодновременное созревание тычинок и рыльца пестика, самонесовместимость и т.д.). У самоопылителей тоже появился ряд приспособлений, способствующих самоопылению (одинаковая длина тычинок и столбиков, самосовместимость и т.д.). Однако под влиянием условий существования у перекрестников время от времени происходит самоопыление (при дождливой погоде, отсутст-

вии насекомых-опылителей), а у самоопылителей наблюдаются случаи перекрестного опыления (при оптимальной температуре в период цветения). В этом заложен большой биологический смысл. При перекрестном опылении у самоопылителей повышается уровень гетерозиготности потомства, что позволяет ему легче приспособиться к изменяющимся условиям существования. При самоопылении у перекрестников могут закрепляться удачные комбинации скрещивания, что может способствовать видообразованию. Одним словом, способы опыления лабильны и во многом зависят от погодных условий во время цветения.

Пыльца, попавшая на рыльце пестика, удерживается на нем и начинает прорастать. Цитоплазматическая мембрана пыльцевого зерна выпячивается через пору, и образуется пыльцевая трубка, в которую перетекают цитоплазма, вегетативное ядро и генеративная клетка (см. рис. 8.14, з). Пыльцевая трубка внедряется в ткани столбика, затем растет по внутренней поверхности завязи и достигает семязпочки. Генеративная клетка в пыльцевой трубке делится митотически, из нее образуются два спермия. Пыльцевая трубка направляется в пыльцевход и достигает зародышевого мешка.

Под действием пыльцевой трубки цитоплазматическая стенка зародышевого мешка разрушается, пыльцевая трубка проникает внутрь зародышевого мешка и лопаются. Ее содержимое изливается вблизи яйцеклетки. Вскоре после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок синергиды погибают.

Спермии, попавшие в зародышевый мешок, начинают расходиться. Один из них перемещается в сторону яйцеклетки и сливается с ней, т.е. происходит оплодотворение и формируется зигота. Из зиготы в дальнейшем развивается зародыш — зачаток нового организма. Второй спермий движется в сторону полярных ядер, сливается с ними и образует триплоидную клетку, из которой впоследствии возникает эндосперм — особый тип питательной ткани. Так как у покрытосеменных в процессе слияния участвуют оба спермия, этот процесс получил название процесса двойного оплодотворения.

После процесса оплодотворения семязпочка начинает разрастаться и превращаться в семя. С помощью семян происходит размножение и расселение у семенных растений.

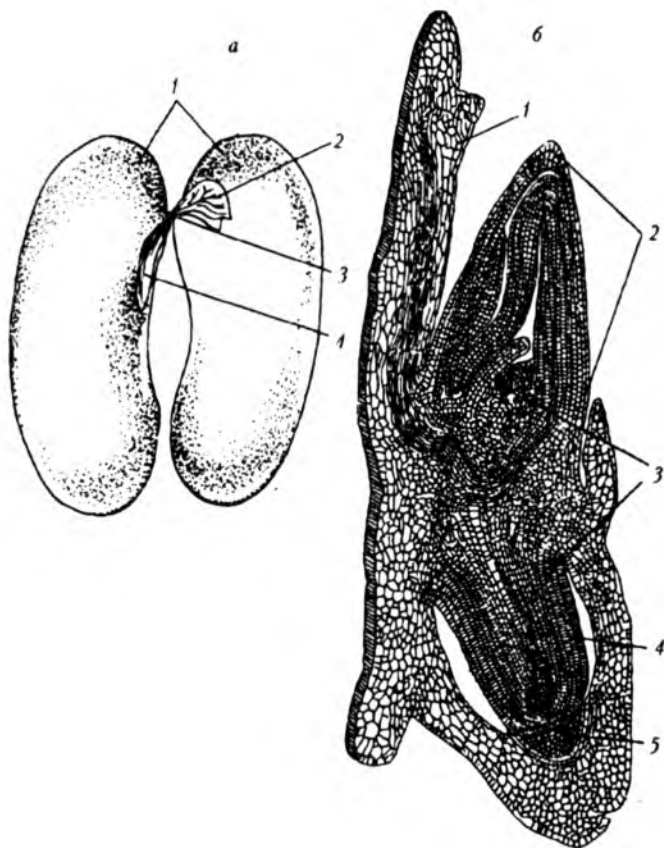


Рис. 8.16. Строение зародышей фасоли (а) и пшеницы (б):
 1 — семядоли; 2 — зародышевая почка; 3 — зародышевый стебель;
 4 — зародышевый корень; 5 — корневой чехлик

В типичном случае семя состоит из зародыша, запасной питательной ткани и семенной кожуры.

Зародыш дифференцирован на зародышевый корешок, зародышевый стебелек и зародышевую почку. У растений класса Двудольные зародыш симметричный, так как у него закладываются по обе стороны от зародышевого стебелька две семядоли — первые зародышевые листья (рис. 8.16, а), у однодольных зародыш асимметричный, так как имеет только одну семядолю (рис. 8.16, б). Единственная семядоля зародыша злаков называется щитком, она расположе-

на на границе с эндоспермом и при прорастании зерновки способствует поступлению питательных веществ из эндосперма к зародышу.

Эндосперм — запасная питательная ткань — формируется не только у однодольных растений, но и у многих двудольных (морковь, лен, укроп). В эндосперме накапливаются запасные питательные вещества — крахмал, белки, жиры, необходимые для развития зародыша и формирования проростка. Если эндосперма в семени нет, запасные питательные вещества откладываются в самом зародыше, в частности в семядолях.

Снаружи семя покрыто семенной кожурой, которая образуется из покровов семяпочки и предохраняет зародыш от повреждений и воздействия неблагоприятных условий, главным образом от чрезмерного высыхания. Семена многих растений имеют различные приспособления для распространения.

При попадании в благоприятные условия семена начинают прорастать. Основными условиями для их прорастания являются наличие воды, тепла и достаточный доступ воздуха.

Вода способствует набуханию семян, при этом запасные питательные вещества под действием ферментов гидролизуются и становятся доступными развивающемуся зародышу. В сухом состоянии семена содержат не более 15 % воды. Для прорастания семян в зерновках ржи воды должно быть 35 %, пшеницы — 70, семенах гороха — 98, льна — 100, сахарной свеклы — 120, клевера — 145 % от сухой массы семени. В то же время избыток воды может привести к гибели семян.

Свободный доступ воздуха обеспечивает процесс интенсивного дыхания прорастающих семян. Сухие семена дышат очень слабо. При набухании и последующем прорастании семян дыхание усиливается в сотни и даже тысячи раз. Только у немногих растений (рис, тимофеевка) семена могут прорастать при пониженной аэрации. Интенсивность дыхания увеличивается при повышении температуры окружающей среды, но при 45 — 50 °С дыхание практически прекращается. Оптимальная температура для прорастания семян большинства растений 25 — 30 °С, минимальная, при которой семена могут прорастать, колеблется в широких пределах. Например, у клевера семена могут наклевываться при температуре +0,5 °С, у озимой ржи — +2 — 4, у огурца — +15 — 18 °С.

Требования к свету у разных растений различны. Так, семена салата, мятликов, табака прорастают при хорошем освещении, семена фацелии и некоторых вероник — только в темноте. У большинства же растений свет в прорастании семян не играет существенной роли.

При прорастании семени первым появляется корешок, затем, когда он укрепится в субстрате и начнет поставлять зародышу воду и растворенные в ней минеральные вещества, трогается в рост зародышевая почка и формируется надземная часть растения. В результате ростовых и формообразовательных процессов зародыш семени превращается в проросток.

Прорастание семян у разных растений происходит по-разному. У двудольных с надземным типом прорастания (фасоль, огурец, морковь) благодаря петлеобразному разрастанию части стебля, расположенной под семядолями, семядоли выносятся на поверхность, зеленеют и довольно длительное время функционируют как органы фотосинтеза. У растений с подземным типом прорастания (горох, дуб) семядоли остаются в оболочке семени в почве, а петлеобразно разрастающаяся часть стебля, расположенная над ними, выносит на поверхность первые настоящие листья. У однодольных семядоля или не выходит из семени, или вслед за корнем на поверхность почвы выходит основание семядоли "петелька" (лук), а верхняя часть ее остается в семени и выполняет всасывающую функцию. Первый лист выходит, прорывая основание семядоли.

Сроки посева, норма высева и глубина заделки семян зависят от вида и сорта растений, механического состава почвы, ее влажности, климатических условий местности и т.д. Чем тяжелее и более влажная почва, тем на меньшую глубину нужно заделывать семена. Например, посев зерновых (пшеница, ячмень, рожь) и зернобобовых (горох, вика, люпин) начинают, если почва прогреется до 6 — 10° С. 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.

После процесса оплодотворения идет формирование не только семян, но и плодов. Формируется плод чаще всего из завязи пестика, но иногда его образует весь пестик и даже некоторые другие части цветка (основания чашели-

стиков, лепестков, разросшееся цветоложе). Стенки завязи становятся стенкой плода — околоплодником, внутри которого находятся семена.

Плоды у растений чрезвычайно разнообразны по строению околоплодника, числу семян, особенностям вскрывания, наличию приспособлений для распространения, химическому составу.

По консистенции околоплодника плоды разделяют на сочные и сухие. Сочные плоды имеют хорошо развитую мякоть, состоящую из крупных паренхимных клеток, в которых содержатся в большом количестве сахара, витамины, органические кислоты, различные ароматические вещества и т. д. Наиболее часто среди сочных плодов встречается плод ягода. Околоплодник ягоды состоит из тонкой кожицы, сочной мякоти, в которой находится и несколько семян (черника, картофель, виноград, клюква, томат). Плод с тонкой кожицей, сочной мякотью и косточкой, внутри которой находится одно семя, называется костянкой. Костянки характерны для вишни, сливы, абрикоса. У малины, костяники, ежевики развивается плод сборная, или сложная, костянка. Имеются и другие виды сочных плодов: тыква — ягодообразный плод огурца, тыквы, дыни, арбуза; померанец — плод цитрусовых: лимон, апельсин, мандарин. У яблони, груши, айвы, рябины формируется плод яблоко, в образовании которого кроме завязи пестика принимают участие нижние части тычинок, лепестков, чашелистиков, а также цветоложе.

У сухих плодов околоплодник кожистый или деревянистый. Так же, как и сочные, сухие плоды могут быть односемянными и многосемянными. Односемянные плоды обычно невскрывающиеся, семена из них освобождаются только после естественного разрушения оболочки плода. К невскрывающимся плодам относятся семянка, зерновка, орех, желудь, крылатка. У семянок, которые развиваются у всех сложноцветных, оболочка семени и плода не сростается. Крылатки клена по общему строению похожи на семянки, но у них на поверхности околоплодника вырастает особый крыловидный вырост, который помогает плодику планировать. В отличие от семянок и крылаток у зерновок, характерных для злаков, оболочка семени сростается с оболочкой плода. Желудь и орех имеют одревесневающий околоплодник, но у желудя образуется твердая плюска у основания плода, а у ореха она травянистая или вовсе отсутствует.

Сухие многосемянные плоды чаще всего вскрываются при помощи специальных приспособлений: створок, крышечек, отверстий. Плоды бобы (боб, горох, вика, люпин, фасоль) вскрываются двумя створками, которые начинают раскрываться сверху вниз. Плоды стручки и стручочки, присущие крестоцветным, тоже вскрываются двумя створками, но створки начинают отставать снизу вверх. Между створками внутри плода имеется прозрачная перегородка, к которой и прикрепляются семена. Интересную по строению группу плодов образуют коробочки. У мака коробочка вскрывается дырочками, которые к моменту созревания семян возникают под рыльцем. У белены, львиного зева, льнянки обыкновенной коробочка открывается при помощи крышечки, которая по созревании семян опадает. У многих растений (тюльпан, лилия, смолка, мокрица) коробочка раскрывается несколькими створками.

Плоды, как и семена, имеют различные приспособления для распространения. У сочных плодов распространению способствует обычно яркая окраска, которая привлекает птиц и других животных. У сухих плодов развиваются различные прицепки, крючочки, которые цепляются за шерсть животных, одежду человека и переносятся ими. У многих растений плоды имеют небольшую массу и снабжены различными летучками (одуванчик, мать-и-мачеха), такие плоды разносятся ветром. У растений-баллистов развиваются приспособления, при помощи которых семена активно выбрасываются из плодов на значительное расстояние (коробочки недотроги, тыква бешеного огурца).

В распространении плодов и семян громадная роль принадлежит человеку. Благодаря его хозяйственной деятельности многие культурные растения стали возделываться там, где они раньше не произрастали. Так, значительно на север продвинулись границы возделывания сахарной свеклы, кукурузы, томатов и других растений. Вместе с культурными растениями продвигаются и их постоянные спутники — сорные растения. Очень часто человек невольно способствует занесению некоторых видов растений в новые районы. Вместе с сеном, соломой, фуражным зерном переносятся семена различных растений.

Семена и плоды многих растений используются как пищевые, кормовые продукты, а также как ценное лекарственное сырье.

Глава 9. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (КЛАССИФИКАЦИЯ)

Подцарство Высшие растения насчитывает не менее 300 тысяч ныне живущих видов. Оно делится на восемь отделов, из них один отдел — Псилофиты, или Риниеобразные, полностью исчез еще в девонский период, остальные существуют и в настоящее время.

В школьном курсе ботаники изучаются представители шести отделов высших растений: Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные и Покрытосеменные.

До недавнего времени ученые объединяли плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные в один отдел — Папоротниковидные. Однако сейчас доказано, что каждая из перечисленных групп произошла независимо друг от друга и, следовательно, должна выделяться в самостоятельный отдел.

9.1. Отдел Моховидные

Моховидные — это самая примитивная группа высших растений. У них никогда не образуется корней; роль этого органа выполняют одно- или многоклеточные ризоиды — выросты эпидермиса. У большинства моховидных есть стебли и листья, но встречаются и талломные формы. От всех остальных высших растений они отличаются преобладанием в жизненном цикле гаметофита. У моховидных спорофит не развивается как самостоятельное поколение; он образуется из оплодотворенной яйцеклетки внутри архегония и постоянно связан с гаметофитом не только морфологически, но и физиологически.

Спорофит моховидных, называемый *спорогоном*, состоит из коробочки и ножки, нижняя расширенная часть которой — гаустория, или стопа, внедряется в ткань гаметофита и доставляет спорофиту воду и растворенные в ней питательные вещества.

По количеству видов моховидные занимают второе место среди высших растений (после цветковых). Число видов их точно не установлено; приводятся цифры 22 — 27 тыс. видов. Самую многочисленную группу составляет *класс Настоящие мхи* (более 15 тыс. видов), куда входят зеленые и сфагновые (торфяные, или белые) мхи.

Зеленые мхи, включающие 9 — 14 тыс. видов, чрезвычайно широко распространены в природе. Они живут в самых разнообразных местах: на почве, на стволах и ветвях деревьев, на гниющей древесине, на скалах и крышах домов, некоторые виды обитают в пресноводных водоемах. Это листостебельные растения, имеющие многоклеточные ризоиды, которые отходят от нижней части стебля. У одних

видов стебли не ветвятся, как, например, у кукушкина льна, у других происходит обильное ветвление. Стебель мха слабо дифференцирован на ткани. В центре стебля обычно находится зачаток проводящего пучка.

На стебле у зеленых мхов по спирали расположены листья, имеющие цельную листовую пластинку без черешка. Часто в листе имеется одна неразветвленная или вильчатая жилка.

На самом растении мха, которое является гаметофитом, образуются органы полового размножения — антеридии и архегонии. У кукушкина льна они формируются на верхушках разных особей. В антеридиях созревают двужгутиковые сперматозоиды, в архегониях — по одной неподвижной яйцеклетке.

Для слияния гамет обязательно нужна капельно-жидкая среда, иначе сперматозоиды не могут передвигаться к архегониям, где происходит оплодотворение. После слияния гамет образуется зигота, которая дает начало спорофиту (рис. 9.1).

Основная функция спорофита — образование спор. Это происходит в особомместилище — спорангии, который формируется внутри коробочки. Образовавшиеся гаплоидные споры высыпаются из коробочки и, попав в благоприятные условия, прорастают. При этом вначале образуется *разветвленная нить*, или *протонема*. На ней закладываются почки, из которых вырастают листостебельные побеги взрослого мха.

У зеленых мхов чрезвычайно широко распространено вегетативное размножение. Оно происходит самыми разнообразными способами: молодыми побегами, почками, листьями, особыми образованиями — выводковыми телами. Благодаря этому мхи образуют отдельные дернинки, куртины или покрывают сплошным ковром почву. Они играют важную роль в природе, особенно в тундре, в лесах, на сырых лугах и болотах, создавая особый водный режим почвы и пополняя запасы органических веществ.

Сфагновые мхи. К сфагновым мхам относится более 300 видов, составляющих один род Сфагnum. Наиболее часто и обильно представлены сфагновые мхи в умеренной зоне Северного полушария, особенно на верховых болотах, где они господствуют над всеми остальными видами растений.

В отличие от зеленых мхов сфагnum не имеет ризоидов. Вода с растворенными в ней минеральными солями поступает непосредственно в клетки листа и стебля. Стебель несет пучки веточек: верхушечные веточки более короткие и собраны в

верхушечную головку. Некоторые боковые веточки свисают вдоль стебля и плотно прилегают к нему, создавая своеобразную наружную проводящую систему наподобие фитиля, а другие отстоят от стебля почти под прямым углом.

В стебле нет проводящего пучка. Центральную часть

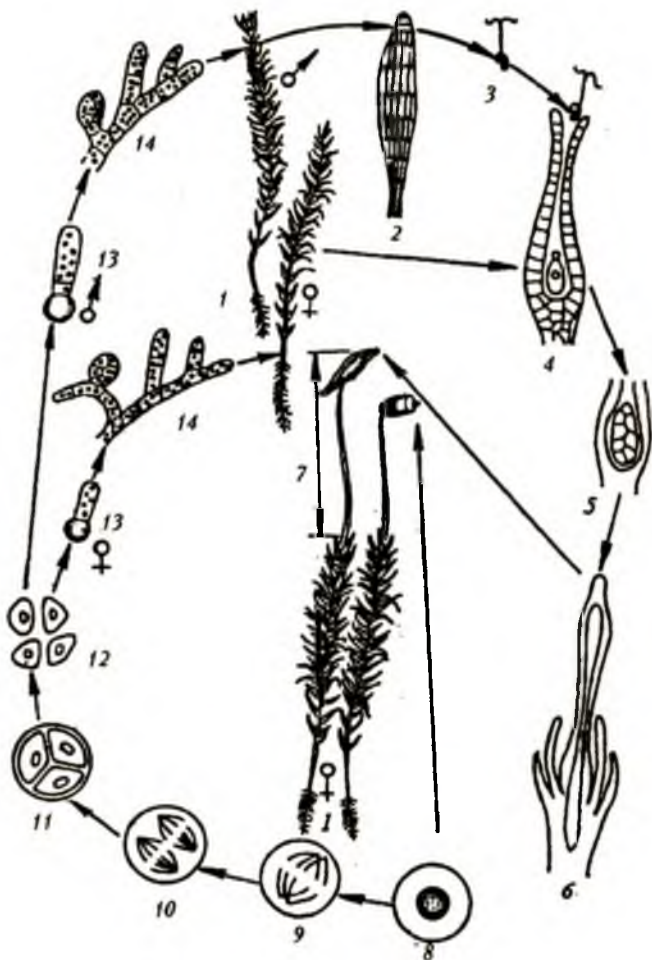


Рис. 9.1. Цикл развития мха:

1 — взрослые растения (гаметофит); 2 — антеридий; 3 — сперматозоид; 4 — архегоний; 5, 6 — развитие спорофита; 7 — спорофит на гаметофите; 8—11 — формирование спор в результате мейоза; 12 — споры; 13 — проросшие споры; 14 — протонема

занимает сердцевина, затем расположена механическая ткань, а снаружи находится особая многослойная ткань, клетки которой не имеют живого содержимого и могут впитывать воду и передавать ее другим клеткам через поры в оболочках.

Листья покрывают стебли и веточки сфагнума. Все они состоят из одного слоя клеток, но клетки различаются между собой: одни содержат хлоропласты, они живые, ассимилирующие, другие лишены живого содержимого, с утолщениями на стенках и порами, через которые поступает вода. Благодаря таким особенностям анатомического строения сфагнум способен впитывать и удерживать воду в огромных количествах, что приводит к заболачиванию субстрата.

Антеридии и архегонии образуются либо на разных особях, либо на разных веточках одного и того же растения. Для оплодотворения, как и у других мхов, нужна капельно-жидкая среда. После оплодотворения из зиготы постепенно формируется шаровидная или овальная коробочка на "ложной ножке", которая представляет собой безлистную часть веточки. В коробочке созревают споры, которые после созревания высыпаются на почву и прорастают, образуя пластинчатую протонему с ризоидами. Из почки на протонеме вырастает листостебельный побег.

Растут сфагновые мхи своей верхушкой, а нижние части постепенно отмирают. Однако полного сгнивания отмерших частей не происходит, потому что в переувлажненном субстрате очень мало кислорода, создается кислая среда благодаря выделениям самого сфагнума, что препятствует развитию грибов и бактерий, разлагающих растительные остатки. Происходит накопление органических веществ в виде торфа. Процесс торфонакопления идет очень медленно, по 1 см за 10 лет. Торф находит разнообразное применение. Издавна его использовали как топливо и на удобрение полей. Однако в последнее время открыты более ценные его свойства. Он оказался хорошим сырьем для получения очень многих полезных и нужных человеку веществ: битумов, восков, лекарственных препаратов, пластмасс, физиологически активных веществ и др. Сфагновый мох является прекрасным упаковочным материалом для фруктов. Сфагномарлевые повязки использовались для перевязки раненых в период первой мировой и Великой Отечественной войн. После соответствующей обработки из торфа получают субстрат для выращивания кормовых дрожжей. По данным научных учреждений, ценность продукции комплексной переработки торфа почти в 10 раз выше, чем при

традиционном использовании в качестве топлива или удобрения.

В список охраняемых видов, занесенных в Красную книгу Республики Беларусь, включено 8 видов моховидных, в том числе 2 вида сфагновых и 5 видов зеленых мхов (1 — из класса Печеночных мхов).

9.2. Отдел Плауновидные

Плауновидные — один из самых древних отделов высших растений; ископаемые остатки их известны, начиная с силурийского периода палеозойской эры. Большинство вымерших форм — древесные растения, современные же плауновидные являются травянистыми растениями.

Наиболее известны среди них представители рода Плаун.

Плауны — это многолетние травянистые растения со стелющимися и приподнимающимися побегами, ветвящимися вильчато (дихотомически). Листья простые, цельные, ланцетной или линейной, иногда треугольной формы, у некоторых заостренные на конце. Расположение листьев очередное, реже супротивное. От стеблей отходят придаточные корни, которые ветвятся вильчато, как и побеги.

Размножаются плауны при помощи спор; которые образуются в спорангиях. У большинства видов, например у часто встречающегося плауна булавовидного, на концах некоторых побегов летом образуются спороносные колоски, которые состоят из листочков, несущих спорангии. В спорангиях созревают споры. Они представляют собой клетки тетраэдрической формы, имеющие две оболочки: внутреннюю и наружную с шиповатой поверхностью. Споры образуются в результате мейотического деления, поэтому они содержат гаплоидный набор хромосом. Следовательно, само растение является спорофитом, а из споры вырастает гаметофит. Его называют *заростком*. Живет заросток независимо от спорофита, у одних видов частично, у большинства полностью погружен в почву и питается гетеротрофно благодаря симбиозу с грибами, гифы которых проникают в наружные клетки заростка.

У плауна булавовидного мелкий (2 — 5 мм) подземный заросток имеет форму игрушечного "волчка". Развивается он очень медленно: от прорастания споры до появления проростка над землей проходит 15 и более лет. На гаметофите формируются антеридии и архегонии. При наличии влаги в окружающей среде сперматозоиды выходят из

антеридия и подплывают к архегониям, где и происходит оплодотворение находящейся внутри архегония яйцеклетки. Из образовавшейся зиготы формируется зародыш спорофита, который находится внутри гаметофита и питается за его счет. По мере дальнейшего развития зародыша образуется проросток, который пробивается на поверхность почвы в виде олиственного стебелька. От основания побега вырастает придаточный корень, и спорофит начинает самостоятельную жизнь, заросток отмирает.

Практическое значение плаунов невелико. Их споры используются в медицине при пролежнях и в качестве детской присыпки. Заготавливая лекарственное сырье, нужно аккуратно срезать зрелые споронные колоски, не повреждая само растение, которое может жить очень долго, до 100 и более лет. Если же растение вырвать с корнями, то в связи с особенностями жизненного цикла оно на данном месте может вовсе не возобновиться. Плетение венков и гирлянд из плаунов недопустимо.

Из плауновидных в Красную книгу занесены баранец обыкновенный, ликоподиелла заливаемая, а также полушник озерный.

9.3. Отдел Хвощевидные

Самые древние ископаемые остатки хвощевидных известны из девонского периода палеозойской эры. Пережив свой расцвет в палеозое, хвощевидные постепенно вымирали и в настоящее время они представлены на Земле только одним родом — Хвощ, в составе которого насчитывается около 16 — 32 видов.

Многие хвощи растут на полях, лугах, болотах, у воды по берегам водоемов, реже на сухих песчаных почвах в сосновых лесах.

Хвощи характеризуются рядом отличительных признаков внешнего строения. На стебле вздутые узлы чередуются с ребристыми междоузлиями, от чего стебель кажется членистым. К узлам прикрепляются мутовки боковых веточек. Листья также расположены мутовчато, причем они сростаются между собой почти до самой верхушки. Остаются свободными только небольшие зубчики по краю листового влагалища, охватывающего основание междоузлия стебля. Лист хвощей утратил способность к фотосинтезу, эта функция перешла к стеблю.

Стебли имеют зеленую окраску, в них хорошо развита ассимилирующая ткань — хлоренхима. Имеются в стебле также участки механической ткани и сосудисто-волоконистые проводящие пучки, расположенные по кругу вокруг центральной полости стебля. Снаружи стебель покрыт кожицей, клетки ее пропитаны кремнеземом, отчего побеги хвощей жесткие. Подземная часть образована корневищами, которые несут в узлах придаточные корни. Кроме того, могут образоваться небольшие клубеньки, в которых запасается крахмал. С помощью корневищ происходит вегетативное размножение.

У хвощей, как и у плаунов, бесполое размножение осуществляется посредством спор. Споры формируются в спороносных колосках, которые развиваются либо на особых спороносных незеленых побегах (например, у хвоща полевого), либо на обычных зеленых побегах у других видов. Споры хвощей имеют шаровидную форму и несут на своей поверхности два крест-накрест расположенных придатка в виде расширяющихся к концу лент, с помощью которых они сцепляются в кучки и распространяются ветром. Из спор вырастают автотрофные зеленые заростки в виде маленькой (менее 1 см) лопастной пластинки с ризоидами. На одном и том же, реже на разных заростках образуются антеридии и архегонии, в которых формируются гаметы. При наличии влажной среды происходит оплодотворение, образуется зигота, из которой развивается зародыш, дающий начало новому растению.

Практическое значение хвощей невелико. Хвощ полевой применяется как лекарственное растение, его используют в качестве кровеостанавливающего и мочегонного средства. Стебли разных видов, особенно хвоща зимующего, можно использовать для полировки мебели, чистки посуды.

Некоторые хвощи (например, хвощ болотный) ядовиты для животных. Другие являются трудно искоренимыми сорняками полей, особенно на кислых почвах (хвощ полевой). Хвощ большой и хвощ пестрый — охраняемые виды белорусской флоры.

9.4. Отдел Папоротниковидные

Папоротниковидные являются одной из древнейших групп высших растений, геологическая история которой прослеживается, начиная с девонского периода палеозойской эры. Хотя расцвет этого отдела, подобно двум преды-

душим, приходился на палеозойскую эру, к настоящему времени папоротниковидные смогли приспособиться к разнообразным условиям обитания и сохранили огромное разнообразие жизненных форм и видов, число которых не менее 10 тыс.

Папоротниковидные широко распространены по всему земному шару и встречаются от пустынь и тропических лесов до болот умеренной зоны. Среди них большинство наземные растения, однако есть и водные формы, а в тропических лесах немало эпифитов, растущих на стволах и ветвях деревьев. В тропических районах встречаются древовидные папоротники, достигающие в высоту 20 — 25 м при диаметре ствола до 0,5 м. В умеренных широтах произрастают только травянистые многолетние папоротники. Исключением являются сальвиния плавающая — водное однолетнее травянистое растение, относящееся к особой группе среди папоротниковидных. Этот реликтовый вид занесен в Красную книгу Республики Беларусь. Остановимся на характеристике типичных папоротников на примере представителей, встречающихся в умеренных широтах Северного полушария.

Папоротники растут в сырых тенистых лесах, по лесным оврагам, кустарникам, сырым лугам, на кочках по болотам, некоторые виды встречаются в сухих сосняках (например, папоротник орляк обыкновенный).

Для папоротников характерно мощное развитие разнообразных по форме и размерам листьев. Обычно листовая пластинка перисто-рассеченная, имеет общий черешок листа, который прикрепляется к подземному стеблю, представляющему собой корневище. На корневище образуются придаточные корни, а также разнообразные волоски и чешуйки. Листья у папоротников растут своей верхушкой, подобно стеблям; формирование листа происходит медленно. Молодой лист вначале улиткообразно свернут и скрыт под поверхностью почвы. По мере роста лист разворачивается и на третий год полностью распрямляется.

У большинства папоротников листья помимо своих основных функций (фотосинтез, транспирация) выполняют роль органов спорообразования. На нижней стороне листьев летом образуются кучки спорангиев, покрытых покрывальцем. Это так называемые *сорусы*. Они имеют вид буроватых бугорков почковидной или продолговатой формы, иногда они сливаются в сплошной ряд по краю листовой пластинки, например у орляка. В спорангиях форми-

руются споры. После их созревания спорангии растрескиваются с помощью специального приспособления — кольца; легкие пылевидные споры подхватываются и переносятся ветром. Из них при наличии благоприятных условий на почве вырастают заростки в виде сердцевидных зеленых пластинок около 1 см в диаметре. На заростке образуются антеридии и архегонии, а в них соответственно многожгутиковые сперматозоиды и неподвижные яйцеклетки. С помощью воды сперматозоиды переносятся к архегониям, где происходит слияние гамет с образованием зиготы. Из нее развивается зародыш, который дает начало взрослому растению (рис. 9.2). Некоторые папоротники используются человеком в пищу (молодые листья, корневища), в качестве



Рис. 9.2. Цикл развития папоротника:

1 — взрослое растение (спорофит); 2 — сорус (в разрезе); 3 — вскрывшийся спорангий; 4 — споры; 5 — проросшая спора; 6 — заросток (гаметофит); 7 — зрелый антеридий; 8 — зрелый архегоний; 9 — зигота внутри архегония; 10 — начало развития зародыша; 11 — молодой спорофит на заростке

лекарственного сырья, как декоративные растения, например нефролепис, адиантум, асплениум и др. В Красную книгу Республики Беларусь занесено 7 видов папоротниковидных, в том числе такие редкие, как чистоус величавый, многоножка обыкновенная, костенец постенный и др.

Таким образом, рассмотренные три отдела высших растений — Плауновидные, Хвощевидные и Папоротниковидные — имеют много общих черт: 1) преобладание в жизненном цикле бесполого поколения (спорофита); 2) чередование его с половым поколением (гаметофитом), живущим самостоятельно; 3) бесполое размножение посредством спор; 4) слияние внутри архегония неподвижной яйцеклетки с подвижным сперматозоидом, которое возможно только при наличии воды. Последнее условие в значительной мере ограничивает возможности широкого распространения этих растений по различным экологическим нишам.

Отделы Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные и Папоротниковидные составляют группу высших споровых растений, так как размножение и распространение их представителей осуществляется с помощью спор. Более высокоорганизованными по сравнению со споровыми являются семенные растения, куда относятся отделы Голосеменные и Покрытосеменные, или Цветковые.

9.5. Отдел Голосеменные

Голосеменные возникли в девонский период палеозойской эры. В мезозойскую эру они достигли расцвета, но уже с середины мелового периода уступили свое господствующее положение покрытосеменным. В настоящее время насчитывается более 700 видов голосеменных, однако, несмотря на относительно малую численность видового состава, голосеменные широко распространены по всему земному шару и играют большую роль в растительном покрове, образуя леса на огромных пространствах, особенно в умеренной полосе Северного полушария.

Характерной особенностью голосеменных является наличие семян, не защищенных стенками плода, как у покрытосеменных, а расположенных открыто, чаще всего на семенных чешуях, собранных в шишку. Очень важным приспособлением к условиям наземного существования явилось появление пыльцы с образованием пыльцевой трубки при ее прорастании. Это обеспечивает доставку

мужских гамет к женским и независимость процесса оплодотворения от наличия воды. Все голосеменные являются древесными растениями (деревья либо кустарники). У них имеется хорошо развитый стебель, листья и корневая система, образованная главным и боковыми корнями.

Отдел Голосеменные включает шесть классов, из них четыре представлены и ныне живущими растениями. В школьном курсе рассматривается только один класс — Хвойные, в котором насчитывается около 560 современных видов.

К хвойным относятся такие широко известные роды, как сосна, ель, пихта, лиственница, можжевельник, кипарис, и менее известные гиганты растительного мира — секвойи, таксодиумы и др. У хвойных прямостоячие стволы покрыты чешуйчатой коркой. На поперечном разрезе стебля хвойных видна относительно тонкая кора, затем расположен массивный древесинный цилиндр и в центре стебля едва различима сердцевина. Древесинный цилиндр образован главным образом трахеидами, которые образуют ясно выраженные годовичные кольца прироста. По ним можно определить возраст дерева. В коре и древесине многих хвойных имеются смоляные ходы, в которых находятся эфирные масла, смолы и бальзамы. Эти вещества широко используются человеком для различных целей.

Игловидные листья, называемые хвоей, у большинства хвойных плотные, кожистые и жесткие, не опадающие ежегодно (вечнозеленые), однако есть и листопадные формы, например лиственница. Хвоинки покрыты толстым слоем кутикулы, клетки кожицы мелкие, с утолщенными стенками. Устьица погружены в углубления, которые заполнены воском. Все это содействует уменьшению испарения воды.

Наиболее широко распространенными представителями хвойных в средней полосе европейской части СНГ являются сосна обыкновенная и ель обыкновенная, или европейская. Листья у сосны сидят попарно на укороченных побегах. У ели укороченных побегов нет, листья расположены поодиночке на обычных, удлинённых побегах. Вблизи верхушек прошлогодних побегов у сосны обыкновенной появляются весной зеленоватые эллипсоидные шишечки, сидящие группами. Это мужские шишки длиной 4 — 6 мм и диаметром 3 — 4 мм. На оси такой шишки расположены многочисленные чешуйчатые листочки, несущие на нижней стороне по два пыльцевых мешка. В них образуются пыльцевые зерна. Каждое пыльцевое зерно снабжено двумя воздушными мешками по бокам, что облегчает перенос пыльцы ветром. В пыльцевом

зерне имеются клетки, одна из которых впоследствии при попадании на семяпочку дает начало пыльцевой трубке, другая, делясь, формирует два спермия. Помимо мужских у сосны имеются также женские шишки, расположенные на тех же растениях, что и мужские, только на других побегах. В первый год развития молодая женская шишка имеет красноватый цвет. На своей оси она несет мелкие прозрачные кроющиеся чешуйки, в пазухе которых сидят плотные массивные, впоследствии одревесневающие семенные чешуи. На их верхней стороне ближе к основанию образуется по две семяпочки (семязачатки). В семяпочке развиваются первичный эндосперм, два очень упрощенных архегония с одной хорошо развитой яйцеклеткой в каждом. Снаружи семяпочка защищена покровом — интегументом, на верхушке которого имеется отверстие — это пыльцевход, или микропиле. Через него попавшая на семяпочку пыльца втягивается внутрь, где и прорастает, образуя пыльцевую трубку. Образовавшиеся к тому времени спермии проникают по пыльцевой трубке к архегониям. Один из спермиев сливается с одной из яйцеклеток, другой погибает. Образовавшаяся зигота начинает делиться, и постепенно формируется зародыш семени, а вся семяпочка превращается в семя. Семена у сосны созревают на второй год. У зрелого семени сосны обыкновенной есть крыловидный придаток. Он отслаивается от семенной чешуи. У сосны сибирской, неправильно именуемой сибирским кедром, семена бескрылые. Их неверно называть орешками, ведь

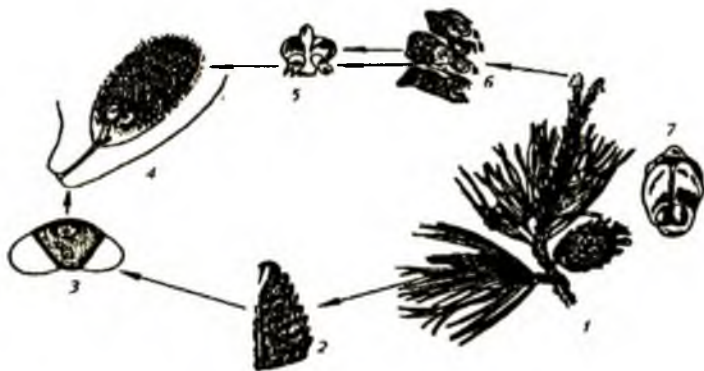


Рис. 9.3. Сосна обыкновенная:

- 1 — ветка с шишками; 2 — мужская шишка в разрезе; 3 — пыльца;
4 — семяпочка в разрезе; 5 — семенная чешуя с семяпочками;
6 — женская шишка в разрезе; 7 — семенная чешуя с семенами

орех — это плод, а у голосеменных плодов нет. К моменту созревания семян чешуи шишки, до того плотно сомкнутые, раздвигаются, семена легко высыпаются и, подхваченные ветром, могут переноситься на значительные расстояния от материнского растения (рис. 9.3).

Хвойные играют большую роль в природе. Некоторые из них являются важнейшими лесообразующими породами: сосна обыкновенная, сосна сибирская (кедровая), ель обыкновенная, или европейская, ель сибирская, пихта сибирская, лиственница сибирская, лиственница даурская. Некоторые виды можжевельника входят в состав подлеска, другие являются характерными обитателями каменистых горных склонов и скал.

По своему значению в практической деятельности человека хвойные занимают второе место после покрытосеменных растений. Они используются как строительный материал, в мебельном производстве, в целлюлознобумажной промышленности, в качестве сырья для получения лаков, пластмасс, канифоли, скипидара, сургуча, спирта, бальзамов, эфирных масел для мыловаренной и парфюмерной промышленности, лекарственных, дубильных и ряда других ценных веществ. Некоторые хвойные культивируются как декоративные растения (кипарисы, туи, пихты, ели колючая и Энгельманна, известные под названием "голубая ель", тисс ягодный, кедры, криптомерия японская и др.). Бескрылые семена некоторых сосен (сибирской, корейской, итальянской, низкорослой) съедобны.

Пихта белая занесена в Красную книгу Беларуси.

9.6. Отдел Покрытосеменные (Цветковые)

Покрытосеменные являются самой совершенной и самой многочисленной группой высших растений, насчитывающей не менее 250 тыс. видов. Они занимают господствующее положение на суше, встречаются в самых различных местообитаниях во всех климатических зонах и на всех континентах. Среди них имеются деревья, кустарники, однолетние и многолетние травы, лианы и эпифиты, наземные и водные растения, автотрофы и гетеротрофы.

Покрытосеменные характеризуются целым рядом особенностей, которые способствовали столь широкому распространению и завоеванию суши. У них имеется цветок, который наилучшим образом приспособлен для размноже-

ния. В нем протекают процессы спорообразования, формирования гаметофитов и гамет, оплодотворения. Эти процессы тесно взаимосвязаны и завершаются образованием семян, заключенных внутри плода. Эволюция цветка шла в направлении выработки разнообразных приспособлений к опылению с помощью насекомых, ветра, воды и других агентов. Очень важной особенностью является наличие завязи пестика, которая защищает расположенные в ней семечки и затем дает начало плоду. Плод создает защиту семенам и обеспечивает их распространение, которое у разных растений происходит с помощью различных посредников (птиц, млекопитающих, муравьев и других животных), а также при помощи ветра, воды и др.

Характерной особенностью покрытосеменных растений является процесс двойного оплодотворения, в результате которого образуется диплоидная зигота, дающая начало зародышу, и триплоидная клетка, из которой появляется особая питательная ткань — эндосперм. У голосеменных растений эндосперм образуется в семечке до оплодотворения независимо от того, возникает ли в нем необходимость, т. е. сформируется зародыш или нет. У покрытосеменных же параллельное развитие зародыша и эндосперма протекает более сбалансированно и позволяет избежать ненужной траты пластических веществ в том случае, если не образуется зигота.

По сравнению с голосеменными у покрытосеменных более совершенна проводящая система. У большинства из них в древесине имеются настоящие сосуды, а ситовидные трубки луба снабжены клетками-спутницами. Это обеспечивает более успешное проведение веществ по древесине и лубу и передачу их другим тканям. Совокупность перечисленных признаков позволила покрытосеменным, несмотря на их относительно молодой геологический возраст (они возникли в начале или середине мезозоя), занять господствующее положение в составе растительных сообществ, оттеснив на второй план голосеменные и споровые растения.

Покрытосеменные делятся на два класса: Двудольные и Однодольные. Представители этих классов различаются прежде всего строением семян. Зародыш семени двудольных имеет две семядоли, зародыш семени однодольных — одну. Отсюда и название классов. Другие различия между ними определяются комплексом признаков.

Для двудольных характерны следующие признаки:

1) стержневая корневая система, образованная главным и боковыми корнями;

2) стебель, способный ко вторичному утолщению, проводящие пучки, имеющие камбий, расположенные по кругу;

3) листья, разнообразные по форме и рассечению, часто с черешком, прилистниками, с перистым или пальчатым жилкованием;

4) цветки пяти-, реже четырехчленные.

Однодольные в отличие от двудольных имеют другие признаки:

1) мочковатую корневую систему, образованную преимущественно придаточными корнями;

2) стебель, не способный ко вторичному утолщению, ветвится редко; проводящие пучки без камбия, разбросаны по всему стеблю;

3) листья простые, цельнокрайние, обычно без черешка и прилистников, часто с влагалищем, параллельным или дуговидным жилкованием;

4) цветки обычно трехчленные, реже двух- или четырехчленные.

Однако как среди двудольных, так и среди однодольных встречаются растения, у которых отдельные признаки не совпадают с перечисленными. Так, например, представитель двудольных — подорожник имеет дуговидное жилкование и мочковатую корневую систему, а у вороньего глаза из однодольных жилкование листа перистое. Поэтому судить о принадлежности растения к тому или иному классу можно только с учетом совокупности признаков.

Классы Двудольные и Однодольные делятся на семейства. Растения каждого семейства имеют общие признаки. У покрытосеменных прежде всего учитываются особенности строения цветка и плода, а также признаки внешнего и внутреннего строения вегетативных органов, строение пыльцы и др.

Класс Двудольные. К этому классу относится свыше четырехсот семейств, из которых рассмотрим следующие: Крестоцветные, Розоцветные, Бобовые, Пасленовые и Сложноцветные.

Семейство Крестоцветные, или *Капустные*, насчитывает свыше 3200 видов, распространенных преимущественно в умеренных широтах Северного полушария, но особенно большое разнообразие их в странах Средиземноморья, некоторые виды и роды приурочены только к

определенным районам Южного полушария. Преобладающее большинство крестоцветных — это многолетние, двулетние и однолетние травянистые растения с очередными листьями без прилистников, иногда образуется прикорневая розетка. Стебли обычно прямостоячие, голые или опушенные простыми или ветвистыми, иногда железистыми волосками.

Очень характерно строение цветка крестоцветных. Чашечка состоит из четырех чашелистиков, венчик из четырех лепестков, расположенных крестообразно, 2 наружные тычинки короткие и 4 внутренние более длинные окружают пестик. Цветки собраны в соцветие кисть, реже образуется щитковидное или метельчатое соцветие.

Плод у крестоцветных — стручок или стручочек. Обычно плод раскрывается двумя створками, тогда внутри плода видна перегородка, на которой расположены семена. Иногда плод не раскрывается, а разламывается на отдельные членики по перетяжкам (у редьки дикой).

К семейству Крестоцветные относится целый ряд полезных для человека растений: пищевых, кормовых, масличных, лекарственных, декоративных и др. Первое место среди пищевых растений принадлежит, несомненно, капусте. Она введена в культуру с незапамятных времен. В результате целенаправленного отбора человеком выведено огромное разнообразие форм капусты. Наиболее известны такие разновидности: белокочанная, краснокочанная, цветная, брюссельская, кольраби. К пищевым также относятся брюква, редька, репа, редис, хрен, кресс-салат; кормовые — турнепс, рапс, брюква; масличные — рапс, горчица сарептская, рыжик; лекарственные — пастушья сумка, желтушник; декоративные — левкой, алиссум, гесперис (ночная красавица), иберийка (иберис). Много сорняков: редька дикая, ярутка полевая, пастушья сумка, желтушник левкойный.

В Красную книгу Беларуси занесены зубянка клубненосная, лунник оживающий, ярутка альпийская.

Семейство Розоцветные включает свыше 3 тыс. видов, встречающихся по всему земному шару, но особенно богато представлены розоцветные в умеренных и субтропических районах Северного полушария. Они входят в состав самых различных растительных сообществ как на равнинных территориях, так и в горах. Розоцветные разнообразны по жизненным формам: деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы с прямостоячими,

стелющимися, ползучими, цепляющимися побегами. Листья простые или сложные, часто с прилистниками, листовое расположение очередное, реже супротивное.

В цветке розоцветных имеется чашечка, образованная пятью чашелистиками, венчик, состоящий из пяти лепестков, обычно ярко окрашенных, большое количество тычинок, обычно кратное числу лепестков, расположенных в несколько кругов, и от одного до многих пестиков. Очень характерно для этого семейства разросшееся цветоложе — вогнутое, бокаловидное или блюдцевидное, которое часто принимает участие в образовании плода, прирастая к завязи (яблоня, груша), либо плоды остаются свободными и располагаются на разросшемся цветоложе (у земляники, малины) или внутри на стенках бокаловидного цветоложа (у розы).

Цветки розоцветных часто образуют соцветия: кисть, щиток, зонтик, метелка. Опыление у большинства видов происходит с помощью насекомых, собирающих пыльцу и нектар.

Плоды у розоцветных очень разнообразны: сухие — листовки, орешки; сочные — костянки (одиночные или сборные), яблоко. Их распространению способствуют различные приспособления: яркая окраска и сочная мякоть привлекают различных животных, которые поедают плоды, однако семена после прохождения через пищеварительный тракт остаются всхожими. В других случаях при плодах сохраняются перисто-волосистые столбики, которые могут служить прицепками (у гравилата); той же цели служат и крючковидные выросты цветоложа (у репешка).

Розоцветные имеют большое практическое значение. Многие из них являются широко распространенными плодово-ягодными культурами: яблоня, груша, вишня, черешня, слива, айва, абрикос, персик, малина, ежевика, земляника садовая, которую чаще называют клубникой, и др. Целый ряд розоцветных выращивается в качестве декоративных растений: виды розы, спиреи, боярышника, рябины, кизильника. Некоторые представители розоцветных используются как лекарственные растения: лавровишня, лапчатка прямостоячая (калган), боярышник, кровохлебка; служат источником получения витаминов: плоды шиповника, рябины. Из цветков розы дамасской (казанлыкской) получают эфирное масло, которое применяется в парфюмерной промышленности.

Из дикорастущих видов наиболее обычны у нас разные виды лапчатки (гусиная, прямостоячая, серебристая и др.), сабельник болотный, гравилат речной и городской, манжетки, земляника лесная, таволга вязолистная. Волжанка двудомная, кизильник алаунский, лапчатка скальная, слива колючая и морошка приземистая занесены в Красную книгу Беларуси.

Семейство Бобовые насчитывает около 12 — 18 тыс. видов, распространенных по всему земному шару от Арктики до антарктических островов. По широте распространения они уступают только злакам. Среди бобовых встречаются деревья, кустарники, полукустарники, но большинство представителей являются многолетними либо однолетними травами. Древесные формы сосредоточены преимущественно в субтропических и тропических районах, а травы — в умеренной зоне, где входят в состав различных сообществ в лесах, на лугах, болотах, но не поселяются в водоемах.

У бобовых сложные листья с прилистниками, редко листья простые (дрок). У некоторых видов часть листочка сложного листа превращена в усики, при помощи которых стебли цепляются за какую-либо опору (горох, чина, горошек). На корнях большинства бобовых имеются клубеньки различной формы и размеров. Они возникают вследствие внедрения в ткани корня азотфиксирующих бактерий из рода ризобиум, которые вступают в симбиоз с корнями, вызывая их разрастание.

Для бобовых характерны цветки так называемого мотылькового типа, откуда и пошло второе название семейства — "мотыльковые". У них имеется чашечка, образованная пятью сросшимися чашелистиками, пять лепестков, неодинаковых по форме: более крупный верхний — парус, или флаг, два боковых — крылья, или весла, два нижние, частично сросшихся верхними частями — лодочка. Тычинок 10, из них чаще всего 9 сросшихся нитями в трубочку и одна свободная. Реже все 10 тычинок сросшиеся (люпин) или все свободные (термопсис). Пестик в цветке один. Цветки часто собраны в соцветия: кисть, головку, метелку. Большинство бобовых — перекрестноопыляемые растения. Опыление происходит с помощью насекомых, отдельные виды являются самоопылителями (горох, чечевица, некоторые люпины).

Плод у семейства — боб, раскрывающийся двумя створками, реже он разламывается на отдельные членики (у

сераделлы). Семена без эндосперма, запас питательных веществ сосредоточен в семядолях.

Бобовые имеют большое хозяйственное значение, в первую очередь как источник растительных белков для питания человека и корма для животных. Главными пищевыми культурами являются фасоль, горох, бобы, чечевица, нут; арахис и соя известны как масличные культуры; кормовые — клевер луговой, люцерна посевная, эспарцет посевной, сераделла, вика, малоалкалоидные сорта люпина. Ценным пастбищным растением пустынь и полупустынь является верблюжья колючка. Бобовые находят применение и в медицине (солодка, термописис), в промышленности для получения камеди, которая используется в текстильном и лакокрасочном производстве (астрагалы). Многие бобовые культивируются как декоративные растения: робиния, больше известная под названием "белая акация", караганник древовидный — "желтая акация", на юге — глициния — древесная лиана, из травянистых — фасоль многоцветковая с красными цветками и вьющимися стеблями, чина душистая, называемая обычно душистым горошком, некоторые люпины. Из дрока красильного можно получить желтую краску. Некоторые бобовые занесены в Красную книгу Беларуси: клевер красноватый и клевер люпиновый, дрок германский, чина горная, чина гороховидная, эспарцет песчаный, остролодочник волосистый.

Семейство Пасленовые включает приблизительно 2900 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях обоих полушарий, но наиболее богата пасленовыми Центральная и Южная Америка. Пасленовые преимущественно травянистые растения, реже — кустарники, в тропиках — невысокие деревья с простыми очередными листьями без прилистников.

Цветки пасленовых обычно собраны в соцветие в виде завитка. Снаружи имеется чашечка, сросшаяся из пяти чашелистиков, нередко сохраняющаяся при плодах, как, например, у физалиса (ярко-оранжевый "фонарик"). Венчик образован пятью сросшимися лепестками, тычинок обычно пять, пестик один. Плоды — ягода или коробочка. Коробочки вскрываются растрескиванием на створки (дурман) либо с помощью крышечки (белена).

К семейству Пасленовые относятся ценные пищевые растения: картофель, томат, перец овощной, баклажан. Некоторые пасленовые используются как лекарственные

растения, например белена черная, красавка обыкновенная (беладонна), дурман вонючий и др. К пасленовым относится также род Табак, два вида которого — табак настоящий и табак махорка являются курительными. Махорка служит источником получения лимонной кислоты, а также никотиновых медицинских препаратов — никотиновой кислоты и никотинсульфата, который является эффективным средством борьбы с вредителями культурных растений. Табак душистый, петуния гибридная широко известны как декоративные растения. Из дикорастущих видов в Беларуси произрастают паслен сладко-горький — лазающий полукустарник с яркокрасными плодами — растение ядовитое и сорняк паслен черный, ягоды которого, достигшие полной спелости, съедобны.

Семейство Сложноцветные, или *Астровые*, — самое крупное среди двудольных — насчитывает в своем составе 20 — 25 тыс. видов. Сложноцветные поистине вездесущи, т. е. встречаются там, где вообще могут расти высшие растения. Они занимают самые разнообразные экологические ниши.

Большинство сложноцветных — травы, однако есть в этом обширном семействе кустарники и полукустарники, деревья; последние наиболее часто произрастают на океанических островах.

Наиболее характерный признак сложноцветных — соцветие корзинка, состоящее обычно из многих, очень редко одного-двух цветков. Корзинка окружена снаружи листочками, расположенными рядами или черепицеобразно (как черепица на крыше дома) — это обертка соцветия. Цветки разнообразны по строению и форме (рис. 9.4). Различают трубчатые, воронковидные, настоящие язычковые и ложноязычковые. Трубчатые цветки встречаются чаще других. У них имеется венчик из пяти сросшихся лепестков, с длинной трубкой, чашечка же видоизменена и имеет вид волосков, щетинок, прирастающих к завязи. Пять тычинок каждого цветка спаяны пыльниками в общую трубочку, нити тычинок свободны и прирастают к трубке венчика. В центре цветка находится один пестик с раздвоенным на конце рыльцем. Трубчатые цветки обычно находятся в центральной части корзинки, а по ее периферии расположены воронковидные либо ложноязычковые цветки. Например, у василька краевые воронковидные цветки бесплодны, у них имеется только венчик в виде косо срезанной, зубчатой по краям

воронки. Они служат для привлечения насекомых-опылителей. Ложноязычковые цветки, например у пупавки, имеют венчик в виде плоского язычка с тремя зубчиками на конце (по числу сросшихся лепестков) и пестик; тычинки отсутствуют. В отличие от ложноязычковых, настоящие язычковые цветки никогда не сочетаются в корзинке с другими типами цветков, у них имеется пятичленный спайнолепестный венчик в виде язычка с пятью зубчиками по краю, пять тычинок и пестик.

Плод сложноцветных — семянка, часто снабженная волосками, щетинками, образующими так называемый хохолок. Он облегчает перенос семян ветром (одуванчик, бодяк, осот). Могут быть и другие приспособления к распространению семян, например прицепки (у череды), с помощью которых семянки цепляются за шерсть животных, одежду человека и таким образом распространяются часто на далекие расстояния. Для этой же цели могут служить и крючковидно согнутые на конце листочки обертки, как у лопуха. Огромная плодовитость сложноцветных в сочетании с их неприхотливостью способствовали широкому распространению представителей семейства.

Среди сложноцветных немало полезных для человека растений. Из пищевых хорошо известны такие виды, как подсолнечник однолетний, салат-латук, цикорий обыкновенный, и менее известные культуры — артишок настоящий, эндивий — овощные растения. Топинамбур, или земляная груша, — кормовое и техническое растение. Очень многие сложноцветные используются как лекарственные растения: ромашка аптечная, календула лекарственная, пижма обыкновенная, тысячелистник обыкновенный,



Рис. 9.4. Типы цветков — представителей семейства

Сложноцветные:

- 1 — трубчатый; 2 — воронковидный; 3 — настоящий язычковый цветок; 4 — ложноязычковый

полынь цитварная и полынь горькая, череда, девясил высокий, цмин (бессмертник) песчаный, сушеница топяная, мать-и-мачеха, лопух и многие другие.

Обширна группа декоративных растений: астра китайская, бархатцы, маргаритки, георгины, рудбекия, кореопсис, хризантемы, циннии, цинерария (комнатное растение), нивяник крупноцветковый (садовая ромашка). Из растений, известных под названием далматская, персидская и кавказская ромашка, получают инсектициды — вещества, используемые для уничтожения насекомых. Многие сложноцветные являются трудноискоренимыми сорняками: осот полевой, бодяк полевой, галинзога мелкоцветная и др. Некоторые редкие виды взяты под охрану: арника горная подлежит охране на всей территории СНГ; астра степная, белокопытник гибридный, козелец голый, козелец пурпуровый, пять видов крестовника, лопух дубравный, ромашник щитковый в списке охраняемых видов белорусской флоры. Широко распространенными дикорастущими видами являются одуванчик лекарственный, кульбаба осенняя, нивяник обыкновенный, ромашка непахучая, золотарник обыкновенный (золотая розга), ястребинка волосистая и многие другие.

Класс Однодольные. К данному классу относится более ста семейств, из которых рассмотрим семейства Лилейные и Злаки.

Семейство Лилейные включает 3,5 — 4 тыс. видов растений. Однако по новой классификации цветковых, разработанной А.Л.Тахтаджяном, это обширное семейство разделено на ряд более мелких семейств, а собственно лилейных всего 470 видов. Здесь рассматривается семейство Лилейные в его прежнем объеме.

Лилейные — типичные представители класса Однодольные. Преобладающее большинство их — травянистые растения с видоизмененными подземными побегами в виде корневищ и луковиц. Благодаря этому они приспособились жить в районах с засушливым климатом. Листья лилейных простые, цельные, с параллельным или дуговидным жилкованием.

Цветки обычно крупные, ярко окрашенные, одиночные или собранные в соцветия кисть, колос, метелка, зонтик и др. Околоцветник простой, из шести окрашенных листочков, расположенных в два круга, свободных (тюльпан), либо все шесть листочков сросшиеся в одном круге (ландыш). Тычинок обычно шесть, по три в двух

кругах, пестик один с цельным или трехлопастным рыльцем. В завязи имеются три перегородки, которые разделяют ее на три гнезда. Семяпочки расположены в центральной части на перегородках. Семена с эндоспермом, окружающим зародыш. Плод — коробочка или ягода. Коробочки при созревании растрескиваются на створки, которые отделяются по перегородкам или по стенкам завязи.

К семейству Лилейные относятся многие полезные растения. Из пищевых — лук репчатый, чеснок, лук порей, батун и другие съедобные луки, спаржа. Большую группу составляют декоративные растения: лилии, тюльпаны, гиацинт, красоднев, рябчик, сцилла (пролеска), алоэ, аспарагус и др. Многие виды являются лекарственными растениями: ландыш майский, купена лекарственная, алоэ. Вороний глаз, чемерица — ядовитые растения. В списке охраняемых растений Беларуси — лилия кудреватая, лук медвежий (черемша), тюльпан лесной, гусиный лук луговой и покрывальцевый.

Семейство Злаки, или Мятликовые, — одно из наиболее крупных по видовому составу и самое важное по практическому значению. В нем насчитывается около 10,5 — 11 тыс. видов, довольно равномерно распространенных по всему земному шару. В таких растительных сообществах, как луга, степи, прерии, саванны, пампасы злаки занимают господствующее положение.

По внешнему виду злаки нетрудно отличить от всех других растений. Это одно- или многолетние травянистые растения со стеблями, четко разделенными на узлы и междоузлия, причем узлы обычно слегка вздутые, а междоузлия внутри полые (стебель — соломина). У кукурузы и сахарного тростника, однако, имеется в стеблях сердцевина. Листья злаков состоят из влагалища, охватывающего стебель в виде трубочки, листовой пластинки с параллельным или дуговидным жилкованием и небольшого выроста на границе между влагалищем и листовой пластинкой — язычка, который имеет вид пленочки или пучка волосков. В основании междоузлия находится зона вставочного (интеркалярного) роста, защищенная от попадания влаги влагалищем и язычком. Ветвление стеблей злаков происходит вблизи основания, в так называемой зоне кущения, состоящей из тесно сближенных узлов. В пазухах отходящих от этих узлов листьев закладываются почки, дающие начало боковым побегам. В зависимости

от направления роста побегов формируется дерновина, рыхлый куст или длинное корневище с одиночными надземными побегами. Листья у злаков расположены дурядно.

Злаки — типично ветроопыляемые растения, поэтому в цветке имеется ряд приспособлений к ветроопылению. Околоцветник простой, невзрачный, тычинки с гибкими длинными нитями и качающимися пыльниками, прикрепленными к нити своей серединой; легкая сухая пыльца и перистые рыльца. У некоторых злаков происходит самоопыление.

В цветке обычно имеется один пестик, три тычинки, две цветковые пленки и две цветковые чешуи (рис. 9.5). Цветки собраны в соцветие — простой колос (колосок). Число цветков в колоске варьирует у разных видов от одного (у ячменя) до двух (у ржи) и более (у пшеницы). У основания каждого колоска находится обычно 2 колосковые чешуи. Простые соцветия — колоски — собраны в сложные соцветия типа сложный колос (рожь, пшеница, ячмень), метелка (овес, мятлик), ложный колос, или султан (тимофеевка, лисохвост), початок (кукуруза) — соцветие из пестичных цветков.

Плод у большинства злаков — зерновка. Наибольшую часть зерновки составляет эндосперм, в котором содержатся крахмал, а также белки, жиры, витамины, что и обуславливает огромное практическое значение злаков как пищевых и кормовых растений. Ведущую роль среди культурных злаков в мировом земледелии занимают пшеница, рис, кукуруза и ячмень. Кроме них широко возделываются также овес, рожь, просо, сорго, сахарный тростник, из стеблей которого получают сахар. Ценными кормовыми растениями являются тимофеевка луговая, ежа сборная, костер безостый, плевел многолетний и многоцветковый, лисохвост луговой, в лесостепных и степных районах — житняки.

В качестве газонных растений культивируют некоторые виды плевела, мятлика, овсяницы, полевицы. К декоративным злакам относятся ячмень гривастый, зайцехвостник яйцевидный, трясушка большая, пестролистная разновидность двукисточника тростниковидного (шелковая трава) и др. В субтропиках распространена культура бамбуков — своеобразных злаков с одревесневающим стеблем, часто ветвящимся в верхней части. В тропических и субтропических странах бамбуки широко применяются как строитель-



Рис. 9.5. Простой колос ржи посевной:

- 1 — колосковые чешуи; 2, 3 — нижние и верхние цветковые чешуи;
4 — зачаток цветка; 5 — рыльце пестика; 6 — тычинки

ный и поделочный материал, для лыжных палок и удилиц, для изготовления бумаги. Техническое сорго используется на веники.

Некоторые злаки являются широко распространенными сорняками: пырей ползучий, щетинник сизый и зеленый, ежовник куриное просо, овсюг, костер ржаной и др.

В Красную книгу Беларуси включены кострец Бенеке-на, четыре вида овсяниц и ячменеволоснец европейский.

9.7. Растительные сообщества

Каждый вид растений связан с определенными растительными сообществами, где он находится в тесном единстве с другими организмами и со средой обитания. Факторы среды (свет, температурный режим, кислотность почвы, минеральное питание и т.д.) и конкурентные отношения влияют на распределение растений как на земной поверхности, формируя зоны растительности (леса, тундры, степи, пустыни и др.), так и в пределах сравнительно небольших территорий, влияя на создание определенных растительных сообществ (например, лугов и болот). В сходных экологических условиях эти сочетания повторяются. Так,

на болотах различных географических зон произрастают почти одни и те же виды растений (сфагновый мох, пушица, калужница, частуха), на пойменных лугах — бобовые, осоки и злаки, на песчаных почвах — сосновые леса и т. д. Лишь некоторые территории с крайне неблагоприятными условиями лишены сплошного растительного покрова.

Растительное сообщество — это исторически сложившаяся устойчивая группировка различных видов растений на однородном участке территории, характеризующаяся примерно одинаковой системой взаимоотношений как друг с другом, так и со средой обитания. Такой однотипный участок растительного покрова называют *фитоценозом*. Виды растений имеют неодинаковые требования к среде, поэтому в разных экологических условиях формируется неодинаковый набор видов. Если биологические особенности какого-то вида резко отличаются от экологии других видов, то этот вид вследствие конкуренции за средства жизни выпадает из сообщества и входит в другой, соответствующий ему фитоценоз. Другими словами, в каждом фитоценозе происходит естественный отбор наиболее приспособленных к данным экологическим условиям растений.

К числу фитоценозов относят также и искусственно созданные сообщества (поля, огороды, сады, парки). Такие фитоценозы называются *агрофитоценозами*, или *культурфитоценозами*.

Количество видов, а также особей каждого вида в фитоценозе может быть различно. Виды, встречающиеся в большом количестве и занимающие большую площадь, играют в сообществе ведущую роль (преобладают над другими, доминируют). Их называют доминантами. По доминантным видам каждого яруса составляют название данного фитоценоза. Например, сосновый лес со сплошным покровом почвы из черники называют сосняком черничным, еловый лес со сплошным покровом зеленых мхов — ельником мшистым и т. д.

Практически для каждого фитоценоза характерна надземная и подземная ярусность, т. е. расположение растений на разной высоте. Основная причина, определяющая распределение растений по надземным ярусам, — количество света, обуславливающее особенности температурного режима и режима влажности на разных уровнях над поверхностью почвы в фитоценозе.

В одних и тех же ярусах попадают экологически однородные растения, предъявляющие сходные требования к среде.

Растения разных ярусов оказывают заметное влияние друг на друга.

Растения верхних ярусов более светолюбивые, чем низкорослые, и лучше их приспособлены к колебаниям температуры и влажности воздуха. Они создают под своими кронами условия слабой освещенности и ровного хода режима температуры и влажности. Поэтому нижние ярусы образованы растениями, менее требовательными к освещенности. В свою очередь травянистый покров леса в результате отмирания их листьев, стеблей, корней участвует в процессе почвообразования и тем самым влияет на растения верхнего яруса.

Ярусы хорошо заметны в лесах умеренного пояса. Например, в дубовом лесу выделяют 5—6 ярусов.

Первый (верхний) ярус образуют деревья первой величины. Сюда входят крупные деревья дуба черешчатого 200—300-летнего возраста, высотой до 35—35 м.

Второй ярус — деревья второй величины (клен остролистный, липа мелколистная, вяз шершавый, ясень обыкновенный). Средняя высота этих деревьев 20—25 м, возраст около 150 лет.

Третий ярус — "малорослые" древесные породы: дикая яблоня, дикая груша. Высота не более 10—15 м, хотя возраст может составлять несколько десятилетий.

Четвертый ярус составляет подлесок, представленный кустарниками (лещина, крушина, шиповник, бересклет).

Пятый ярус образован высокими (чистец лесной, крапива, сныть) и низкими (ландыш, копытень, кислица) травами и кустарничками (черника).

Отсюда видно, что в нижнем ярусе, куда проникает всего 1—2 % солнечной радиации, могут произрастать только очень теневыносливые кустарнички и травы. Для многих из них характерна такая адаптивная морфологическая особенность "теневого" растений, как широкая 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, медуницы и др. содержится примерно в 10 раз больше

зеленых пигментов, чем у травянистых растений открытых мест.

Нормальному развитию дубравных трав способствует также своеобразный сезонный ритм фотосинтеза: основная фотосинтетическая работа совершается у них в начале вегетации, в ранне-весенний 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 *эфемероиды* — 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. Следовательно, этот весенний пик фотосинтетической деятельности дубравных трав представляет собой своеобразную сезонную адаптацию, обеспечивающую их теневыносливость, возможность роста в самых затемненных участках дубравы.

Ярусное расположение в пространстве можно наблюдать не только в надземной, но и в подземной сфере лесного сообщества. Разная глубина проникновения и размещения активной части корневых систем обеспечивает соответствующую ярусность подземных органов: глубже всего расположены корни деревьев первого яруса, а наиболее поверхностно — корни травянистых растений. Такое расположение корневой системы позволяет растениям поглощать воду и растворенные минеральные соли из различных слоев почвы.

Ярусность представляет одну из основных особенностей фитоценоза, возникшую в процессе естественного отбора различных жизненных форм для совместной жизни. Правда, в тропиках, субтропиках, степях и лугах ярусность не выражена или проявлена слабо.

В состав каждого сообщества входит в среднем 30 — 50 видов сосудистых растений, а также множество видов мхов, лишайников, водорослей, грибов, бактерий. По своим биологическим особенностям одни из них — автотрофы — обеспечивают органическими веществами и энергией все живые организмы фитоценоза; другие — гетеротрофы — живут за счет этих веществ. Следовательно, растительное сообщество, тесно связанное со всеми обитающими в нем организмами, в том числе и с беспозвоночными и позвоночными животными, создает единую цепь круговорота веществ и энергии в природе. Этот круговорот осуществляет-

ся через пищевые и другие связи. Растения поглощают из почвы воду и растворенные в ней минеральные соли, а сами обогащают ее органическими веществами; из воздуха поглощают диоксид углерода и выделяют в атмосферу кислород, необходимый для подавляющего большинства живых организмов; увлажняют воздух в результате транспирации воды.

Животные в свою очередь, поедая растения целиком или отдельные их органы, воздействуют на почву и видоизменяют среду, оказывая огромное влияние на растительный покров. Они играют также определенную положительную роль в улучшении жизненных процессов и репродуктивной функции растений. Например, опыление цветковых растений с помощью насекомых или перенос животными растительных зачатков (спор, пыльцы, семян, плодов) способствует расширению их ареала.

Таким образом, каждое растительное сообщество характеризуется определенным видовым составом, жизненными формами (деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички, травы), характером местообитания, географическим положением, хозяйственной продуктивностью и динамикой (суточными, сезонными и годичными изменениями).

Сезонные изменения растительных сообществ обусловлены климатической ритмикой (сменой времен года) и относятся к числу наиболее общих явлений в живой природе. В сезонном развитии, например, дубравы можно различать несколько периодов.

Признаки весны появляются сразу после таяния основной массы снега, т.е. в начале — середине апреля. В травяном покрове появляются первые ростки ранневесенних видов (черемша, хохлатка, гусиный лук, чистяк и др.) и вскоре начинается их цветение. Появляются из-под снега перезимовавшие листья копытня, осоки волосистой и некоторых других трав, сохраняющих на зиму зеленые листья.

Переходный период приходится на конец весны — начало лета. Постепенное прогревание различных корнеобитаемых горизонтов почвы (сверху вниз) сопровождается на первых порах неравномерным ростом растений различных ярусов: первыми трогаются в рост травы, корни которых располагаются в хорошо прогретых верхних горизонтах почвы, затем распускаются почки у кустарников и подроста, и лишь спустя несколько дней трогаются в рост деревья. Большой запас влаги в почве, повышенная температура и влажность воздуха в этот период создают для

растений весьма благоприятные условия. В это время под пологом леса цветет наибольшее число видов.

Лето характеризуется в основном теплой погодой. Под пологом дубравы царит глубокая тень. Молодая листва древесных пород расходует много влаги на испарение, поэтому идет быстрое иссушение почвы и к середине лета легкодоступная влага в верхних горизонтах почвы исчерпывается. Рост многих растений замедляется, резко сокращается число цветущих видов. Вторая половина лета и ранняя осень — период созревания плодов и семян у большинства растений и накопления питательных веществ в их тканях.

Осенью заметны признаки подготовки к зиме. С наступлением похолодания и сокращением светового дня происходит пожелтение листьев, формируются зимующие почки и одревесневают побеги на деревьях; идет усиленный отток веществ из листьев в стебли, корни и другие зимующие органы (клубни, луковицы, корневища). Глубокой осенью отмирают надземные органы травянистых многолетников, заканчивается листопад у древесных и кустарниковых пород.

Зимой деревья и кустарники находятся в состоянии покоя.

Сезонные изменения фитоценоза позволяют существовать вместе большему числу видов растений, чем могло бы существовать в том случае, если бы все растения в сообществе развивались одновременно.

Изучение сезонной ритмики растительного сообщества представляет не только научный, но и практический интерес, например, при организации сенокосного и пастбищного хозяйства. Известно, что накопление питательных веществ в растениях тесно связано с циклами сезонного развития. К моменту цветения в растениях отмечается наибольшее количество протеина — важнейшего элемента корма животных, а в период плодоношения происходит массовый отток питательных веществ из листьев в семена. Листья и стебли при этом грубеют и их питательная ценность снижается. Поэтому определение оптимального срока первого скашивания производится с учетом сезонной ритмики преобладающих по массе растений. В случае, когда создается искусственный сенокос с несколькими видами многолетних трав, то в состав травосмеси стараются включить растения со сходными циклами сезонного развития, чтобы их цветение было более или менее одновременным.

Динамичность растительного сообщества особенно четко проявляется при изменении климата на данной террито-

рии, почвенно-грунтовых условий (заболачивание, засоление), хозяйственной деятельности человека (вырубка лесов, орошение земель в засушливых районах, осушение болот, внесение удобрений на луга, распашка, усиленный выпас и т.д.). Все это нарушает сложившийся видовой состав сообщества и приводит к его глубокой перестройке, к смене одного сообщества другим.

Например, после вырубки леса или лесного пожара в бессточных или слабосточных понижениях, где грунтовые воды лежат неглубоко, начинаются процессы заболачивания. В результате переувлажнения субстрата ухудшается аэрация и угнетается деятельность микроорганизмов. Процессы окисления затухают, что приводит к накоплению органических остатков. В связи с изменением экологических условий поселяются влаголюбивые виды растений. Первым признаком заболачивания является 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 веществ. В результате создаются благоприятные условия для поселения сфагнома, который влечет за собой торфонакопление.

По мере накопления торфа поверхность болота повышается, условия питания ухудшаются, поскольку растения удаляются от минерального грунта и основную роль в питании играет атмосферная влага. Формирование древесного яруса из сосны и покрова из осоки и сфагнома — свидетельство перехода от низинного болота к верховому.

Будучи приуроченными к определенным условиям среды, фитоценозы могут служить индикаторами почвенных условий, климатических особенностей, глубины залегания, степени и характера засоления грунтовых вод, наличия определенных химических элементов и соединений. По характеру фитоценозов можно судить об имевших место на данной территории пожарах, вырубках леса, сильного выпаса, о продолжительности заливания участка полыми водами реки и т.д.

Знание законов организации растительных сообществ является базой научно обоснованной системы их рационального использования, повышения продуктивности и охраны. На знании этих законов в Республике Беларусь разработан комплекс мероприятий, направленных на сохранение и восстановление лесов на вырубках, уменьшение

загрязнения воздуха и воды промышленными отходами, сокращение применения различных ядохимикатов в сельском хозяйстве, широкое применение безвредных для природы методов борьбы с насекомыми, сорняками и болезнями культурных растений, что позволит полнее удовлетворить потребности человека.

Глава 10. ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ. ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ

Мир животных велик и разнообразен. К настоящему времени описано более 1,5 млн разнообразных видов животных, приспособленных к жизни на поверхности суши, в почве, пресной и морской водах, в воздушной среде. Значение животных в природе огромно. Вместе с другими живыми организмами они участвуют в общебиосферных процессах, обеспечивающих течение биологического круговорота веществ. Являясь в своем подавляющем большинстве потребителями органического вещества, т. е. консументами, они ускоряют биологический круговорот и способствуют перераспределению органического вещества и энергии в биосфере. Причем колесо биологического круговорота "крутится" тем быстрее, чем меньше организм.

Значительная роль животных в жизни человека связана прежде всего с использованием многих видов в качестве объектов питания. Животные обогащают рацион человека высококалорийными, легко усвояемыми полноценными белками. Из позвоночных в пищу употребляются главным образом ракообразные (раки, крабы, креветки) и моллюски (устрицы, мидии, гребешки, кальмары, осьминоги). Жители прибрежных и островных государств широко используют в пищу иглокожих (морских ежей, голотурий), кольчатых червей. Промысел морских беспозвоночных составляет около 10 % мировой добычи рыбы.

Как и беспозвоночные, крупные позвоночные животные используются в питании человека. Среди них рыбы представляют единственный класс животных, добыча которых путем ловли (а не рыборазведения) в Мировом океане обеспечивает до 20 % рациона животных белков человека. Ежегодно рыб вместе с беспозвоночными добывается около 70 млн т. Основу морского промысла составляют тресковые, сельдевые, анчоусовые, камбаловые, скумбриевые, а во многих странах и проходные рыбы — кета, горбуша, осетровые.

Основными объектами рыборазведения в пресных водах являются карп, карась, толстолобик, белый амур, щука, судак, форель. Растительноядных рыб используют и как биологических мелиораторов (белый амур, белый толстолобик).

Охотничье-промысловые птицы и млекопитающие являются ценным и питательным мясом. Но основную массу животного белка обеспечивают домашние животные — птицы и млекопитающие. Последние составляют свыше 60 % среди прирученных человеком животных. Пушно-меховое сырье поставляют многие виды зверей: соболь, куница, белка, бобр, песец, лисица, калан, котик.

Насекомые в природе являются опылителями цветковых растений и

находят применение в таких отраслях хозяйства, как шелководство, пчеловодство.

Известны животные, наносящие ущерб хозяйственной деятельности человека. Так, многие виды насекомых, клещей, грызунов в период избышек массового размножения причиняют большой ущерб сельскохозяйственным культурам. Один из наиболее опасных видов насекомых-вредителей, приносящих огромные убытки, — саранча на Африканском континенте. Кроме того, некоторые виды насекомых являются паразитами, возбудителями и переносчиками возбудителей болезней. В частности, дизентерия, сонная болезнь, малярия вызываются паразитическими одноклеточными. Хранителями и переносчиками возбудителей болезней служат кровососущие насекомые, клещи и блохи. Ощутимый вред здоровью человека и животных наносят паразитические черви, ядовитые животные.

Животный мир оказывает огромное влияние на жизнь биосферы и поэтому требует уделять пристальное внимание проблеме его охраны. Разрушение среды обитания и загрязнение биосферы наносят непоправимый ущерб животному миру. Многие виды животных в результате прямого истребления и ряда косвенных причин уже исчезли. Значительной части животных угрожает такая же участь, о чем свидетельствует перечень видов, внесенных в Красные книги. Человек должен приложить немало усилий и материальных средств для спасения генофонда животного мира нашей планеты.

Согласно современной филогенетической системе, царство Животные подразделяют на два подцарства: Одноклеточные, которые объединяют 5 типов, и Многоклеточные, куда входит 20 типов.

Одноклеточные — это преимущественно одиночные, реже колониальные организмы. Их тело состоит из одной клетки, которая обладает всеми функциями организма, такими как обмен веществ, раздражимость, размножение. Эти функции осуществляются кроме типичного для любой клетки набора органелл и органоидов, специфичными для простейших. Так, органоидами движения у них служат ложноножки (временные выросты цитоплазмы), жгутики или реснички (постоянные цитоплазматические образования).

Для одноклеточных характерен жизненный цикл — совокупность всех стадий развития, которые у каждого вида повторяются с определенной закономерностью.

Пищеварение у одноклеточных осуществляется с помощью пищеварительных вакуолей, в которых частички пищи (бактерии, одноклеточные водоросли, мельчайшие животные, гниющие органические вещества отмерших растений и животных) перевариваются с помощью ферментов лизосом, после чего растворенная часть переваренной пищи поступает в цитоплазму, а непереваренная удаляется из клетки. Небольшая часть автотрофных одноклеточных обладает хлорофиллом и на свету путем фотосинтеза, подобно растениям, синтезирует органические вещества. Некоторые паразитические одноклеточные всасывают растворенные питательные вещества всей поверхностью тела. У таких одноклеточных пищеварительные вакуоли отсутствуют.

Основная функция сократительных вакуолей заключается в регуляции осмотического давления в клетке. Удаление избытков воды из организма пресноводных одноклеточных способствует поддержанию концентрации солей в цитоплазме на постоянном уровне. У морских и паразитических одноклеточных сократительные вакуоли, как правило, отсутствуют. Побочной функцией сократительных вакуолей является выделение некоторой части продуктов обмена веществ вместе с водой. Основная же функция

выделения принадлежит поверхности тела. Через последнюю осуществляется также и дыхание.

Размножаются одноклеточные в основном делением клетки-организма надвое с предшествующим митотическим делением ядра, т.е. происходит бесполое размножение. Некоторые одноклеточные размножаются половым путем.

Подавляющее большинство одноклеточных обладает способностью к инцистированию. При наступлении неблагоприятных условий они округляются, выбрасывают из своего тела все пищевые остатки, втягивают или отбрасывают органоиды движения, выделяют на своей поверхности плотную оболочку и впадают в состояние длительного покоя. Образование цисты позволяет одноклеточному организму переносить не только неблагоприятные условия (понижение температуры, высыхание или промерзание водоема), но и расселяться. Например, подхваченные ветром со дна пересохших водоемов цисты разносятся на большие расстояния. Попав в благоприятные условия, одноклеточные покидают оболочку цисты, начинают питаться и размножаться.

К одноклеточным принадлежат свыше 30 тыс. видов. Обитают они в морских и пресных водоемах, влажной почве. Более 3,5 тыс. видов паразитируют у человека, животных и растений. Твердые минеральные скелеты многих морских одноклеточных после их гибели образовали на дне морей залежи известняка и мела. Скелеты некоторых групп одноклеточных используются в практике геологоразведочных работ для определения нефтеносных слоев.

10.1. Тип Саркомастигофоры

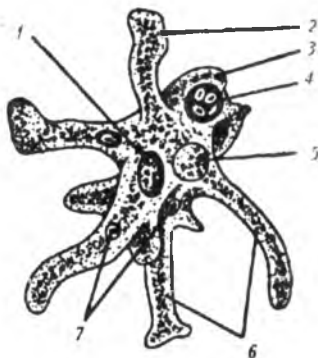
К данному типу принадлежат свободноживущие или паразитические простейшие, передвигающиеся с помощью ложноножек или жгутиков.

К подклассу *Корненожки* относятся одноклеточные животные, у которых тело лишено плотной оболочки и поэтому не имеет постоянной формы. Передвижение корненожек осуществляется с помощью временных выростов цитоплазмы — ложноножек. Они обитают главным образом в морях, реже в пресных водах, и небольшое количество видов ведет паразитический образ жизни.

Представитель подкласса — амеба обыкновенная — обитатель дна пресных водоемов (рис. 10.1). Тело ее покрыто элементарной мембраной, под которой находится цитоплазма с различными включениями. Наружный, более вязкий однородный слой цитоплазмы называется эктоплазмой, внутренний, зернистый и более жидкий — эндоплазмой. Благодаря коллоидным свойствам цитоплазмы осуществляется взаимный переход экто- и эндоплазмы друг в друга. Эта способность цитоплазмы лежит в основе образования ложноножек. Движение амебы происходит благодаря переливанию цитоплазмы по направлению выпущенных ложноножек.

Рис. 10.1. Амеба:

1 — ядро; 2 — эктоплазма; 3 — эндоплазма; 4 — образование пищеварительной вакуоли; 5 — сократительная вакуоль; 6 — псевдоподии; 7 — пищеварительные вакуоли



При передвижении амеба наталкивается на различные мелкие объекты (бактерии, одноклеточные водоросли, песчинки и др.), обтекает их своими ложноножками и съедобные из них захватывает. В пищеварительной вакуоли пища переваривается, а непереваренные остатки выбрасываются в любом месте тела амебы.

В цитоплазме имеется сократительная вакуоль. Это пузырек с водянистой жидкостью, который с периодичностью 1—5 мин меняет объем, опоражнивая свое содержимое наружу.

Специального органоида дыхания у амебы нет. Поступающая в клетку вода содержит кислород. Образующийся в процессе дыхания углекислый газ выделяется отчасти с водой через сократительную вакуоль, частично непосредственно через цитоплазматическую мембрану.

Размножение у амебы бесполое, происходит оно путем деления клетки надвое. Неблагоприятные условия амеба переносит в состоянии цисты.

Как и всем одноклеточным, амебе присуща раздражимость, т.е. способность адекватно реагировать на воздействия внешней среды. Чаще всего ответом на раздражение бывает изменение направления движения. Эти реакции называются таксисами. Они положительны при движении простейших к раздражающему фактору, например свету, пище, теплу, или отрицательны, если они удаляются от него, в частности от кристаллика поваренной соли. Раздражимость позволяет простейшим адекватно реагировать на меняющиеся условия существования и способствует их выживанию. Это универсальное свойство любой живой клетки, в том числе и клетки многоклеточного организма.

Тело многих морских и пресноводных корненожек заключено в известковую или органическую раковину. Морские раковинные корненожки-фораминиферы играют важную роль в образовании земной коры: из их

известковых раковин после отмирания образуются осадочные породы.

Известняк используется как строительный материал, а его разновидность — в качестве писчего мела.

Среди корненожек есть и паразитические формы. Так, дизентерийная амеба, проникая под слизистую оболочку толстого отдела кишечника человека, разрушает ее с образованием язв. Распространение корненожек происходит путем выведения из кишечника цист.

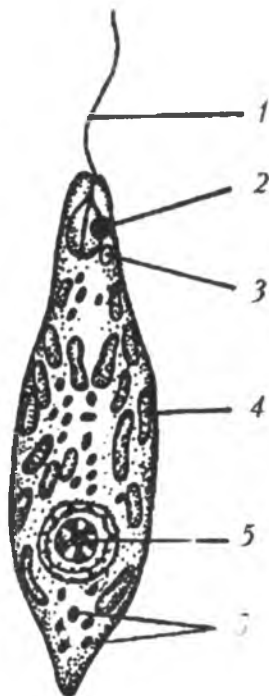
Подкласс Жгутиковые объединяют одноклеточные, большинство из которых на поверхности тела имеют плотную эластичную оболочку — пелликулу, определяющую форму животного. Передвижение осуществляется с помощью жгутиков, представляющих собой вырост цитоплазмы, пронизанный трубчатыми продольными уплотнениями и покрытый пелликулой. В контакте со жгутиком находится гигантская митохондрия, снабжающая его энергией. Ядер одно или несколько. Для одних видов размножение бесполое и половое, для других только бесполое. В подклассе присутствуют как автотрофы, осуществляющие на свету синтез органических веществ, почему их часто и относят к царству Растений, так и гетеротрофы — настоящие животные.

Эвглена зеленая — обитатель толщ вод пресных стоячих водоемов (рис. 10.2). Имеет вытянутую обтекаемую форму, способствующую быстрому плаванию с помощью единственного жгутика, расположенного на переднем конце тела и ввинчивающегося в воду. В цитоплазме эвглены имеются ядро и около 20 хроматофоров, содержащих хлорофилл. С помощью красного светочувствительного глазка эвглена находит освещенные места, где и питается автотрофным способом. Часть органических веществ откладывается в цитоплазме в качестве запасных. При длительном содержании эвглены в темноте хлорофилл у нее теряется и она переходит к питанию растворенными в воде органическими веществами. Вот почему в водах, богатых органическими веществами, эвглены развиваются в массовых количествах. Таким образом, способность эвглен к смешанному типу питания обеспечивает возможность выживания в различных условиях существования.

Как и у других пресноводных одноклеточных, избыток воды и часть продуктов обмена веществ из тела эвглены удаляются при помощи сократительной вакуоли, расположенной в передней части клетки.

Рис. 10.2. Эвглена зеленая:

- 1 — жгутик; 2 — светочувствительный глазок; 3 — сократительная вакуоль; 4 — хроматофор; 5 — ядро; 6 — запасные питательные вещества



Бесполое размножение у эвглены начинается с митотического деления ядра и образования второго жгутика. Затем следует продольное деление клетки, начиная с переднего конца, и дочерние особи расходятся. При благоприятных условиях они размножаются каждые сутки. Неблагоприятные условия эвглена переносит в инцистированном состоянии.

Среди жгутиковых есть и колониальные виды. Количество особей, входящих в состав колонии, варьирует от 8 до 10 тыс. и более. Так, колония вольвокса состоит из нескольких тысяч клеток, напоминающих по форме эвглену, но с двумя жгутиками. Клетки находятся на периферии шаровидной колонии (диаметр 1 — 2 мм) и погружены в студенистое вещество, заполняющее центральную часть. Все клетки соединены между собой цитоплазматическими мостиками, благодаря чему возможна координация движения жгутиков и питание всех клеток колонии.

Кроме того, у вольвокса начинается специализация клеток для выполнения определенных функций. Так, клетки, расположенные на одном полюсе шаровидной колонии, имеют более развитые светочувствительные глазки и более длинные жгутики. Этот полюс специализируется в направлении физиологически "передней" части колонии. Есть среди них небольшое количество клеток-особей, предназначенных исключительно для полового размножения, в то время как громадное большинство остальных клеток способны лишь к бесполому размножению. В летнее время некоторые вегетативные клетки

погружаются внутрь колонии и последующее их бесполое размножение приводит к образованию дочерних колоний. Старая колония гибнет, а дочерние начинают жить самостоятельно. К осени в колониях образуются половые клетки и после слияния мужской и женской клеток образуется зигота, которая одевается плотной оболочкой и перезимовывает.

Как видим, специализация клеток колонии вольвокса отдаленно напоминает многоклеточный организм, что дает основание предположить возможность развития многоклеточных организмов от одноклеточных через колониальные формы.

Жгутиковые, имеющие хлорофилл, играют большую роль в жизни водоемов, так как образуют кислород, необходимый для дыхания водных организмов. Кроме того, они используются в качестве кормовых объектов для многих животных. Морской жгутиконосец ночесветка при массовом размножении вызывает свечение моря. Паразитические виды являются возбудителями ряда болезней человека. Так, один из видов трипаносом, попадая в кровь, вызывает сонную болезнь, свирепствующую и до настоящего времени в странах тропической Африки. Родственные трипаносомам лейшмании — внутриклеточные паразиты, возбуждающие в странах Южной Европы, Южной Азии, Южной Америки такие заболевания, как кала-азар и пендинская язва.

Некоторые жгутиковые — симбионты, обитающие в кишечнике древесных насекомых, особенно термитов, помогают им переваривать клетчатку растительной пищи с помощью выделяемых ферментов.

10.2. Тип Инфузории

Представители типа — наиболее сложно устроенные одноклеточные. Типичными для них чертами строения являются органоид движения в виде многочисленных коротких, по строению подобных жгутику, ресничек. Располагаясь на поверхности тела в определенном порядке и совершая веслообразные взмахи, они с большой скоростью передвигают инфузорий. Кроме функции движения реснички участвуют в подгоне взвешенных в воде микроскопически малых пищевых частиц к их ротовому отверстию.

В цитоплазме инфузории два ядра — большое и малое, функции которых разграничены. Большое ядро имеет полиплоидный набор хромосом и регулирует процессы движения, питания, выделения, дыхания, а также бесполое размножение, осуществляемое путем поперечного деления клетки пополам. Малое ядро имеет диплоидный набор хромосом, играет важную роль в половом процессе, выступая в качестве носителя наследственной информации.

Половой процесс у инфузорий — конъюгация — не приводит к увеличению числа особей. Суть его заключается в обмене наследственной информацией между двумя конъюгирующими особями, находящейся в малом ядре. От образовавшегося в результате полового процесса смешанного ядра отделяется и большое ядро, которое в начале полового процесса у обоих конъюгатов распадается. В ходе рекомбинации наследственных свойств двух инфузорий регулирование процесса обмена веществ происходит по-иному, что повышает возможность приспособления к условиям среды.

Инфузория-туфелька — обитатель мелких стоячих водоемов, в длину достигает 0,1 — 0,3 мм (рис. 10.3). Она имеет постоянную форму, так как тело покрыто прочной эластичной оболочкой. Передвигается с помощью волнообразно бьющих ресничек, покрывающих продольными рядами тело туфельки.

На одной из сторон тела туфельки имеется воронкообразное углубление, ведущее в клеточный рот и трубчатую глотку. С помощью околоротовых ресничек, выстилающих воронку, пищевые частицы (бактерии, водоросли, мертвая пищевая взвесь) загоняются в рот, а затем в глотку. Из глотки пища продвигается в цитоплазму и, попав в пищеварительную вакуоль, подхватывается ее круговым током, перевариваясь по мере продвижения в течение 1 — 1,5 ч. В благоприятных температурных условиях инфузория-туфелька за сутки может потребить объем пищи, равный массе собственного тела. Непереваренные остатки пищи через отверстие в оболочке — порошицу — выбрасываются наружу.

Сократительных вакуолей в организме туфельки две. Они расположены в передней и задней частях тела. Сокращаются они попеременно каждые 20 — 30 с. Устроены сократительные вакуоли более сложно, чем у других классов одноклеточных. Вода и продукты обмена веществ из

цитоплазмы проникают в приводящие каналцы, из них — в вакуоль и при ее сокращении изливаются наружу. За 30 мин сократительные вакуоли инфузорий выбрасывают объем жидкости, равный объему их тела.

Бесполое размножение путем деления в поперечном направлении происходит примерно один раз в сутки, и через несколько поколений наступает половой процесс — конъюгация.

Свободноживущие инфузории обитают в пресной и морской воде, в толще прибрежного песка и почве. Они участвуют в пищевых цепях, а также благодаря интенсивному питанию осуществляют совместно с другими растениями и животными биологическую очистку воды, изымая из нее пищевую взвесь. Некоторые виды инфузорий — хищники. Одни из них (инфузории дидиний) жертву проглатывают целиком, другие (сосущие инфузории) с помощью сосательной трубочки высасывают жидкое содержимое жертвы, оставляя только оболочку.

Паразитические формы многочисленны, они обитают на коже рыб, в толстой кишке человека и т.д. Инфузория балантидий, внедряясь в слизистую оболочку кишечника, вызывает у человека тяжелые колиты.

Одноклеточные — самая древняя группа животных. Они дали начало более сложным формам организации. Среди представителей подцарства Одноклеточные наиболее древними считаются корненожки и жгутиковые, которые произошли от вымершей к настоящему времени группы эукариотических гетеротрофных организмов.

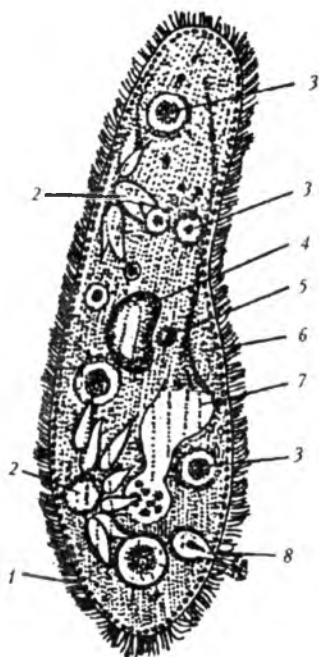


Рис. 10.3.

Инфузория-туфелька:

1 — реснички; 2, 3 — сократительная и пищеварительная вакуоли соответственно; 4, 5 — большое и малое ядра; 6 — околоротовый желобок; 7 — "глотка"; 8 — порошица

Инфузории произошли, вероятно, от жгутиконосцев. От жгутиковых одноклеточных через колониальные формы произошли также и все многоклеточные животные.

Итак, мы убедились, что одноклеточные — многообразная и важная группа животных, роль которой в природе и жизни человека огромна. Известны многие другие виды свободноживущих и паразитических одноклеточных, не принадлежащих к рассмотренным классам. Так, малярийный паразит, разрушающий эритроциты человека, вызывает малярию. Малярийный комар является переносчиком и основным хозяином паразита. Малярия и в настоящее время уносит немало жизней в тропических и субтропических странах.

Глава 11. ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ. МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Тело многоклеточных во взрослом состоянии складывается из множества клеток, которые дифференцированы как по строению, так и по выполняемым функциям. Они утратили самостоятельность и являются только частями тела. Образовались ткани — объединения однородно дифференцированных клеток, выполняющих сходные функции. При всем многообразии тканей их сводят к четырем основным типам: эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная. Органы животных образованы различными типами тканей.

Характерная черта многоклеточных — сложный процесс индивидуального развития (онтогенез), в результате которого из оплодотворенной яйцеклетки (при партеногенезе — из неоплодотворенной) образуется взрослый организм (см. §2.1).

Рассматриваемые в рамках программы средней школы многоклеточные животные объединены в две большие группы: лучистые и двухслойные (тип Кишечнополостные) и двусторонне-симметричные и трехслойные, куда входят все остальные типы. У лучистых различают верхний и нижний полюсы тела. Через их тело можно провести несколько плоскостей симметрии, которыми тело подразделяется на зеркально отражающие друг друга части. Лучевая симметрия формируется под влиянием сидячего образа жизни животных, при котором весь организм поставлен по отношению к факторам окружающей среды в совершенно одинаковые условия. Эти условия и формируют расположение одинаковых органов вокруг главной оси, проходящей через рот до противоположного ему прикрепленного полюса. В процессе онтогенеза у них образуются лишь два отчетливых слоя клеток: экто- и энтодерма, тогда как мезодерма (средний зародышевый листок) в зачаточном состоянии находится лишь у некоторых из них.

Двусторонне-симметричные животные подвижны, обладают одной плоскостью симметрии, по обе стороны которой располагаются различные парные органы. У них различают левую и правую, спинную и брюшную стороны, передний и задний концы тела, получающие возможность для специализации в различных направлениях. Помимо экто- и энтодермы у двусторонне-симметричных животных всегда есть мезодерма, за счет которой развиваются многие жизненно важные системы органов.

11.1. Тип Кишечнополостные

К этому типу относится около 10 тыс. преимущественно морских низших многоклеточных, имеющих лучевую симметрию и двухслойное строение тела. Среди них есть свободноплавающие, сидячие и прикрепленные формы. Тело имеет вид вытянутого двухслойного мешка (у гидры) или сплющено в плоскости главной оси тела (медузы). Между слоями экто- и энтодермы у кишечнополостных расположена мезоглея. У полипов она имеет вид тонкой опорной пластинки, у медуз — студенистой массы, пропитанной водой (98 %). Многие кишечнополостные представлены двумя жизненными формами — полипом и медузой. У одних животных эти формы чередуются на разных стадиях цикла развития, у других одна из них преобладает. Медузы всегда одиночны, полипы чаще образуют колонии, состоящие из множества особей.

Пищеварение смешанное, так как начинается внутри кишечной полости, что характерно для многоклеточных, а заканчивается внутри клетки, что свойственно одноклеточным. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот, который окружен щупальцами — органами активного захвата пищи.

Тканевая дифференцировка слабая и находится на стадии становления. В экто- и энтодерме развивается несколько типов клеток, выполняющих различные функции. Имеются и неспециализированные клетки, которые при необходимости превращаются в другие виды.

В эктодерме относительно равномерно расположены нервные клетки, контактирующие своими отростками друг с другом. Это наиболее примитивный среди многоклеточных диффузный тип нервной системы. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Размножение бесполое (наружное почкование) и половое.

Представителем *класса Гидроидные* является гидра (рис. 11.1). Это хищный пресноводный одиночный полип с продолговатым мешковидным телом длиной около 1 см. На верхнем конце располагается рот, окруженный венчиком из 6 — 12 щупалец, служащих для захвата добычи. На нижнем находится подошва, с помощью которой гидра прикрепляется к подводным предметам.

В состав эктодермы входят эпителиально-мышечные, стрекательные, промежуточные, нервные и пигмен-

тные клетки (рис. 11.2). Нервные клетки воспринимают раздражения, которые передаются на сократительные волокна эпителиально-мускульных клеток. При их сокращении тело гидры укорачивается. Наличие стрекательных клеток составляет характерную черту кишечнополостных. Они служат для защиты и нападения и бывают разного типа. Общим в их строении является наличие полой капсулы со спирально закрученной в ней нитью, которая выбрасывается наружу и убивает или парализует добычу. Стрекательные клетки используются только один раз, после чего из промежуточных клеток образуются новые.

Энтодерма выстилает пищеварительную полость. Она состоит из клеток двух типов: эпителиально-мускульных и железистых. При сокращении мускульных отростков энтодермальных клеток тело гидры вытягивается, утончается. Железистые клетки выделяют пищеварительные соки в кишечную полость, с помощью которых проглоченная

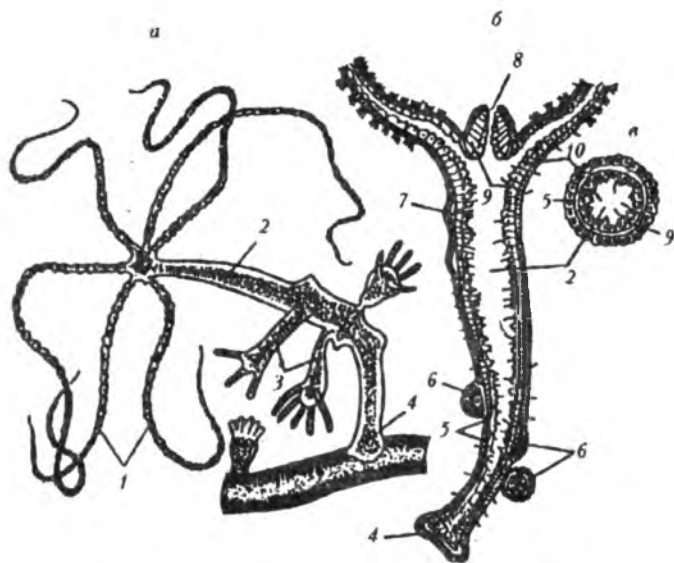


Рис. 11.1. Общий вид (а), продольный (б) и поперечный (в) разрезы гидры:

1 — щупальца; 2 — пищеварительная полость; 3 — молодые гидры; 4 — подошва; 5 — опорная пластинка (мезоглея); 6 — яйцеклетки; 7 — сперматозоиды; 8 — рот; 9 — энтодерма; 10 — эктодерма

крупная добыча (дафнии, циклопы) разрушается до мелких частиц. Жгутики эпителиальной части энтодермальных клеток подтягивают к ним мелкие пищевые частички и поглощают их своими ложноножками.

Дыхание и выделение продуктов обмена веществ происходит через поверхность тела. Гидре свойственно как бесполое, так и половое размножение. При бесполом размножении на теле гидры появляется выпячивание обоих слоев клеток наружу. Бугорок растет, вытягивается. На свободном конце появляются рот и щупальца. Затем у своего основания дочерняя гидра отделяется от материнской и начинает жить самостоятельно. Бесполое размножение гидры называется почкованием. Этим способом гидра размножается в летний период. С наступлением холодов она приступает к половому размножению. Некоторые промежуточные клетки эктодермы превращаются в яйцеклетку или же при многократном своем делении образуют сперматозоиды. Яйцеклетка оплодотворяется в теле материнского организма сперматозоидами другой особи. Зигота окружается плотной оболочкой и после гибели гидры в покоем состоянии остается до весны, когда из нее разовьется новая гидра.



Гидры обладают высокой способностью к регенерации утраченных частей тела. Это связано со слабой дифференцировкой тканей, наличием неспециализированных (промежуточных) клеток и диффузной нервной системой. Эти примитивные черты гидры обеспечивают ей большие возможности для выживания.

Рис. 11.2. Клетки тела гидры: *a* — эпителиально-мышечная клетка эктодермы; *b* — нервные клетки, соединенные между собой отростками; *в* — две стрекательные клетки в состоянии покоя (1) и разрядившаяся (2)

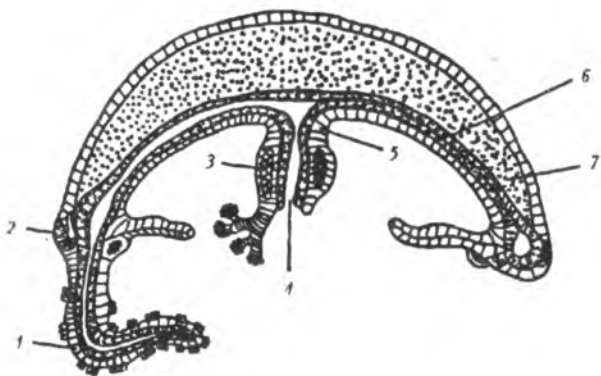


Рис. 11.3. Схематический разрез медузы:
 1 — щупальца; 2 — нервное кольцо; 3 — ротовой хоботок; 4 — рот;
 5 — эктодерма; 6 — энтодерма; 7 — мезogleя

Класс Коралловые полипы — это исключительно морские, в основном теплолюбивые. Встречаются как одиночные, так и колониальные формы. В цикле развития отсутствует форма медузы. По сравнению с гидроидными полипами они устроены более сложно. Отдельный коралловый полип внешне напоминает гидру, но располагается обычно в чашечке своего наружного скелета. Усложнение их организации состоит в наличии глотки, разделении кишечной полости на камеры с помощью вертикальных перегородок, что увеличивает поверхность секреции и усвоения пищи. Наблюдается разделение мускульной и эпителиальной частей эпителиально-мускульной клетки и образование дифференцированной мышечной ткани. Нервная система диффузного типа, но с большей, чем у гидры, концентрацией нервных клеток у ротового отверстия. Коралловые полипы размножаются как бесполом, так и половым путем. Бесполое размножение происходит либо почкованием, либо путем продольного деления полипа. При половом размножении из оплодотворенной яйцеклетки развивается подвижная личинка, благодаря которой коралловые полипы расселяются.

Среди одиночных мягких коралловых полипов широко известны актинии, которых за разнообразную окраску называют морскими цветами.

Колониальные формы многочисленны и разнообразны (шаро-, древовидные и др.). Их скелет состоит из карбоната

кальция или рогоподобного вещества. Известковые скелеты колониальных форм образуют рифы и океанические острова — атоллы. Органический скелет красного благородного коралла используется для изготовления ювелирных изделий.

Представители *класса Сцифоидные* встречаются во всех морях. Тело уплощенное, зонтикообразное, по краю расположены щупальца (рис. 11.3). Ротовое отверстие находится в нижней части ротового хоботка. Пищеварительная полость состоит из системы разветвленных каналов, соединенных между собой, что обеспечивает не только переваривание пищи, но и ее распределение (кишечно-сосудистая система). Подвижный образ жизни привел к появлению прогрессивных изменений в строении нервной системы, а именно нервного кольца по краю зонтика, нескольких нервных узлов (ганглиев), органов равновесия и зрения.

У большинства медуз при размножении наблюдается смена двух поколений — бесполого (полип) и полового (медуза). Существование сцифоидных медуз в форме полипа кратковременно.

Некоторые виды медуз вызывают болезненные "ожоги" кожи человека. При массовом размножении медузы становятся пищевыми конкурентами рыб.

11.2. Тип Плоские черви

Плоские черви — низшие свободноживущие или паразитические формы, обладающие двусторонней симметрией. Тело их сплющено в спинно-брюшном направлении, имеет вид листа, пластинки или ленты.

У плоских червей появился третий зародышевый листок — мезодерма. Одним из производных мезодермы является мышечная система, позволившая животным активно передвигаться в поисках пищи. На переднем конце сконцентрировались нервные клетки в виде мозгового ганглия и органы чувств, что улучшило ориентацию животного в пространстве. Наличие брюшной стороны позволило им перемещаться по твердой поверхности. Так, появление мезодермы и двусторонней симметрии тела морфологически подготовило возможность для выхода животных на сушу.

Для плоских червей, так же как и для других типов

червей, характерен кожно-мышечный мешок — совокупность эпителиального и гладкомышечного слоев, в котором заключены все внутренние органы. Пространство между внутренними органами заполнено рыхлой тканью — паренхимой, выполняющей опорную, транспортную и запасающую питательные вещества функции.

Пищеварительная система устроена просто и состоит из передней мускулистой эктодермальной кишки-глотки и слепо замкнутой средней кишки, где происходит расщепление и усвоение пищи. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот.

У плоских червей появились специализированные органы выделения — протонефридии. Они представлены ветвящимися каналами, на одном конце открывающимися наружу выделительными отверстиями, а на другом — звездчатыми клетками (рис. 11.4), разбросанными в паренхиме. Звездчатая часть клетки переходит в канал, внутри которого расположен пучок ресничек. В грушевидное расширение начального участка канала просачиваются жидкие продукты обмена и излишки воды из окружающей ткани, которые и удаляются колебательными движениями пучка ресничек из канала. Подобные концевые образования протонефридиальной системы в теле червя многочисленны.

Нервная система плоских червей более совершенна по сравнению с кишечнополостными. Нервные клетки сгущены в продольных и кольцевых стволах, отходящих от мозгового скопления — ганглия.

Кровеносная система и специализированные органы дыхания отсутствуют.

За редким исключением все плоские черви — гермафродиты. Половая система устроена сложно. Кроме женских и мужских половых органов и отходящих от них специализированных половых протоков имеются дополнительные части половой системы.

У паразитических плоских червей эволюционно оформился сложный цикл развития, который привел к биологическому прогрессу этой группы животных.

Тип Плоские черви включает свыше 15 тыс. видов, которые разделены на несколько классов.

Класс Ресничные черви включает свободноживущих морских или пресноводных, редко наземных червей, все тело которых покрыто ресничным эпителием. Под эпителием располагаются слои гладких мышц, идущих в кольце-

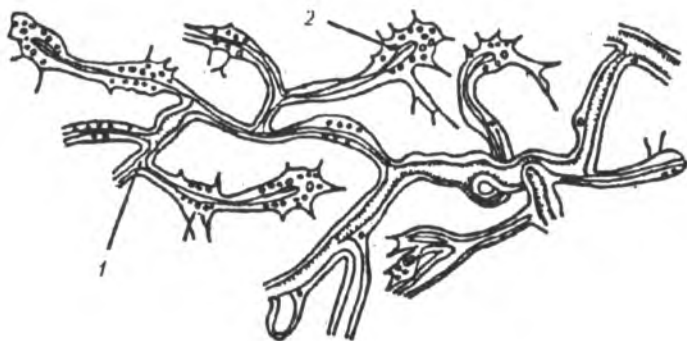


Рис. 11.4. Выделительная система плоских червей:
 1 — выделительные каналы; 2 — концевая звездчатая
 клетка с ресничками

вом, продольном, спинно-брюшном и косом направлениях. Движение червей обеспечивается работой ресничек и сокращением мускулатуры. Многим видам свойственна регенерация.

Типичный представитель ресничных червей — молочно-белая планария (рис. 11.5) — обитает в пресных стоячих водоемах на подводных предметах и растениях. Ее плоское тело вытянуто в длину. На его переднем конце видны два небольших осязательных щупальцевидных выроста и два глаза.

Планария — хищное животное. Ее рот расположен на брюшной стороне, почти посередине тела. С помощью выпячивающейся наружу мускулистой глотки планария проникает внутрь добычи и высасывает ее содержимое. В ветвящемся среднем отделе кишечника пища переваривается и усваивается.

Органы выделения — протонефридии — в виде двух ветвящихся каналов расположены по бокам тела.

Нервная система состоит из скоплений нервных клеток — головного нервного узла. От него отходят нервные стволы к органам чувств — глазам и органам осязания — боковым выростам. К заднему концу тела от головного узла отходит несколько продольных нервных стволков, соединенных между собой поперечными перемычками. Самыми мощными являются брюшные продольные нервные стволы. От них берут начало многочисленные нервы.

Планария — гермафродит. Размножается половым пу-

тем. Оплодотворение внутреннее, перекрестное. Развитие прямое.

Все представители *класса Сосальщики* — паразиты. Они приобрели ряд эволюционно закрепившихся черт строения и развития, в подавляющем большинстве общих для паразитических червей, принадлежащих к разным классам и типам. Этими общими приспособлениями к паразитизму являются: 1) наличие защитных покровов на теле паразита, препятствующих перевариванию их соками хозяина; 2) разнообразные органы прикрепления к телу хозяина: присоски, крючья и др.; 3) регрессивное развитие нервной системы и органов чувств; 4) просто устроенная пищеварительная система или ее отсутствие; 5) чрезвычайно высокая плодовитость; 6) усложнение цикла развития, состоящее в чередовании способов размножения и смене хозяев. В организме основного хозяина происходит половое созревание и размножение червя. В организме промежуточного хозяина паразит проходит личиночную стадию развития. Смена хозяев в цикле развития способствует расселению паразита, а также спасает основного хозяина от чрезмерного перенаселения паразитами и его гибели.

Представитель класса — печеночный сосальщик — поселяется в желчных протоках рогатого скота (редко человека) и питается кровью и питательными веществами, накопленными в клетках печени. Тело листовидное, сплющенное, длиной до 5 см, покрытое плотной кутикулой.

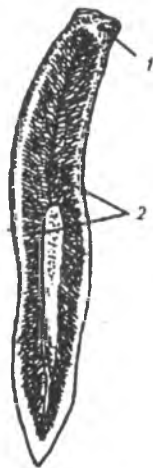
Органами прикрепления к телу хозяина служат две присоски: передняя — ротовая и брюшная. Пищеварительная и выделительная системы принципиально не отличаются от таковых у ресничных червей. Упрощение нервной системы выражается в уменьшении размеров головного ганглия и числа продольных нервных стволов. Органы чувств отсутствуют.

Рис. 11.5. Молочно-белая планария:

1 — глаза; 2 — ветви кишечника

Рис. 11.6. Бычий цепень:

1 — внешний вид; 2 — шейка; 3 — головка с присосками; 4 — членики; 5 — финны (частично вскрытые); 6 — личинка с шестью крючьями



Цикл развития сосальщика сложный, со сменой нескольких партеногенетических поколений и одного полового. После внутреннего оплодотворения и созревания яйца должны попасть в воду, где из них выходит плавающая личинка. Найдя улитку — малого прудовика, она проникает в его тело. В нем личинка червя претерпевает ряд превращений и партеногенетически дважды размножается. В результате образуется поколение личинок, по строению напоминающих взрослого сосальщика, но имеющих мускулистый хвостовой придаток. На этой стадии личинки покидают тело прудовика (промежуточный хозяин), попадают в воду и оседают на прибрежной растительности. Здесь они теряют хвост и покрываются плотной защитной оболочкой. С зеленым кормом цисты могут попасть в организм домашних животных (основной хозяин), где превращаются во взрослых печеночных сосальщиков. Человек может заразиться им при употреблении сырой воды из водоема, а также овощей и фруктов, вымытых в этой воде.

Профилактические меры: уничтожение в местных водоемах малых прудовиков и соблюдение человеком правил гигиены.

Опасными паразитами человека являются кошачья двуустка, заражение которой происходит при употреблении плохо прожаренной рыбы, и кровяная двуустка, живущая в крупных венах человека. Ее водные личинки активно внедряются в кожу человека при купании. Распространена в странах Южной Азии, Египте, на Кипре.

Представителями класса *Ленточные черви* являются исключительно эндопаразиты, на организацию которых паразитизм наложил наибольший отпечаток. Они полностью утратили собственную пищеварительную систему и всасывают переваренную хозяином пищу всей поверхностью длинного лентовидного тела. Половая система повторяется в каждом членике. Имеется зона роста члеников — шейка.

Бычий цепень (рис. 11.6) — один из наиболее крупных (длина около 10 см) представителей класса Ленточные черви. Живет во взрослом состоянии в тонком отделе кишечника человека (основной хозяин), его личинка — в мышечной ткани крупного рогатого скота (промежуточный хозяин).

Тело состоит из головки, шейки и члеников (около 1000). Головка (сколекс) несет четыре мощные присос-

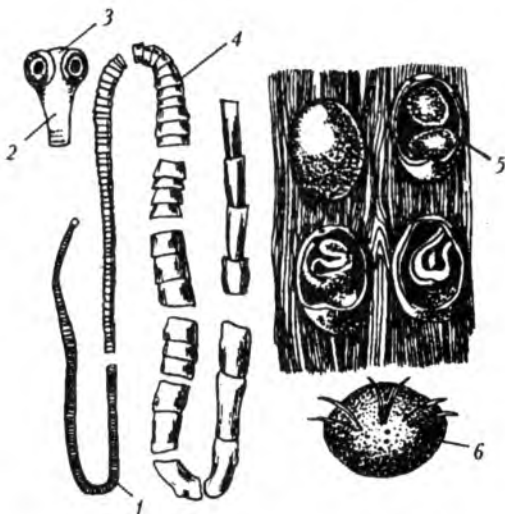


Рис. 11.6. Бычий цепень
 1 — внешний вид; 2 — шейка; 3 — головка с присосками; 4 — членики; 5 — финны (частично вскрытые); 6 — личинка с шестью крючьями

ски. За ней следует шейка — зона отпочковывания молодых члеников. Старые членики отодвигаются назад и обладают способностью к росту, поэтому их размеры увеличиваются по направлению от головки к заднему концу тела.

Оплодотворение внутреннее, перекрестное, редко самооплодотворение. Последние 3 — 5 члеников могут периодически отделяться от тела червя и выводиться из организма человека вместе с испражнениями. Эти членики называются "зрелыми", так как они полностью заполнены оплодотворенными яйцами, число которых в одном членике достигает 200 тыс. За год бычий цепень образует до 600 млн яиц. Продолжительность его жизни составляет около 20 лет.

Из внешней среды яйца вместе с травой попадают в кишечник крупного рогатого скота. В кишечнике из яйца выходит микроскопическая личинка с шестью крючьями. С их помощью она пробуравливает стенку кишечника и попадает в лимфатические и кровеносные сосуды, по которым разносится в самые разные внутренние органы. Часть личинок застревает в мышечных тканях, растет и превраща-

ется в пузырьчатую стадию — финну (см. рис. 11.6). Финна — это небольшой пузырек, заполненный жидкостью, с свернутой в него головкой с четырьмя присосками. При употреблении плохо проваренного или прожаренного мяса, зараженного финнами, в кишечнике человека происходит выворачивание головки червя и прикрепление ее к стенке кишки. Шейка червя начинает отделять членики, пузырь вскоре отпадает.

К классу Ленточные черви относятся также свиной цепень, эхинококк, лентец широкий и др.

В отличие от бычьего свиной цепень кроме присосок имеет два венчика крючьев, с помощью которых еще прочнее прикрепляется к стенкам кишечника человека. Его промежуточный хозяин — свинья.

Наиболее опасен для человека цепень эхинококк. Финна этого цепня образует пузырь размером с детскую головку. Взрослый цепень имеет длину всего лишь 5 мм. Живет в тонком отделе кишечника собаки, лисицы, волка. Стадию финны проходит в различных органах (особенно в печени и легких) крупного рогатого скота, овец, свиней, а также человека. Человек заражается при неосторожном обращении с собаками. Лечение эхинококкоза возможно только оперативным путем.

11.3. Тип Круглые, или Первичнополостные, черви

Известно около 20 тыс. видов, живущих в воде и почве, а также паразитов растений, животных и человека. Тело круглых червей цельное, несегментированное, в поперечном сечении круглое, на концах суженное. Снаружи оно покрыто несколькими слоями кутикулы, которая выполняет защитную функцию. Мышцы состоят из одного слоя продольных гладких волокон, расположенных четырьмя лентами.

Пищеварительная система в виде сквозной трубки имеет три отдела кишечника: передний (рот, глотка), средний и задний, заканчивающийся анальным отверстием.

Важнейшая особенность круглых червей — наличие первичной полости тела, образовавшейся путем распада паренхимы, занимавшей эту полость у предков. Первичная полость располагается между кожно-мускульным мешком и кишечником и заполнена полостной жидкостью. Она соответствует полости бластулы и выполняет ряд функций:

опорную (давление полостной жидкости создает напряжение стенки тела, придавая ему определенную форму) и транспортную (благодаря перемещению полостной жидкости всасываемые в кишечнике питательные вещества распределяются по всем органам).

Выделительная система представлена видоизмененными кожными железами, у немногих протонефридиального типа.

Нервная система образована окологлоточным нервным кольцом, от которого отходят шесть продольных нервных стволов — спинной, брюшной и по два боковых. Стволы соединены друг с другом поперечными перемычками. Органы чувств развиты слабо: имеются лишь органы осязания и органы химического чувства — бугорки, расположенные преимущественно вокруг рта, а у самцов также на заднем конце тела.

Кровеносная и дыхательная системы у круглых червей отсутствуют. Необходимую энергию для процессов жизнедеятельности паразитические круглые черви, так же как и паразитические плоские, получают в результате бескислородного расщепления запасных углеводов (гликогена), которое представляет собой один из видов брожения. Конечными продуктами брожения являются диоксид углерода, водород и свободные органические кислоты, особенно масляная и валериановая. Свободноживущие круглые черви дышат кислородом, который потребляют всей поверхностью тела.

Круглые черви, как правило, раздельнополые, и большинство из них обладают признаками полового различия. Половая система имеет трубчатое строение. У самцов парный или непарный нитевидный семенник переходит в семяпровод и далее в семяизвергательный канал, впадающий в задний отдел кишечника. У самки парные яичники постепенно расширяются и переходят в яйцеводы, затем в матки, которые соединяются в общее влагалище, открывающееся половым отверстием на брюшной стороне тела.

Аскарида человеческая паразитирует в тонком отделе кишечника человека (рис. 11.7). Тело червя достигает 20 — 40 см в длину. Самцы меньше самок и отличаются загнутым на брюшную сторону задним концом тела. Благодаря наличию многослойной прочной кутикулы и внутриполостному давлению тело аскариды напряжено как струна. Опираясь на петли кишечника, она легко противо-

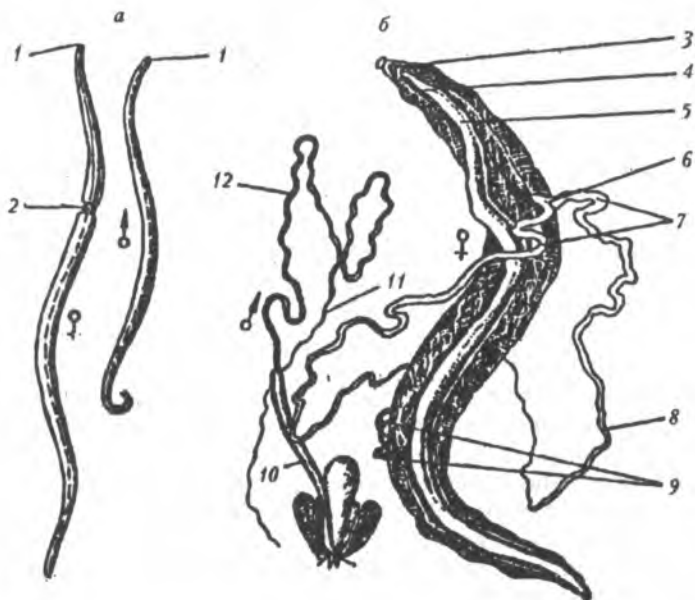


Рис. 11.7. Внешний вид (а) и внутреннее строение (б) аскариды:

1 — ротовое отверстие; 2 — половое отверстие самки; 3 — окологлоточное нервное кольцо; 4 — глотка; 5 — кишечник; 6 — влагалище; 7 — матка; 8 — яйцевод; 9 — яичник; 10 — семяизвергательный канал; 11 — семенник; 12 — семяпровод

стоит потоку пищевых масс. Питается полупереваренной пищей хозяина.

Цикл развития сложный, связан с выходом яиц во внешнюю среду и миграциями личинок в организм человека. Оплодотворенные яйца, покрытые тремя плотными защитными оболочками, выделяются из кишечника человека и попадают в почву. При наличии кислорода и достаточно высокой температуры в них примерно в течение одного месяца развивается личинка. Яйцо становится заразным (инвазионным). С загрязненной водой и пищевыми продуктами яйца попадают в тонкий отдел кишечника человека. Здесь личинки освобождаются от оболочки, пробивают своим упругим телом слизистую оболочку кишки и попадают в кровеносные сосуды. С током крови через воротную и нижнюю полую вены они попадают в

правое предсердие, правый желудочек и по легочным артериям в легкие. Из легочной ткани проникают в бронхи, из них в трахею, а затем в глотку. За время миграции личинки развиваются в присутствии кислорода. Из глотки они попадают в кишечник, где и завершают свой цикл развития. Продолжительность жизни около года.

Аскарида — опасный паразит человека. Она отравляет организм человека токсическими продуктами метаболизма и, проникая в различные органы и полости, механически повреждает их, вызывая закупорку кишечника.

Паразитом тонкой и толстой кишок человека (особенно у детей) является острица (длина до 1 см). Самки остриц откладывают яйца возле анального отверстия, вызывая зуд. Оказавшись под ногтями, яйца затем легко могут попасть в рот ребенка. Острицами можно заразиться при контакте с человеком, пораженным этим круглым червем. Они могут попасть в организм человека с пищей, на которую насекомые перенесли яйца, или с пылью.

К опасным паразитам человека относятся также трихина и власоглав.

Среди паразитов растений известны свекловичная, картофельная, пшеничная, луковая и другие нематоды. Они угнетают рост, снижают урожайность сельскохозяйственных культур, а в случае сильного поражения вызывают и их гибель.

Класс Круглые черви имеет повсеместное распространение и высокую численность видов, что указывает на биологический прогресс этой группы животных. Предками круглых червей считают древних ресничных червей.

Широкое распространение и большой вред, наносимый паразитическими организмами, в том числе и червями, привели к выделению специальной науки — паразитологии. В задачи паразитологии входит изучение биологии, распространения паразитических организмов и на этой основе разработка мер борьбы с ними и профилактики. Большой вклад в развитие паразитологии внес академик К.И.Скрябин, под руководством которого изучался видовой состав, биология паразитических червей в различных районах СНГ, а также были разработаны санитарные мероприятия по ликвидации наиболее опасных глистных заболеваний. К ним относятся очистка воды, ветеринарно-санитарный контроль за мясом и органами забитых на бойнях животных, очистка населен-

ных пунктов, недопущение использования в качестве удобрений под сельскохозяйственные культуры необезвреженных фекалий и ряд других. Большой положительный эффект дают систематические медицинские осмотры населения, особенно в детских учреждениях, позволяющие выявить лиц, зараженных гельминтами, с последующим их лечением. Ведется большая разъяснительная работа среди населения о необходимости соблюдения правил личной и общественной гигиены как важного профилактического средства борьбы с паразитическими червями.

11.4. Тип Кольчатые черви

Крупный тип (около 9 тыс. видов) высших свободноживущих водных и почвенных червей, обладает более сложной организацией, чем предыдущие типы. Размеры кольцецов колеблются от долей миллиметра до 3 м. Их тело подразделено на три отдела: голову, туловище и анальную лопасть. Голова образовалась путем слияния нескольких туловищных сегментов. На голове (рис. 11.8) расположены ротовое отверстие, глаза, органы осязания (усики, щупики и др.). Туловище состоит из 5 — 800 сегментов (колец), некоторые с парными выростами — параподиями. Каждая из ветвей параподии содержит в себе пучок щетинок, торчащих из нее концами наружу.

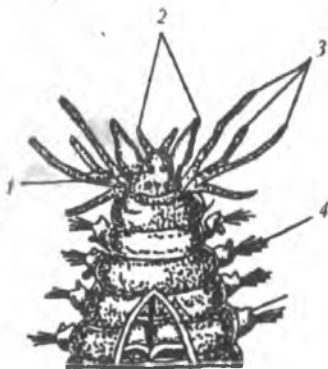


Рис. 11.8. Головной конец nereidy:

- 1 — глаза; 2 — щупальца;
3 — усики; 4 — параподии с пучками щетинок

Загребая назад и зацепляясь щетинками за неровности поверхности, параподии продвигают животное вперед.

Тело кольцецов покрыто кожно-мускульным мешком, состоящим из тонкой кутикулы, однослойного эпителия и двух слоев мышц — наружных кольцевых и внутренних продольных (рис. 11.9, а). Внутренняя сторона продольных мышц выстлана эпителием мезодермального происхождения. Таким образом, по-

лость тела ограничена не мышцами, как у круглых червей, а имеет свою эпителиальную выстилку. Такую полость тела называют вторичной (целом). За счет целомического эпителия образуются двуслойные поперечные перегородки, благодаря чему вторичная полость разделяется на камеры, число которых обычно соответствует числу сегментов (колец) тела.

Пищеварительная система состоит из эктодермальной передней, энтодермальной средней и эктодермальной задней кишки. В переднем и среднем отделах кишечника имеются дифференцированные участки (например, зоб, желудок), отсутствовавшие у двух предыдущих типов червей.

Впервые кровеносная система появилась у кольчатых червей. Кровь движется только по кровеносным сосудам, из которых особенно развиты два — спинной и брюшной. Спинной проходит вдоль всего тела над кишкой, брюшной — под ней. Они сообщаются между собой кольцевыми сосудами, расположенными посегментно. Имеется обширная сеть капилляров. Движение крови по сосудам обуславливается ритмическими сокращениями стенок спинного сосуда. Направление крови в спинном сосуде — сзади наперед, в брюшном — спереди назад. В плазме крови содержатся дыхательные пигменты, близкие к гемоглобину, благодаря чему многие виды кольчатых червей заселили местообитания с самым различным содержанием кислорода.

Дыхание осуществляется либо всей поверхностью тела (малощетинковые черви и пиявки), либо при помощи жабр, расположенных на параподиях (многощетинковые черви). Они представляют собой листовидные, перистые или кустистые тонкостенные выросты части спинной ветви параподий, пронизанные кровеносными сосудами.

Органы выделения кольчатых червей — метанефридии (рис. 11.9, б), сообщающиеся с полостью тела — целомом. Обычно каждый сегмент туловища имеет пару метанефридиев, которые начинаются воронкой, открывающейся в целом. От воронки отходит канал, который пронизывает поперечную перегородку, проходит в полость следующего сегмента и на боковой стороне тела открывается наружу отверстием. С помощью ресничек на воронке и внутренней стенке выделительного канала из полости тела продукты обмена выводятся наружу.

Нервная система у кольчатых червей более сконцентрирована, чем у плоских и круглых. Она состоит из около-

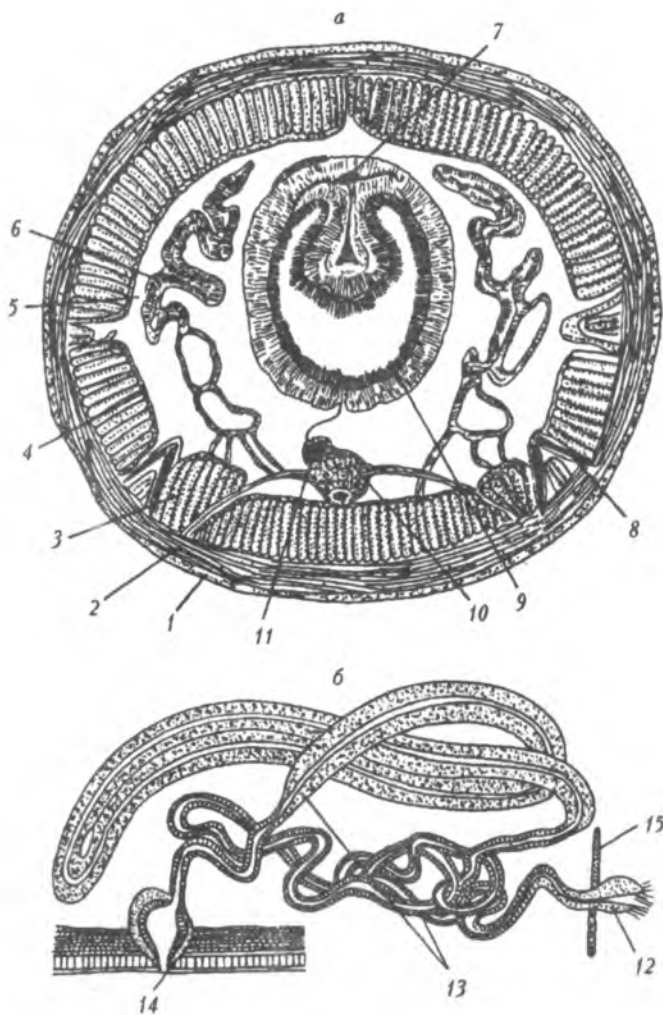


Рис. 11.9. Поперечный разрез (а) и выделительная система (б) дождевого червя:

1 — кутикула; 2, 3 — кольцевая и продольная мускулатура соответственно; 4 — эпителий вторичной полости тела; 5 — вторичная полость тела; 6 — метанефридии; 7 — спинной кровеносный сосуд; 8 — щетинки; 9 — кишка; 10 — брюшная нервная цепочка; 11 — брюшной кровеносный сосуд; 12, 13 — воронка и извитый каналец метанефридия соответственно; 14 — выделительная пора; 15 — перегородка между сегментами

глоточного нервного кольца и брюшной нервной цепочки. Окологлоточное нервное кольцо слагается из сильно развитого парного надглоточного и менее развитого подглоточного нервных узлов, соединенных между собой поперечными перемычками. Нервная цепочка берет начало от подглоточного узла. Она состоит из пары соединенных нервных узлов, представляющих скопление тел нервных клеток. Органы чувств более развиты у подвижных кольцецов.

Тип кольчатых червей подразделяется на три класса — Многощетинковые, Малощетинковые и Пиявки.

Класс Многощетинковые — морские животные. Многие из них ведут активный образ жизни, ползая по дну, зарываясь в грунт или плавая в толще воды. Есть прикрепленные формы, живущие в защитных трубках. Обычно тело подразделено на голову, туловище и анальную лопасть. Нередко кольчатые черви — хищники. Их глотка снабжена хватательными придатками, острыми шипами или челюстями. Присутствуют параподии, имеющие разнообразную форму в зависимости от среды обитания и способа передвижения. Многощетинковые раздельнополые, оплодотворение наружное.

Типичные представители этого класса — nereida (см. рис. 11.8) и пескожил. Они являются кормовыми объектами для ряда промысловых рыб. Nereida успешно акклиматизирована в Каспийском море.

Представители *класса Малощетинковые* — в основном обитатели почвы, но есть и пресноводные формы. На строение малощетинковых сильное влияние оказал малоподвижный почвенный образ жизни, благодаря чему организация червей упростилась. Головной отдел имеет простое строение, лишен органов чувств. Отсутствуют параподии, хотя в ограниченном числе сохранились щетинки. Гермафродиты. Половая система сосредоточена в немногих сегментах передней части тела, оплодотворение внутреннее.

Дождевые черви живут во влажной, богатой перегноем почве (см. рис. 11.9). Тело вытянутое, сегментация однородная. На каждом сегменте оставшиеся восемь щетинок располагаются двумя рядами по бокам тела. Цепляясь ими за неровности почвы, червь с помощью мышц мощного кожно-мышечного мешка продвигается вперед.

Под влиянием питания гниющими остатками растений и перегноем пищеварительная система имеет ряд существенных особенностей строения. Ее передний отдел дифференцирован на мускулистую глотку, пищевод, зоб и мышечный желудок. В полость пищевода открываются протоки известковых же-

лез. Их секреты нейтрализуют гуминовые кислоты, которыми богата потребляемая червями пища. В средней кишке пища переваривается и всасывается. Для увеличения всасывательной поверхности на спинной стороне средней кишки внутри ее образуется продольное желобовидное впячивание.

Дышат дождевые черви всей поверхностью своего влажного тела благодаря наличию густой подкожной сети капиллярных кровеносных сосудов.

Дождевые черви — гермафродиты. Оплодотворение у них перекрестное. Для этого два червя прикладываются брюшными сторонами друг к другу, в результате чего происходит обмен семенной жидкостью, которая попадает в мешковидные кожные впячивания — семяприемники. Обменявшись спермой, дождевые черви расходятся. После этого области пояса (32 — 37 сегменты) у каждой особи начинают образовывать слизистую муфту, в которую черви откладывают яйца. При продвижении муфты через сегменты, содержащие семяприемники, яйца оплодотворяются спермиями, принадлежащими другой особи. Муфта с оплодотворенными яйцами движением мышц червя сбрасывается через передний конец, уплотняется и превращается в яйцевой кокон, где и развиваются молодые черви.

Для дождевых червей характерна высокая способность к регенерации. Почвенные кольчатые черви — полезные животные. Еще Ч. Дарвин отметил их полезное влияние на плодородие почвы. Затаскивая в норы опавшие листья, они обогащают почву перегноем. Прокладывая в почве ходы, они рыхлят ее и способствуют проникновению воздуха, воды к корням растений.

Пресноводные малощетинковые играют значительную роль в питании донных рыб.

Кольчатые черви произошли, по-видимому, от низших несегментированных червей, обладающих паренхимой. Наиболее древними из кольчатых червей являются морские многощетинковые черви. От них при переходе к пресноводному и наземному образу жизни произошли малощетинковые, а через них и пиявки.

11.5. Тип Моллюски

Моллюски, или мягкотелые, — обособленная большая группа беспозвоночных, ведущая начало от кольчатых червей. Обитают преимущественно в морях, пресных водах,

реже на суше. В основном живут на дне, передвигаются медленно, есть прикрепленные формы. Большинство моллюсков — двусторонне-симметричные животные, некоторые группы асимметричны.

Тело моллюсков не сегментировано и состоит из трех отделов: головы, туловища и ноги. На голове расположены глаза, органы осязания — щупальца. Туловище покрыто мантией, представляющей собой вырост спинной части кожи, спускающийся по бокам тела в виде складок. Ее эпителий выделяет раковину. Она либо цельная, либо двустворчатая, либо состоящая из черепицеобразно накладывающихся друг на друга пластинок. Раковина трехслойная: наружный слой органический, средний — фарфоровый и внутренний — перламутровый. Средний и внутренний слои раковины состоят из углекислой извести. У некоторых групп моллюсков раковина погружена под кожу (слизни, головоногие моллюски) или исчезает совсем (паразитические формы).

Орган передвижения — нога — непарный мускулистый вырост брюшной стенки тела.

Между мантией и туловищем находится мантийная полость, в которой размещены органы дыхания, анальное, выделительное и половое отверстия.

Моллюски — вторичнополостные животные, но во взрослом состоянии у большинства из них от целома сохраняются лишь два участка: околосоудочная сумка и участок около половой железы. Все промежутки между органами заполнены соединительной тканью, однако есть и промежутки, заполненные жидкостью.

Способы добычи пищи разнообразны: у подвижных форм это хищничество (головоногие, некоторые брюхоногие моллюски), у малоподвижных — питание частями растений с помощью роговой зубчатой пластинки (терки), покрывающей язычок (брюхоногие), либо фильтрационным способом (двустворчатые моллюски). В пищеварительной системе по сравнению с кольчатыми червями происходит усиление дифференциации ее отделов. Появились пищеварительные железы: слюнная и печень.

Органы дыхания у водных моллюсков — жабры, у наземных — легкое. Оно представляет собой обособленный участок мантийной полости, сообщающийся с воздушной средой через дыхательное отверстие, запираемое кольцевым сфинктером. Влажная стенка мантии пронизана многочисленными кровеносными сосудами, осуществляющими обмен газов. Для вентиляции легочной полости моллюски,

живущие в воде, периодически поднимаются к ее поверхности.

В кровеносной системе у моллюсков появился центральный пульсирующий орган — сердце, состоящее из предсердия и желудочка, покрытых окологердечной сумкой (перикардием). Из желудочка кровь нагнетается в аорту и сеть мелких артерий, а из них попадает в небольшие полости между органами. Там кровь отдает кислород тканям, обогащается углекислым газом и поступает в вены, которые впадают в один крупный венозный сосуд, омывающий органы дыхания. Обогащенная кислородом кровь от органов дыхания поступает в сердце. Таким образом, у моллюсков кровь течет не только по собственно кровеносным сосудам, но и по полостям между органами. Такая кровеносная система называется незамкнутой. Кровь чаще всего бесцветная, реже голубая из-за присутствия медьсодержащего дыхательного пигмента — гемоцианина.

Органами выделения служат парные почки, по своему строению сходные с метанефридиями кольчатых червей. Воронка почки сообщается с полостью перикардия, а отверстие канала открывается в мантийную полость. Одна почка может редуцироваться (у брюхоногих).

Нервная система разбросанно-узловая типа, т.е. нервные клетки собраны в немногочисленные компактные парные нервные узлы, соединенные между собой нервными стволами, полностью освобожденными от нервных клеток. Из органов чувств у моллюсков имеются глаза, органы равновесия, химического чувства и осязания.

Размножаются моллюски только половым путем. Большинство из них раздельнополые, у гермафродитных форм (легочные моллюски) оплодотворение перекрестное.

Тип моллюсков — один из наиболее многочисленных царства Животные. Он насчитывает более 130 тыс. видов, объединенных в несколько классов, из которых наиболее многочисленны два: Брюхоногие и Двустворчатые.

Класс Брюхоногие — самый многочисленный класс моллюсков. Размеры их тела варьируют от 2 мм до 60 см. Брюхоногие приспособились к жизни в морях, пресных водоемах и на суше. Раковина коническая или спиральная, у активных хищников и части наземных видов подвергается редукции. Тело состоит из хорошо обособленной головы, несущей 1—2 пары щупалец и парные глаза, ноги (различной формы) и туловища. Туловище спирально закручено и асимметрично, как и раковина. В пищеварительной системе

значительно дифференцирован передний отдел кишечника. В глотке имеется подвижный мускулистый вырост — язычок, покрытый теркой, и челюсти. Сюда же открываются протоки парных слюнных желез. Далее глотка переходит в пищевод, зоб, желудок, в который открывается проток печени. Затем средняя кишка переходит в заднюю, заканчивающуюся анальным отверстием на правой стороне тела рядом с дыхательным. Дыхание осуществляется с помощью жабр или легкого. Брюхоногие раздельнополые или гермафродиты.

Прудовик обыкновенный — типичный обитатель прудов, озер, тихих заводей рек. Имеет конусовидную, спирально закрученную раковину. На голове расположена пара щупалец. Дыхание легочное. Питается путем соскабливания теркой мягких тканей растений. Гермафродит, оплодотворение перекрестное. Откладываются яйца в виде слизистых шнуров прикрепляет к водным растениям. Из яиц развиваются молодые особи.

Прудовик малый является промежуточным хозяином печеночного сосальщика — опасного паразита человека и сельскохозяйственных животных.

Виноградная улитка — наземный брюхоногий моллюск южных и западных районов СНГ (рис. 11.10). Объедая почки и листья виноградной лозы, наносит вред винограду. В ряде стран Европы используется в пищу.

Слизни имеют вытянутое, лишнее раковины, покрытое слизью тело. Повреждают плоды и листья многих культурных растений.

Брюхоногие моллюски играют большую роль в пищевых цепях различных природных биоценозов.

Класс Двустворчатые объединяет малоподвижных морских и пресноводных моллюсков. Тело заключено в раковину, состоящую из двух створок, соединенных между

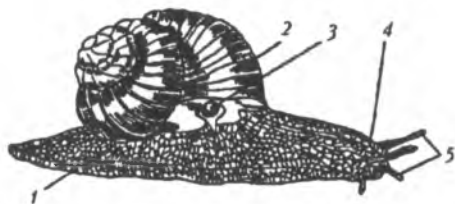


Рис. 11.10. Брюхоногий легочный моллюск:
1 — нога; 2 — раковина; 3 — дыхательное отверстие;
4 — голова; 5 — щупальца

собой на спинной стороне при помощи связки и зубов. Открываются створки раковины пассивно благодаря эластичности связки. Закрываются они при помощи двух мышц-замыкателей, расположенных поперек тела моллюска и прикрепленных своими концами к двум створкам раковины. Сокращением мышц створки притягиваются друг к другу.

Главная особенность двустворчатых — отсутствие головного отдела тела, а следовательно, глотки с теркой. Тело двусторонне-симметричное, сплюснутое с боков и состоит из туловища и ноги. Нога чаще всего имеет форму клина и при раскрытых створках раковины выдвигается между ними. У прикрепленных моллюсков (устрица) нога редуцируется.

Тело покрыто мантией, которая прикрывает его, свешиваясь с боков в виде складок. На спинной стороне она срастается с телом моллюска. Нередко свободные края мантии на заднем конце тела местами срастаются, оставляя отверстия-сифоны для ввода и вывода воды из мантийной полости.

По обеим сторонам ноги расположены две пластинчатые жабры. Жабры, а также внутренняя сторона мантии покрыты ресничками, биением которых создается ток воды через вводный (нижний) сифон в мантийную полость. Вода с взвесью водорослей, бактерий процеживается через жабры и через выводной (верхний) сифон удаляется наружу. С поверхности жабр с помощью специальных ресничек пищевые частицы направляются в ротовое отверстие. Таким образом, жабры у двустворчатых моллюсков являются не только органом дыхания, но и фильтрующим устройством для улавливания взвешенных в воде пищевых частиц. Такой способ добычи пищи характерен для малоподвижных организмов и называется фильтрационным.

Выделительная система представлена парными почками. Кровеносная система незамкнутая.

В связи с малоподвижным образом жизни, отсутствием головы и пассивным способом питания в нервной системе уменьшилось число ганглиев до трех пар. Органы чувств развиты слабо.

Двустворчатые — раздельнополые животные. Оплодотворение чаще всего наружное.

Беззубка — типичный представитель двустворчатых моллюсков — обитает в пресных водоемах со слабым тече-

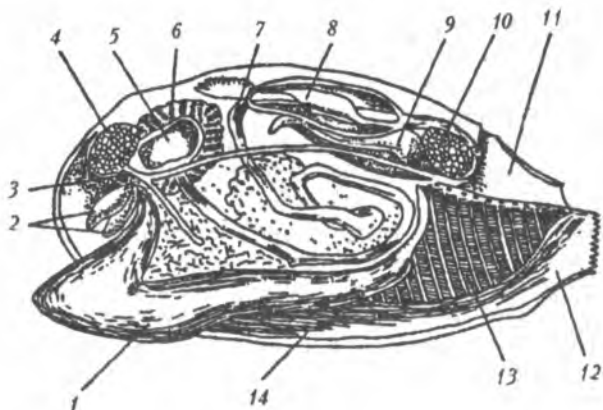


Рис. 11.11. Беззубка:

1 — нога; 2 — ротовые щупальца; 3 — ротовое отверстие; 4, 10 — передняя и задняя замыкательные мышцы; 5 — желудок; 6 — печень; 7 — кишечник; 8 — сердце; 9 — почка; 11, 12 — выводящий и вводящий сифоны соответственно; 13 — жабры; 14 — мантия

нием (рис. 11.11). Имеет широкую тонкую раковину со слабо развитым перламутровым слоем. Створки раковины соединены только при помощи эластичной связки, зубы отсутствуют, отсюда название — беззубка. Питается микроскопическими, взвешенными в воде растительными и животными организмами, бактериями.

Половые органы беззубок расположены в основании ноги. Самка откладывает яйца внутрь собственных наружных полужабр, где они оплодотворяются спермой самца, занесенной вместе с водой в мантийную полость. Из оплодотворенных яиц развиваются двустворчатые личинки. На внутреннем крае створок их раковины имеются зубчики. С их помощью личинки прикрепляются к жабрам или коже рыб после того, как они попадут из организма самки моллюска в воду. Некоторое время они питаются за счет воспаленных тканей рыбы, подрастают и, выпав из опухоли на дно водоема, продолжают свое развитие. Свободные личинки в жизненном цикле малоподвижных животных обеспечивают возможность их расселения.

Значение двустворчатых велико и разнообразно. Среди них есть морские виды, которые человек употребляет в пищу (устрица, мидия, гребешок).

Поскольку запасы этих моллюсков истощены, их разводят в больших количествах на морских "фермах" (специ-

ально подготовленные отмели и охраняемые от хищников небольшие бухты, искусственные водоемы).

Мясо пресноводных видов (перловицы, беззубки) используется для откорма свиней и уток, а перемолотые раковины моллюсков — для минеральной подкормки молодняка. Из раковин многих пресноводных видов изготавливают перламутровые изделия — пуговицы, броши и др. Издавна существует промысел морских жемчужниц для получения натурального жемчуга.

Среди двустворчатых есть немало видов, наносящих вред хозяйственной деятельности человека. Так, корабельный червь точит длинные ходы в дереве, из-за чего выходят из строя портовые сооружения, днища кораблей. Моллюск дрейссена прикрепляется к различным гидротехническим сооружениям (водотоки, водозаборные трубы, защитные решетки), что затрудняет проход воды и требует постоянной чистки от обрастания.

В естественных водоемах велика роль двустворчатых моллюсков как биологических фильтров, способствующих самоочищению воды. Они являются излюбленной пищей придонных рыб.

11.6. Тип Членистоногие

Тип Членистоногие — самый разнообразный и многочисленный тип животного царства, объединяющий более 1 млн видов. Развившись от предков, которые вели водный образ жизни, благодаря приобретению ряда крупных адаптивных разнообразных морфофизиологических приспособлений, они сумели заселить все жизненные сферы: воду, почву, воздушную среду. Вместе с тем, несмотря на большое многообразие в строении групп и видов, членистоногие имеют ряд общих черт.

Членистоногие — разнородно сегментированные животные. Группы сходных сегментов образуют три отдела: голову, грудь и брюшко, выполняющие различные функции. Сегменты и отделы тела могут сливаться друг с другом.

Тело покрыто плотной хитиновой кутикулой, в состав которой входят липоиды, протеины и азотистое органическое вещество — хитин. Затвердевание кутикулы осуществляется путем ее пропитки оксидом кальция (у ракообразных и многоножек) или задубленными белками (у пауко-

образных и насекомых). Хитиновая кутикула наземных групп членистоногих препятствует высыханию их тела, что позволило им широко освоить наземные местообитания. Хитиновый покров образует твердый наружный скелет, вследствие чего рост животных неравномерен и сопровождается периодической линькой. Старая кутикула отделяется от тела, лопается, и животное покидает ее. Тем временем кожный эпителий выделяет новую мягкую кутикулу. Пока новый покров окончательно не затвердеет, размеры тела животного быстро увеличиваются.

Благодаря наличию хитиновой кутикулы исчезает кожно-мускульный мешок. Поперечно-полосатые мышцы собраны в отдельные пучки и прикреплены изнутри к хитиновому покрову, что обеспечивает членистоногим возможность производить быстрые и частые движения (например, работа крыльев насекомых).

Конечности членистоногих представляют собой дальнейшее развитие двуветвистых параподий кольчатых червей. Состоят они из члеников, подвижно соединенных друг с другом при помощи суставов, и выполняют разнообразные функции: передвижения, дыхания, захвата и измельчения пищи, осязания, половую и др.

Полость тела членистоногих смешанная. Она образуется за счет слияния первичной и вторичной полостей в процессе эмбрионального развития и выполняет распределительную функцию. В связи с наличием хитина полость тела не несет опорной функции.

Пищеварительная система членистоногих состоит из трех отделов — переднего, среднего и заднего кишечника. Передний и задний отделы кишечника эктодермального происхождения и изнутри выстланы кутикулой. В переднем отделе имеются специализированные участки (например, сосательная глотка, зоб и т. д.), приспособленные к питанию разнообразной пищей. Средний энтодермальный отдел кишечника богат пищеварительными железами.

Кровеносная система членистоногих незамкнутая. Гемолимфа — смесь крови с полостной жидкостью — заполняет полость тела и промежутки между органами, которые она омывает, и лишь частично течет по единственному оформленному органу кровообращения — спинному сосуду. Задняя часть спинного сосуда преобразована в многокамерное сердце с отверстиями в каждой камере, а передняя — в трубчатую аорту. Гемолимфа движется по спинному сосуду сзади наперед благодаря последовательной пульсации ка-

мер сердца. Кровь из аорты, достигая головы, вытекает в полость тела, затем движется спереди назад, обогащается кислородом в органах дыхания и снова поступает в сердце.

Дыхательная система разнообразна. У водных членистоногих она представлена жабрами, у наземных — легочными мешками и трахеями. Легочные мешки — тонкостенные листовидные выросты стенки тела, вдающиеся в полость мешка, которая сообщается с наружной средой дыхательной щелью. Трахеи представляют собой систему разветвленных трубочек, не спадающихся благодаря наличию в них хитиновых колец, в которые поступает атмосферный воздух через дыхательные отверстия. Обмен газами между тканями и трахеей осуществляется практически без участия гемолимфы, которая утрачивает дыхательную функцию. Кислород по трахеям доставляется прямо к клеткам различных тканей. Это принципиально отличает трахейное дыхание от легочного и жаберного.

Органами выделения служат видоизмененные метанефридии, а также мальпигиевы сосуды. Они представляют собой трубчатые выпячивания кишки, замкнутые на концах и погруженные в полостную жидкость.

Нервная система сходна по строению с таковой кольчатых червей. Органы чувств разнообразны (зрение, слух, равновесие, обоняние, осязание, химическое чувство) и достигают высокого уровня развития. Хорошо развита гормональная система, регулирующая процессы роста, метаморфоза, линьки.

Членистоногие — раздельнополые животные с ярко выраженным половым диморфизмом. Оплодотворение внутреннее.

Тип Членистоногие подразделяется на четыре подтипа, куда входит ряд классов. Рассмотрим из них три наиболее важных, многочисленных и разнообразных.

Класс Ракообразные — это типично водные членистоногие, составляющие важную часть гидрофауны морей и различных пресных водоемов. Ведут они ползающий, плавающий, реже прикрепленный образ жизни, имеются паразитические и как исключение наземные формы (мокрица). При значительном разнообразии внешней формы и строения конечностей внутренняя организация ракообразных довольно однотипна.

Отличительной особенностью класса является дыхание с помощью жабр. У мелких ракообразных они отсутствуют и дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

Число сегментов колеблется от 10 до 50. Благодаря общности строения они объединены в три отдела — голову, грудь и брюшко. Нередко происходит слияние головного и грудного отделов с образованием головогруды. Кроме того, отличительной чертой строения ракообразных является наличие на головном отделе двух пар усиков, выполняющих осязательную и обонятельную функции. Помимо них на голове расположены простые и сложные глаза, а также три пары ротовых конечностей: пара верхних и две пары нижних челюстей, которые служат для захвата и измельчения пищи. Грудные конечности разнообразны по строению и выполняют функции удержания и перемещения пищи ко рту, движения, дыхания (с помощью жаберных придатков). Брюшные конечности служат для плавания, используются как совокупительный орган или для прикрепления развивающихся яиц.

Линяют ракообразные всех возрастных групп, но молодь чаще, чем взрослые. Линька регулируется специальными гормонами.

Речной рак — характерный представитель класса Ракообразные. Живет в пресных слабопроточных водоемах. Активен в сумеречное и ночное время. Раки всеядны: поедают растительную пищу, живую и мертвую добычу. Достигая значительных размеров (15 см и более) и обладая хорошими вкусовыми качествами, рак является ценным промысловым объектом.

Тело речного рака состоит из 18 сегментов, объединенных в головогрудь и брюшко (рис. 11.12), покрытое толстым слоем хитиновой кутикулы, укрепленной отложениями солей углекислой извести. Самый верхний воскоподобный слой кутикулы, препятствующий у наземных членистоногих испарению воды из тела, у ракообразных отсутствует, что объясняет их обитание исключительно в водной или околородной среде.

Голова состоит из головной лопасти, несущей пару усиков — антеннул (усики первые), и четырех сегментов, на каждом из которых имеются парные преобразованные конечности: антенны (усики вторые), верхние челюсти и первые и вторые нижние челюсти (рис. 11.13). Грудной отдел образован восемью сегментами, несущими три пары ногочелюстей и пять пар ходильных конечностей. Членистое подвижное брюшко имеет шесть сегментов, на каждом из которых находится по паре плавательных конечностей. У самцов первая и вторая пара брюшных конечностей

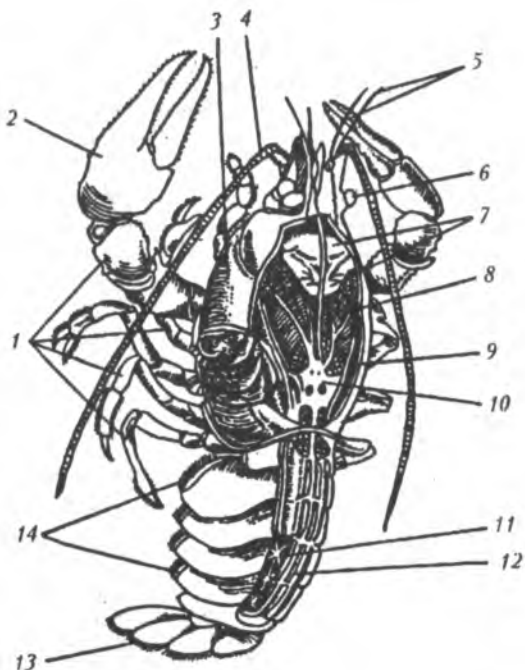


Рис. 11.12. Речной рак:

1 — ходильные ноги; 2 — клешни; 3 — панцирь головогруди; 4 — антенны (усики II); 5 — антеннулы (усики I); 6 — сложный глаз; 7 — желудок; 8 — печень; 9 — яичник; 10 — сердце; 11 — нервная цепочка; 12 — задняя кишка; 13 — хвостовой плавник; 14 — брюшко

длинная, желобовидная и используется как совокупительный орган. У самки первая пара конечностей сильно укорочена, к остальным прикрепляются яйца и молодь. Заканчивается брюшко хвостовым плавником, образованным шестой парой широких пластинчатых конечностей и хвостовой лопастью.

Жабры у речного рака представляют собой тонкостенные перистые выросты кожных покровов грудных конечностей и боковых стенок грудной части туловища. Расположены они по бокам груди в жаберной полости, прикрываемой головогрудным панцирем. Циркуляция воды в жаберной полости обеспечивается движением (200 раз в минуту) особого отростка второй пары нижних челюстей.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, расположенным с нижней стороны головы. Через

него измельченная ротовыми конечностями пища через короткую глотку и пищевод проходит в желудок, состоящий из двух отделов — жевательного и цедильного. На внутренних стенках жевательного отдела желудка находятся хитиновые зубцы, при помощи которых пища перетирается. Через щетинки цедильного отдела пищевая кашица процеживается, и ее жидкая часть поступает в среднюю кишку и пищеварительную железу ("печень"), где переваривается и всасывается. Задняя кишка в виде прямой трубки расположена в брюшке речного рака и открывается анальным отверстием на его конце.

Кровеносная система типична для всех членистоногих — незамкнутая с компактным сердцем в виде пятиугольного мешочка на спинной стороне головогруди.

Продукты обмена веществ удаляются через органы выделения — парные зеленые железы, лежащие у основания головы и открывающиеся наружу у основания усиков. По своему строению они напоминают видоизмененные метанефридии, выносящие вредные продукты обмена из полости тела.

Глаза у рака сложные. Они состоят из большого числа отдельных глазков, или фасеток, отделенных друг от друга тонкими прослойками пигмента. Зрение мозаичное, так как каждая фасетка видит лишь часть предмета. Глаза расположены на подвижных стебельках. Подвижность глаза возмещает неподвижность головы. Органами ося-



Рис. 11.13. Конечности самца

речного рака:

- 1 — антеннулы; 2 — антенны; 3 — верхние челюсти; 4, 5 — нижние челюсти; 6—8 — ногочелюсти; 9—13 — ходильные ноги; 14—19 — брюшные плавательные конечности

зания являются длинные усы — антенны, а органами обоняния — короткие — антеннулы. У основания коротких усов расположен орган равновесия, представляющий собой углубление покровов, высланное чувствительными волосявидными выростами. Они воспринимают давление небольших песчинок и посылают в мозг сигналы о положении тела в пространстве.

В конце зимы самки откладывают оплодотворенные яйца на брюшные конечности. В начале лета из яиц выводятся рачата, которые еще долго находятся под защитой самки, прячась на ее брюшке с нижней стороны. Молодые раки интенсивно растут и несколько раз в году линяют, взрослые — лишь раз в году. Сразу после линьки у рака мягкий хитин. Спустя некоторое время он пропитывается солями извести, затвердевает и рост рака прекращается до следующей линьки.

Ракообразные имеют большое значение в природе и хозяйстве человека. Бесчисленное множество микроскопических ракообразных, населяющих морские и пресные воды, служит пищей для многих видов рыб, китообразных и других животных. Дафнии, циклопы, диаптомусы, бокоплавы — прекрасный корм для пресноводных рыб и их личинок. Многие мелкие ракообразные питаются фильтрационным способом, т.е. процеживают грудными конечностями пищевую взвесь. Благодаря их пищевой деятельности осветляется природная вода и улучшается ее качество.

Многие ракообразные являются крупными промысловыми видами, например омары, крабы, лангусты, креветки, речные раки. Морские ракообразные средних размеров используются человеком для приготовления питательной белковой пасты.

Есть ракообразные, ведущие паразитический образ жизни. Такова карповая вошь — кожный паразит карповых рыб. Многие жаброногие раки, например щитень, при их массовом развитии наносят ощутимый урон молодежи рыб, выращиваемой в прудовых хозяйствах. Некоторые виды циклопов являются промежуточным хозяином ленточных червей (лентец широкий).

К классу Паукообразные относятся сухопутные организмы, за исключением нескольких групп, вторично перешедших к жизни в воде. К ним принадлежат пауки, скорпионы, клещи и др. По способу питания — это хищники, паразиты (кровососы) и растительноядные животные.

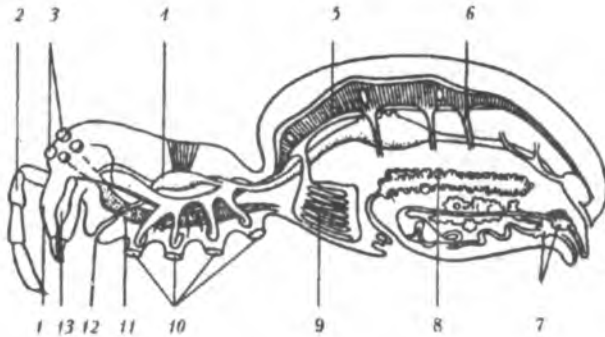


Рис. 11.14. Схема внутреннего строения паука:

- 1 — хелицеры; 2 — ногошупики; 3 — глаза; 4 — желудок; 5 — сердце;
 6 — артерия; 7 — паутинные железы; 8 — яичник; 9 — легочный мешок;
 10 — ходильные конечности; 11 — мозг; 12 — ротовое отверстие;
 13 — ядовитая железа

Тело паукообразных чаще всего расчленено на головогрудь, несущую конечности, и безногое брюшко (рис. 11.14). Однако в пределах класса степень расчленения тела различна: некоторые сегменты головогруды могут быть свободными (сольпуги), но чаще они слиты (скорпионы), брюшко также либо расчлененное (скорпионы), либо слитное (пауки, клещи). Усики не развиты. На головогруды расположено шесть пар конечностей, из них две пары — ротовые конечности, чаще всего участвуют в захвате и измельчении пищи. Первая пара — хелицеры — имеет вид клешней (скорпионы, сенокосцы), крючков (пауки) или режущих стилетов (клещи). Вторая пара — членистые ногошупики. Остальные четыре пары — типичные ходильные конечности с коготками на конце. На брюшке конечности отсутствуют. Гомологами брюшных ног являются паутинные бородавки, легочные мешки и др. Паутинные бородавки находятся над анальным отверстием в виде трех пар бугорков, пронизанных многочисленными трубчатыми протоками, отходящими от различных типов паутинных желез.

Кожный покров — хитиновая кутикула, выделяемая лежащим под ней эпителием. Кутикула трехслойная, с поверхности пропитана липидами и хорошо защищает тело от испарения воды. К числу кожных эпителиальных образований относятся ядовитые и паутинные железы.

Паукообразные — преимущественно хищные живо-

тные. Большинству из них свойственно внекишечное пищеварение. С помощью секрета ядовитой железы они убивают добычу, а затем в тело жертвы вводят секреты "слюнных" желез и печени, которые быстро расщепляют ее белки. Полужидкую пищу паукообразные всасывают с помощью мощной мускулистой глотки, действующей как насос. Желудок имеет боковые выросты, которые увеличивают его вместимость и всасывающую поверхность. На границе среднего и заднего отделов кишечника располагаются выросты в полость тела — мальпигиевы сосуды, выполняющие функцию органов выделения.

Нервная система построена по общему для членистоногих типу с той лишь разницей, что в прямой зависимости от степени слияния отделов тела и сегментов находится и степень концентрации нервных элементов. Паукообразные богаты органами чувств. Кроме простых глаз они обладают высокочувствительными органами обоняния, вкуса, осязания, химического чувства и др.

Органы дыхания представлены легочными мешками и трахеями. У одних паукообразных для дыхания служат легочные мешки (скорпионы), у других — трахеи (клещи и сенокосцы), у третьих — и то, и другое (пауки).

Кровеносная система типична для всех членистоногих. Все паукообразные раздельнополые. Оплодотворение внутреннее, развитие без метаморфоза, у клещей имеется личинка с тремя парами конечностей.

Наиболее значимы пауки, скорпионы, клещи. Отряд Пауки — самая многочисленная и широко распространенная группа паукообразных. Головогрудь и нерасчлененное на сегменты брюшко соединены между собой тонким стебельком (см. рис. 11.14).

Все пауки — хищники, питающиеся свежей животной пищей, чаще всего насекомыми. Когтевидными хелицерами, на конце которых открывается проток ядовитых желез, они убивают добычу. Питаются разжиженной пищей.

Решающее значение в жизни пауков имеет паутина. Секрет паутинных желез застывает в воздухе в виде многочисленных паутинных нитей, которые паук с помощью гребенчатых коготков сплетает в прочную паутину. Из паутины пауки строят убежище и ловушку, из нее сплетают яйцевой кокон, в ней укрывают неокрепшую молодежь, на паутинках молодые пауки расселяются.

Они широко заселили сушу и достигли небывалого расцвета. Роль пауков в природных биоценозах значитель-

на. Будучи хищниками (нередко массовыми), они играют роль регуляторов численности насекомых. В то же время пауки сами служат пищей различным мелким млекопитающим, птицам, ящерицам, лягушкам и др.

Паук-крестовик — один из самых обычных видов. Самка крупная, размером до 2 — 2,5 см, самец — до 1 см. На спинной стороне брюшка имеется крестообразный рисунок. Ловчие паутинные сети размещает возле строений человека, в лесах, садах.

Паук-серебрянка строит воздушный колокол под водой, где и выводит свое потомство.

Многие виды пауков обладают сильнодействующим ядом. Так, укус каракурта опасен для человека, лошадей, крупного рогатого скота. Укус тарантула болезнен и может вызвать у человека лихорадочное состояние.

Самым крупным пауком является паук-птицеяд, достигающий в длину 15 см.

Отряд Скорпионы — крупные (до 15 см длины) хищники. По внешнему виду напоминают речного рака. Вторая пара ротовых конечностей похожа на клешню рака. Брюшко состоит из двух сегментированных отделов — переднего широкого и заднего узкого, в последнем членике которого расположена ядовитая железа, ее проток открывается на конце мощной иглы. В позе угрозы или нападения скорпион заносит брюшко над головой и вонзает ядовитую иглу в тело жертвы, удерживая ее клешнями. Яд скорпиона опасен и для мелких млекопитающих. Многие виды скорпионов живородящи. В фауне СНГ широко распространен крымский скорпион.

Отряд Клещи представлен мелкими, в том числе микроскопическими, наземными, частично водными членистоногими. Многие из них являются паразитами животных и растений. Для клещей характерно слияние отделов тела. Они дышат трахеями или всей поверхностью тела. Ротовые конечности у паразитических форм видоизменены в колющий хоботок, с помощью которого клещи внедряются в тело хозяина. Почвенные клещи имеют ротовые конечности грызущего типа и питаются растительными остатками.

Многие виды клещей — опасные паразиты растений, в том числе и сельскохозяйственных. Мелкие паутинные клещи высасывают соки из листьев хлопчатника, картофеля, малины, земляники и других растений, что ведет к снижению их продуктивности. Амбарные клещи — серьезные вредители зерна и муки. Ряд видов клещей паразити-

рует на животных и человеке. Так, чесоточный зудень просверливает длинные ходы в коже человека и вызывает мучительную болезнь — чесотку. Сотни видов клещей — паразиты птиц и млекопитающих.

Клещи являются переносчиками возбудителей ряда заболеваний человека и сельскохозяйственных животных. Иксодовые (пастбищные) клещи переносят возбудителей сыпного тифа, клещевого энцефалита (воспаление мозговых оболочек), туляремии, чумы, бруцеллеза, пироплазмоза крупного рогатого скота и др. Среди них широко распространен собачий клещ, обитающий по всей Европе. Встречается на траве и кустах, откуда нападает на теплокровных животных. Напившиеся крови самки откладывают яйца в земле. Выведшиеся из них личинки питаются кровью мелких млекопитающих и птиц. После последней линьки и достижения взрослого состояния клещи нападают на более крупных млекопитающих. Таким образом, в течение жизни они сменяют трех хозяев.

К мерам борьбы с иксодовыми клещами относятся тщательный осмотр одежды и поверхности кожи, смазывание одежды и кожи отпугивающими препаратами, а также предохранительные прививки.

Класс Насекомые — самый многочисленный и богатый видами класс царства Животные (70 % всех видов), распространенный во всех средах. Это единственный класс беспозвоночных животных, приспособившийся к активному полету.

Тело насекомых разделено на голову, грудь и брюшко. На голове находятся пара членистых усиков, пара верхних и две пары нижних челюстей. Кроме того, они имеют пару сложных фасеточных глаз, а многие — и простые глазки. Строение ротового аппарата разнообразно и соответствует характеру питания. Исходным считается грызущий, от которого в результате пищевой специализации произошли остальные типы: колюще-сосущий (у комаров, клопов, тлей и др.), сосущий (у чешуекрылых), лакающий (у пчел, шмелей), лижущий (у мух). Грызущим ротовым аппаратом обладают, в частности, насекомые отрядов Жестко- и Прямокрылые, а также личинки многих отрядов.

Грудной отдел состоит из трех сегментов, каждый из которых несет по паре членистых конечностей. На спинной стороне второго и третьего сегментов груди расположены две пары крыльев, представляющих собой выпячивания

кожных покровов. У разных отрядов насекомых строение крыльев имеет свои отличительные черты. Так, у жуков передние крылья превращены в жесткие надкрылья. Для полета у них служит задняя пара крыльев, которые в покоящемся состоянии спрятаны под надкрыльями. У насекомых отряда Двукрылые (мухи, комары) развита лишь передняя пара, а задняя редуцирована до небольших жуалец. У группы паразитических насекомых (вши, блохи) крылья в ходе эволюции утрачены.

Брюшной отдел у разных групп насекомых состоит из неодинакового количества сегментов (большей частью из 9 — 10) и лишен настоящих конечностей.

Кожные покровы насекомых устроены сходно с таковыми паукообразных. В коже расположены различные красящие вещества, обуславливающие окраску и рисунок насекомых. Окраска может быть покровительственной, предупреждающей. Присутствующие на поверхности хитиновой кутикулы многочисленные волоски выполняют функцию осязания. Покровы насекомых обильно снабжены различными железами — восковыми, пахучими, прядильными, ядовитыми и т. д., выделения которых играют важную роль в их жизнедеятельности.

Поперечно-полосатая мускулатура особого развития достигает в грудном отделе, обеспечивая быстрые движения крыльев (от 5 до 1000 взмахов в секунду) и конечностей.

Как и у кольчатых червей и у других членистоногих, пищеварительная система состоит из трех отделов. Строение переднего отдела кишечника модифицируется в зависимости от пищевой специализации насекомых. У насекомых, питающихся твердой пищей, имеется мускульный желудок (рис. 11.15). У питающихся жидкой пищей ротовая полость превращена в систему каналов, а желудок сосательного типа. Слюнные железы могут быть преобразованы в прядильные (гусеницы бабочек) или содержать антикоагулянты крови (у кровососущих форм). В заднем отделе кишечника большинства насекомых расположены специальные железы, предназначенные для всасывания воды из непереваренных остатков пищи.

Кроме мальпигиевых сосудов (от 2 до 200) органом выделения является и жировое тело, основная функция которого — запасание питательных веществ, необходимых для развития яиц во время зимовки. Конечным продуктом

белкового обмена насекомых является мочева́я кислота, выделяемая в форме кристаллов, что связано с необходимостью сохранения воды в их теле.

Дыхание насекомых осуществляется исключительно с помощью сильно разветвленной системы трахей. Отверстия дыхалец расположены на боковых поверхностях груди и брюшка. Дыхальца снабжены специальными клапанами, регулируемыми поступление в них воздуха, вентиляция которого происходит при помощи сокращений брюшка. Живущие в воде насекомые — водяные мухи и клопы — вынуждены периодически подниматься на поверхность воды для запаса́ния воздуха. У водных личинок некоторых насекомых имеются наружные (личинки поденок, веснянок) или внутренние трахейные жа́бры (личинки некоторых видов стрекоз).

Кровеносная система насекомых в связи с особенностями строения органов дыхания развита слабо и не имеет принципиальных отличий от таковой других членистоногих (см. рис. 11.15). Кровь бесцветная или желтоватая, редко красная, что зависит от растворенного в ней гемоглобина (личинки комара-мотыля).

Нервная система, как и у других членистоногих, построена по типу окологлоточного нервного кольца и брюшной нервной цепочки. Надглоточный ганглий достигает высокого уровня развития, особенно у общественных насекомых (пчелы, муравьи, термиты), преобразуясь в головной мозг с тремя отделами: передним, средним и задним. Он иннервирует глаза и усики. В переднем отделе головного мозга сильно развиты грибовидные тела, которые считаются ассоциативным и координирующим центрами нервной системы. Поведение насекомых бывает сложным, носит четко выраженный рефлексорный характер. Подглоточный узел иннервирует ротовые органы и передний отдел кишечника, а грудные ганглии — органы движения — ноги и крылья.

Органы чувств насекомых хорошо развиты. Органы зрения взрослого насекомого представлены фасеточными глазами, к которым иногда добавляются и простые глазки, расположенные на лбу и темени.

Некоторые насекомые обладают цветовым зрением (бабочки, пчелы). Своеобразно устроены органы равновесия и слуха. Насекомые имеют острое обоняние, позволяющее им отыскивать пищу и половых партнеров. Органы осязания располагаются чаще всего на усиках, а органы вкуса — на ротовых конечностях. Высокоразвитая нервная сис-

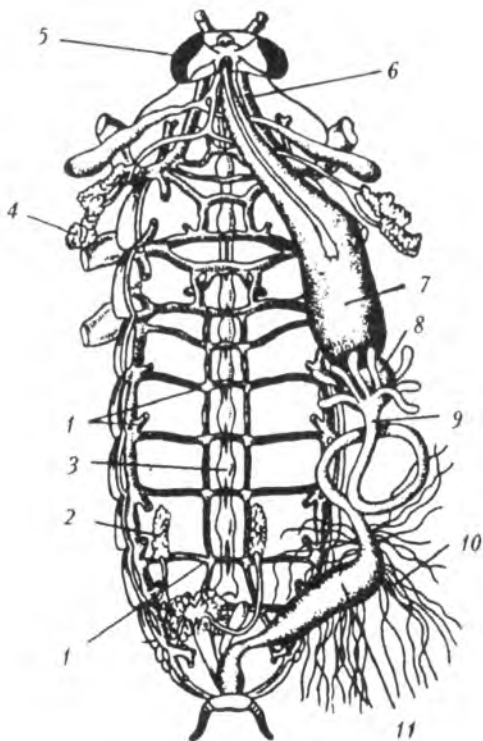


Рис. 11.15. Внутреннее строение насекомого (черный таракан):
 1 — трахеи; 2 — семенник; 3 — брюшная нервная цепочка;
 4 — слюнная железа; 5 — надглоточный ганглий; 6 — пищевод;
 7 — зуб; 8 — желудок; 9 — средняя кишка; 10 — мальпигиевы
 сосуды; 11 — задняя кишка

тема и совершенные органы чувств определяют сложное поведение насекомых, особенно общественных. Оно определяется инстинктами, которые представляют врожденные комплексы реакций.

Насекомые раздельнополые, большинство из них с хорошо выраженным половым диморфизмом. Половые железы парные, у самцов нередко имеется совокупительный орган. Яйца богаты желтком и откладываются во внешнюю среду. После выхода из яйца развитие организма насекомого происходит с неполным или полным превращением (метаморфозом). У насекомых с неполным превращением из яиц вылупляются личинки, похожие по внешнему виду

Таблица 11.1. Основные отряды насекомых

Отряд (его представители)	Характерные признаки	Значение
<i>Насекомые с неполным превращением</i>		
Стрекозы (большое коромысло, красотки, стрелки и др.)	Две пары крыльев (одинаковые у подотряда Равнокрылые и несколько различные у представителей подотряда Разнокрылые) с мелкой сетью жилок. Большие, сходящиеся на темени сложные глаза. Грызущий ротовой аппарат.	Взрослые стрекозы, будучи прожорливыми хищниками, уничтожают насекомых вредителей. Их личинки обитают в пресных водоемах, и некоторые из них поедают личинок разводимых в прудах рыб.
Прямокрылые (кузнечики, сверчки, саранча, медведки и др.)	Передние крылья жесткие с почти параллельными, продольными жилками. Задние крылья более широкие с радиально расходящимися продольными жилками. Грызущий ротовой аппарат.	Большинство представителей отряда – вредители растений. Саранча, поедая листья и стебли, вредит посевам. Кузнечики приносят вред садам и виноградникам. Медведки, роясь в земле, повреждают корни.
Полужесткокрылые, или Клопы (клопы-черепашки, постельный клоп, водомерки и др.)	Половинка каждого надкрылья от его основания жесткая и состоит из толстого слоя хитина, а половина более тонкая. У некоторых клопов (постельный клоп и др.) крылья редуцированы. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Многие виды имеют пахучую железу, поэтому неприятно пахнут.	Среди клопов есть много паразитов. Капустный клоп повреждает рассаду капусты. Хлебным злакам вредят черепашки. Постельный клоп беспокоит человека своими укусами и может быть переносчиком возбудителей болезней.

Жесткокрылые, или жуки (майские жуки, жуки-шелкуны, жуки-долгоносики, хлебный жук, или кузья, листоеды, колорадский жук, хлебная и свекловичная блошки, жуки-короеды, жуки-плавунцы, жужелицы, божьи коровки, жуки-навозники и др.)

Чешуекрылые, или бабочки (капустная белянка, боярышница, яблонная моль, плодоярка, комнатная моль, шелкопряды и др.)

Первая пара крыльев — жесткие надкрылья — прикрывает вторую пару перепончатых крыльев. Ротовой аппарат грызущий.

Две пары больших по сравнению с телом насекомого крыльев, окрашенных в различные цвета. Окраска крыльев зависит от окраски и расположения хитиновых чешуек. Жилки на крыльях расположены продольно. За исключением некоторых молей бабочки имеют сосущий ротовой аппарат.

Многие из жуков вредят растениям. Майские жуки поедают листья, а их личинки — корни деревьев. Личинок жуков-шелкунов называют проволочными червями. Они питаются подземными частями картофеля, злаков. Колорадский жук и его личинка поедают листья картофеля. Личинки долгоносика — яблочного цветоеда поедают завязи цветка, а личинки свекловичного долгоносика — корни свеклы. Среди жуков есть и полезные. Это хищные жуки (жужелицы и красотелы), охотящиеся за гусеницами шелкопрядов. Божьи коровки и их личинки питаются тлями и червецами. Жуки-навозники и их личинки, поедая навоз, являются своеобразными санитарами.

Личинки бабочек поедают надземные части растений и приносят вред. Личинки капустной белянки поедают листья капусты и других крестоцветных. Личинки боярышницы, яблонной моли и плодоярки наносят вред плодовым деревьям. Личинки комнатной моли питаются шерстью тканей или мехов и повреждают одежду, ковры, обивку мебели. Принося вред на личиночной стадии, взрослые бабочки производят опыление растений и приносят пользу. Польза бабочек и в том, что они являются пищей для птиц. Среди бабочек есть и такие, которых человек одомашнил. Это дубовый и тутовый шелкопряды. Их гусеницы имеют сильно развитые шелкоотделительные железы, выделяющие шелковую нить. Этой нитью гусеница окутывает себя перед окукливанием. Шелковистый кокон служит защитой от неблагоприятных условий для куколки, а для человека — сырьем для получения шелка.

Отряд (его представители)	Характерные признаки	Значение
Перепончатокрылые (наездники, пилильщики, пчелы, осы, шмели, муравьи и др.)	<p>Задние крылья всегда меньше передних. Обе пары прозрачные и имеют сравнительно редкие продольные и поперечные жилки. Ротовой аппарат у большинства видов грызущий, а у жалоносных (пчелы) — грызуще сосущего типа.</p> <p>Пчелы, осы, некоторые муравьи имеют жало, представляющее измененный яйцеклад. Образ жизни различен. Одни (наездники, пилильщики, некоторые осы) живут в одиночку, другие (пчелы, муравьи, некоторые осы) — большими семьями и являются общественными насекомыми.</p>	<p>Перепончатокрылые имеют большое значение как опылители растений. Пчела медоносная дает воск, пчелиный яд, пчелиное молоко, используемые в медицине и парфюмерии. Полезен и питателен пчелиный мед. Большую пользу приносят наездники. Откладывая яйца в тело личинок и яйца многих вредных насекомых, они помогают человеку в борьбе с ними. Полезны в этом отношении и осы: запасая пищу своим личинкам, они перед откладыванием яиц парализуют и затаскивают в норы гусениц, многих вредных насекомых. Есть среди перепончатокрылых и вредные. Самки пилильщиков имеют пилообразный яйцеклад, которым пропиливают ткани растений для откладывания яиц. Вышедшие из яиц личинки поедают листья растений.</p>
Двукрылые (мухи, оводы, слепни, комары, мошки, москиты и др.)	<p>Задняя пара крыльев редуцирована. Их остатки превратились в жужжальца. Передняя пара крыльев у основания сильно сужена. Ротовые органы лижущего (мухи) или колюще-сосущего (комары) типа.</p>	<p>Многие виды переносят возбудителей болезней: самки малярийного комара — возбудителя малярии, москиты — возбудителя москитной лихорадки, мухи — возбудителей желудочно-кишечных заболеваний и яиц паразитических червей. Личинки бычьего овода паразитируют в коже крупного рогатого скота, а лошадиного — в желудке лошади.</p>

на взрослое насекомое, но отличающееся от него меньшими размерами и недоразвитыми крыльями и половой системой. С каждой линькой они становятся все больше похожими на взрослую форму. Напротив, у насекомых с полным превращением развитие идет с последовательной сменой форм, совершенно непохожих одна на другую. Из яйца вылупляется червеобразная личинка (у бабочки она называется гусеницей), которая ползает, много ест, несколько раз линяет и с каждой линькой становится все крупнее. В результате последней личиночной линьки образуется куколка, которая не двигается и не питается. Куколки разных отрядов насекомых с полным превращением имеют различное строение, но общим для них является разрушение анатомических структур личинки и использование этого материала для построения органов взрослого насекомого. Регуляция всех стадий метаморфоза осуществляется при участии специфических гормонов насекомых.

У насекомых с полным превращением личинка (гусеница) и взрослое насекомое различаются не только внешним видом, но и способом и объектами питания. Так, гусеница питается листьями, а бабочка сосет цветочный нектар. Кроме того, личинки и взрослые насекомые заселяют разные места обитания. Например, личинка комара живет в пресных водоемах и питается водорослями и простейшими, а взрослый комар обитает в наземных условиях и сосет кровь человека и других млекопитающих. Благодаря такому различию в источниках пищи и местах обитания ослабляется внутривидовая конкуренция, что способствует процветанию насекомых.

Класс Насекомые включает большое количество отрядов, основой для вычленения которых служат строение крыльев, ротового аппарата и тип развития. Характеристика основных отрядов дана в табл. 11.1.

Таким образом, насекомые при их разнообразии и огромной численности играют немаловажную роль в балансе природы и в жизни человека. Они являются опылителями растений, истребляют вредных представителей этого класса и выполняют роль санитаров. Некоторых полезных насекомых — пчел, шелкопрядов — человек одомашнил. Вместе с тем велик и вред, наносимый насекомыми домашнему хозяйству и человеку. В зависимости от того, что является объектом их нападения, вредных насекомых делят на несколько групп: вредители поля, сада, огорода, амбарные вредители и переносчики болезней.

В целях защиты растений от насекомых вредителей человек использует разные способы борьбы с ними. Широко применяется сбор насекомых с помощью ловчих канав, колец, бредней, насекомоуловителей (механический способ) и др. Кроме того, применяется и химический метод борьбы, при котором воздействуют на насекомых различными ядами. Но использование ядовитых веществ приводит к отравлению почвы, воды, уничтожению наряду с вредными и полезных насекомых. Поэтому в последнее время широкое применение находит биологический метод борьбы, при котором человек использует естественных врагов насекомых: насекомоядных птиц, насекомых-хищников (жулиц, божьих коровок и др.). Искусственно разводят наездника трихограмму для борьбы с яблонной плодожоркой.

11.7. Тип Хордовые

К типу Хордовые относится около 43 тыс. современных видов, распространенных по всему земному шару: они заселяют моря, океаны, реки и озера, континенты и острова. Внешний облик хордовых разнообразен, так же как различны и их размеры: от мелких рыбок и лягушек в 2 – 3 см до гигантов — некоторых китов, достигающих 30 м длины и массы 150 т.

Несмотря на огромное разнообразие представителей типа Хордовые, для них характерны общие черты организации (рис. 11.16).

1. У всех хордовых имеется осевой скелет, первоначально возникающий в виде спинной струны, или хорды, пред-

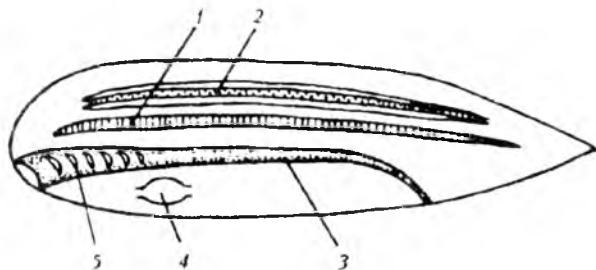


Рис. 11.16. Схема строения хордового животного: 1 — хорда; 2 — центральная нервная система (нервная трубка); 3 — пищеварительная трубка; 4 — сердце; 5 — жаберная щель

ставляющий собой упругий гибкий стержень, расположенный вдоль тела животного. В течение всей жизни хорда сохраняется только у низших групп, у высших хордовых она является эмбриональным органом, который у взрослых животных вытесняется сегментированным осевым скелетом — позвоночником.

2. Центральная нервная система имеет форму трубки и расположена над хордой. У позвоночных животных ее передний конец расширяется и преобразуется в головной мозг, остальная часть — в спинной мозг.

3. Передний отдел пищеварительной трубки — глотка — имеет жаберные щели, посредством которых ее полость сообщается с внешней средой. У наземных животных жаберные щели появляются в период зародышевого развития, а у первичноводных хордовых они сохраняются всю жизнь.

4. Пульсирующий отдел кровеносной системы — сердце — расположен на брюшной стороне тела под хордой и пищеварительной трубкой.

Кроме того, строение хордовых имеет и существенные признаки, которые, однако, свойственны и другим типам животных:

а) двустороннюю симметрию тела, свойственную всем многоклеточным, кроме губок и кишечнополостных;

б) вторичную полость тела, или целом (общий признак с кольчатыми червями, моллюсками и др.);

в) поsegmentное расположение некоторых систем органов: скелета (позвонки), периферической нервной системы (спинно-мозговые нервы), мускулатуры (мышечные сегменты) и др. Сегментация лучше выражена у зародышей и низших хордовых;

г) вторичный рот, образующийся путем прорыва стенки гастролы на противоположном конце от первичного рта.

Тип Хордовые подразделяется на три подтипа и двенадцать классов. Рассмотрим главнейшие из них.

Подтип Бесчерепные. К нему относится 35 видов морских животных, у которых в течение всей жизни сохраняются наиболее характерные признаки хордовых. К подтипу принадлежит только один класс — *класс Головохордовые (Ланцетники)*, который включает около 35 видов мелких морских животных, имеющих рыбообразную форму тела.

Ланцетник — полупрозрачное теплолюбивое животное длиной 4 — 8 см. Живет на песчаных участках дна на глубинах 10 — 30 м в Черном и Адриатическом морях,

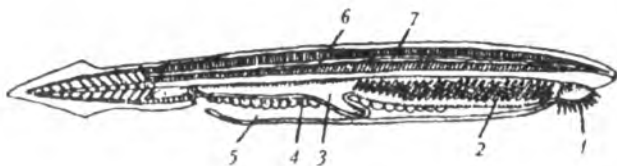


Рис 11.17. Продольный разрез ланцетника:

- 1 – щупальца предротового отверстия; 2 – жаберные щели;
 3 – кишечник; 4 – половые железы; 5 – околожаберная полость;
 6 – хорда; 7 – нервная трубка

Индийском и Тихом океанах (рис. 11.17). Тело удлинненное, сжатое с боков, заостренное с обоих концов. Головной отдел не обособлен, конечности отсутствуют, хорошо выражена сегментация тела. Вдоль всей спинной стороны ланцетника тянется низкий спинной плавник, переходящий в задней части тела в хвостовой плавник, который имеет форму ланцета (отсюда название). Большую часть жизни они проводят, зарывшись в песок задним концом тела.

Ланцетники совмещают в себе признаки типично хордового животного и ряд черт строения, свойственных беспозвоночным животным, в частности кольчатым червям.

Как у типично хордовых, их центральная нервная система имеет форму толстостенной трубки, лежащей над хордой. Передний конец трубки немного не доходит до конца хорды (отсюда и название класса Головохордовые). Нервная трубка не дифференцирована на головной и спинной отделы. Вдоль нее расположены светочувствительные образования. Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от трубки. Осевой скелет в течение всей жизни представлен хордой. Жаберные щели (около 150 пар) сообщают полость глотки с околожаберной полостью, открывающейся отверстием наружу. Кожные покровы, как у всех хордовых, состоят из двух слоев: наружного – эпидермиса и внутреннего – кориума.

Строение ряда систем органов сближает ланцетника с беспозвоночными животными. Так, мышцы имеют ярко выраженный сегментированный характер строения. Пищеварительная система не имеет дифференцированных отделов. Способ добычи пищи примитивный, фильтрационный. Сердце отсутствует, кровеносная система замкнутая и по строению близка к таковой кольчатых червей. Органы выделения также сходны по строению с метанефридиями кольчатых червей. Их около 100 пар, одним концом они открыты во

вторичную полость тела, другим — в околожаберную. Ланцетники раздельнополые. Они имеют около 25 пар посегментно расположенных половых желез. Половые протоки отсутствуют, и зрелые половые клетки через разрывы стенок половых желез выпадают в околожаберную полость и из нее током воды выводятся наружу, где и происходит оплодотворение. Личинки около трех месяцев живут в воде, питаясь планктонными организмами. Затем личинка опускается на дно.

Особенности эмбрионального развития и строения ланцетника исследовал русский зоолог и эволюционист А. О. Ковалевский, установивший близость личиночной организации к древнейшему предку позвоночных.

Подтип Позвоночные, или Черепные. К позвоночным животным относятся высокоорганизованные подвижные хордовые, характеризующиеся активными способами добывания пищи. Хорда у большинства видов замещается позвончиком, развивается череп, вооруженный челюстями (за исключением круглоротых), обеспечивающими захват и удержание пищи. Появляются парные конечности и их пояса, позволяющие перемещаться в широких, иногда огромных пределах, активно разыскивая пищу и спасаясь от преследования врагов. Активные перемещения позвоночных имеют ярко выраженный приспособительный характер. Они дают возможность смены мест обитания в зависимости от изменения условий существования и в связи с теми требованиями к среде, которые они предъявляют на разных этапах их жизненного цикла: при развитии, половом созревании, размножении, зимовках и т. д. Высокий уровень их активности обеспечивается особенностями морфологической и физиологической организации основных систем органов.

Так, нервная трубка у позвоночных имеет головной и спинной мозг, защищенный костями черепа и позвончиком. Головной мозг включает пять отделов: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый, функционирование которых составляет основу приспособительного поведения. Совершенства достигает строение разнообразных органов чувств, позволяющее осуществлять связь между живым организмом и внешней средой.

Повышение уровня обменных процессов у позвоночных осуществляется с помощью дифференцированной пищеварительной системы, возникновением мощных пищеварительных желез — печени и поджелудочной железы, активизирующих процесс пищеварения. Появление второго, легочного, круга кровообращения, быстрого кровотока,

больших дыхательных поверхностей и замена нефридиальной выделительной системы более совершенно действующими органами — почками, позволяющими выводить из организма возросшее количество продуктов распада, — вот те магистральные пути эволюции позвоночных, которые привели их к прогрессивному развитию.

Характерные черты строения и поведения позвоночных, несмотря на небольшое по сравнению с беспозвоночными разнообразие видов, определяют их положение в природных экосистемах. Не менее велика их роль в хозяйственной деятельности человека как поставщиков мяса, жира, кожи, пушных и других ценных продуктов и технического сырья. Есть среди них и немало вредителей сельскохозяйственных культур, а также переносчиков опасных заболеваний человека и домашних животных.

Надкласс Рыбы самый большой по числу видов (20 — 22 тыс.). Это наиболее древние первично-водные животные, заселившие моря, солоноватые и пресные воды. Вся организация рыб несет на себе отпечаток приспособления к жизни в плотной водной среде. Отличительными чертами их строения являются дыхание при помощи жабр, наличие подвижных челюстей и плавников, одного круга кровообращения, специфических органов боковой линии, обтекаемой формы тела, у большинства рыб покрытого чешуей.

Отделы на теле рыб — голова, туловище, хвост — плавно переходят друг в друга, обеспечивая обтекаемость (рис. 11.18). Плавают они за счет боковых волнообразных изгибов всего тела и хвоста. Тело покрыто черепицеобразно расположенными костными пластинками — чешуей. Выделяемая многочисленными кожными железами слизь уменьшает трение при движении рыбы. Парные плавники — грудные и брюшные — поддерживают нормальное положение тела спиной вверх, служат рулями поворота, а у некоторых (скаты) — основными органами движения.

У зародышей рыб осевой скелет представлен хордой. Во взрослом состоянии она сохраняется только у осетровых и двоякодышащих, у остальных замещается позвонками. Скелет рыб состоит из черепа, позвоночника, скелета парных плавников и их поясов. Позвоночник подразделяется на туловищный и хвостовой отделы. В туловищном отделе к поперечным отросткам тела причленяются ребра. Позвонки сочленяются друг с другом при помощи суставных отростков, позволяя этим самым изгибаться преимущественно в горизонтальной плоскости. Череп образован боль-

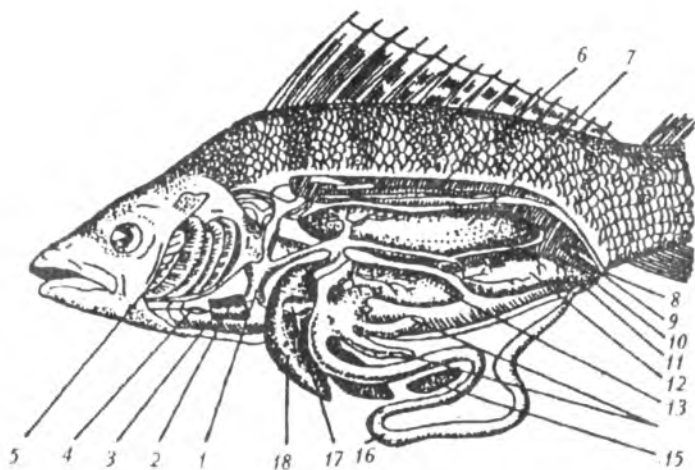


Рис. 11.18. Внутреннее строение рыбы:

1 — венозный синус; 2 — предсердие; 3 — желудочек; 4 — брюшная аорта; 5 — жабры; 6 — почки; 7 — плавательный пузырь; 8 — выделительное отверстие; 9 — мочевой пузырь; 10, 11 — половое и анальное отверстия соответственно; 12 — половая железа; 13 — желудок; 14 — отростки кишечника; 15 — селезенка; 16 — тонкая кишка; 17 — желчный пузырь; 18 — печень

шим числом костей и несет челюсти, снабженные зубами. Он соединен с позвоночником неподвижно. Скелет служит опорой для мышц и защитой для внутренних органов. Мощная мускулатура рыб состоит из сегментов, разделенных соединительнотканными перегородками, и в целом напоминает мышечную систему ланцетника. Прогрессивными чертами являются отдельные мышцы, управляющие движениями глаз, жабр, челюстей.

Питаются рыбы разнообразной пищей. Среди них есть активные хищники (окунь, акулы, тунцы), рыбы, питающиеся зоопланктоном (организмы, пассивно парящие в толще воды) или бентосом (обитатели дна), и растительноядные рыбы (белый амур, белый толстолобик). Пищевая специализация отражается на строении органов пищеварения рыб. Рот ведет в ротовую полость, в которой обычно имеются многочисленные зубы, расположенные на челюстных, небных и других костях. Слюнные железы отсутствуют. Из ротовой полости пища проходит в глотку, прободенную жаберными щелями, и по пищеводу попадает в желудок, железы которого обильно выделяют пищеварительные

соки. У некоторых рыб (карповые и ряд других) желудка нет и пища поступает сразу в тонкий кишечник, где под влиянием комплекса ферментов, выделяемых железами самого кишечника, печени и поджелудочной железы, происходит расщепление пищи и усвоение растворенных питательных веществ.

У большинства рыб имеется тонкостенный вырост кишечника, заполненный смесью газов, — плавательный пузырь. Он выполняет гидростатическую функцию, т.е. уравнивает плотность рыбы с плотностью воды, что позволяет рыбе без мышечных усилий держаться на любой глубине. Газовая смесь, которой наполнен пузырь, выделяется из состава крови через мелкие капилляры, ветвящиеся в стенках пузыря.

Органы дыхания — жабры — расположены на четырех жаберных дугах в виде ярко-красных жаберных лепестков, покрытых снаружи многочисленными тончайшими складочками, увеличивающими относительную поверхность жабр. Вода попадает в рот рыбы, процеживается через жаберные щели, омывая жабры, и выводится наружу из-под жаберной крышки. Газообмен осуществляется в многочисленных жаберных капиллярах, кровь в которых течет навстречу омывающей жабры воде.

Напротив каждого ряда жаберных лепестков находятся беловатые жаберные тычинки, имеющие большое значение в питании рыб: у некоторых они образуют цедильный аппарат — приспособление для питания мелкой пищевой взвесью, у других способствуют удержанию крупной добычи в ротовой полости.

Кровеносная система рыб замкнута. Сердце двухкамерное, состоящее из предсердия и желудочка. Венозная кровь из желудочка сердца поступает в брюшную аорту, несущую ее к жабрам, где она обогащается кислородом и освобождается от углекислого газа. Оттекающая от жабр артериальная кровь собирается в спинную аорту, которая расположена вдоль тела под позвоночником. От спинной аорты отходят многочисленные артерии к различным органам рыбы. В них артерии распадаются на сеть тончайших капилляров, через стенки которых кровь отдает кислород и обогащается углекислым газом. Венозная кровь собирается в вены и по ним попадает в предсердие, а из него — в желудочек. Следовательно, у рыб один круг кровообращения и сердце заполняет венозную кровь.

Рыбы — животные с непостоянной температурой тела.

Скорость процессов жизнедеятельности у них зависит от температуры воды.

Органами выделения служат парные лентовидные туловищные почки, расположенные в полости тела под позвоночником. Они утратили связь с полостью тела и удаляют вредные продукты жизнедеятельности, отфильтровывая их непосредственно из крови. У большинства рыб, особенно у пресноводных, конечным продуктом белкового обмена является аммиак. Аммиак ядовит, его высокая концентрация в организме недопустима. Рыбы разбавляют его большим количеством воды и поэтому выделяют много жидкой мочи. Выведенная с мочой вода легко восполняется за счет ее постоянного поступления через кожу, жабры и с пищей. У морских рыб конечным продуктом белкового обмена служит менее ядовитая мочеви́на, выведение которой требует меньшего количества воды. Образовавшаяся в почках моча по парным мочеточникам оттекает в мочевой пузырь или выводится прямо наружу через выделительное отверстие.

Центральная нервная система состоит из головного и спинного мозга. Головной мозг, как у всех позвоночных, представлен пятью отделами: передним, промежуточным, средним, мозжечком и продолговатым мозгом. От переднего мозга отходят хорошо развитые обонятельные доли. Наибольшего развития достигает средний мозг, осуществляющий анализ зрительных восприятий, а также мозжечок, регулирующий координацию движений и сохранение равновесия.

На строение органов чувств не менее сильное влияние оказала жизнь в водной среде. Так, глаза имеют плоскую роговицу и почти шаровидной формы хрусталик, что дает возможность рыбам видеть только близко расположенные предметы (до 10 — 15 м). Поскольку природные воды имеют низкую прозрачность, дальнейшее видение не развито. Аккомодация, т.е. наводка на четкое видение предмета, обеспечивается сокращением серповидного отростка хрусталика, перемещающего его по отношению к сетчатке.

Поиску пищи, встрече особей разного пола, способности держаться в стае помогает острое обоняние рыб. Орган обоняния представляет собой парные мешочки, выстланные чувствительными клетками, к основанию которых подходят волокна обонятельного нерва. Обонятельные мешочки открываются наружу отверстием — ноздрей. Орган вкуса представлен многочисленными вкусовыми сосочками, расположенными на губах, в пищеводе, глотке и даже на плавниках.

Возвращение мигрирующих лососевых в водные реки связывают с вкусовым узнаванием.

Орган слуха и равновесия представлен только внутренним ухом, или перепончатым лабиринтом, расположенным по бокам задней части черепа. Внутреннее ухо включает круглый и овальный мешочки и соединенные с последним три полукружных канала, лежащие в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Полукружные каналы выполняют функцию органа равновесия, а круглый и отчасти овальный мешочки — органа слуха. Скорость распространения звука в воде в 4 раза выше, чем в воздухе. Поэтому просто устроенный орган слуха рыб позволяет им через кости черепа чутко воспринимать звуковые волны. Рыбы способны издавать звуки зубами, жаберными крышками, плавниками, плавательным пузырем. Посредством звуковой сигнализации рыбы выражают эмоциональное состояние — угрозу, предупреждение, призыв, сигнал тревоги и др.

Особую роль в жизни рыб играет орган боковой линии (рис. 11.19). Он представлен продольными каналами, лежащими по бокам тела в коже и сообщающимися с наружной средой через большое число линейно расположенных отверстий. На дне каналов напротив отверстий лежат чувствительные клетки, снабженные ресничками. Они воспринимают изменения давления воды, что дает возможность рыбе беспрепятственно ориентироваться в ее потоках, успешно плавать как в дневное, так и в ночное время и избегать столкновений с подводными предметами. Этот орган свойствен только первичноводным, т.е. рыбам и амфибиям. Наибольшего развития он достиг у рыб.

Большинство рыб раздельнополые, однако есть и гер-



Рис. 11.19. Орган боковой линии костной рыбы:

- 1 — поперечные каналы, открывающиеся в наружную среду;
- 2 — продольный канал; 3 — рецепторы, воспринимающие давление воды; 4 — нерв

мафродитные виды. Парные половые железы — яичники и семенники — имеют выводящие протоки. Оплодотворение у большинства рыб наружное, в воде. Подготовка к половому процессу и сам его ход сопровождаются сложным инстинктивным поведением рыб — нерестом. Многие виды рыб перед нерестом совершают миграции, перемещаясь в места, более благоприятные для развития их потомства. Так, проходные рыбы совершают миграцию из морей в реки (осетровые, лососевые) или из рек в моря (речной угорь). Одни виды рыб размножаются с определенной периодичностью, другие — один раз в жизни (дальневосточные лососи, речной угорь) и после размножения погибают.

У некоторых видов рыб (гуппи, меченосцы) наблюдается живорождение. Оплодотворенные яйца у них развиваются в яичнике самки, и мальки питаются его разрушенной тканью.

Плодовитость рыб различна. Рыбы, не проявляющие заботы о потомстве, когда вероятность гибели икры велика, откладывают огромное количество икринок (у одной самки трески и угря их до 8 — 10 млн), а при наличии заботы о потомстве вымет икры самками значительно уменьшается (у трехиглой колюшки всего 80 — 1000 икринок). Для надкласса Рыбы в процессе онтогенеза свойственна стадия свободного эмбриона, когда из яйца вылупляется личинка с желточным мешком на брюшной стороне тела, в течение нескольких дней не способная к внешнему питанию. Истратив запасы питательных веществ желточного мешка, личинка переходит на питание простейшими и мелкими ракообразными и превращается в малька (имеет чешую) и затем после периода роста — во взрослую рыбу.

Согласно современной систематике, надкласс Рыбы подразделяется на два класса — Хрящевые и Костные.

Класс Хрящевые представлен группой немногочисленных морских видов рыб, имеющих хрящевой скелет в течение всей жизни. Кожа покрыта плакоидными чешуями с коническим зубчатым выступом, благодаря которому кожа хрящевых рыб шероховатая. Жаберных крышек у хрящевых рыб никогда не бывает, по бокам головы наружу открывается 5 — 7 жаберных щелей. Плавательный пузырь отсутствует, поэтому, чтобы не утонуть, рыбы активно плавают. Парные плавники расположены горизонтально. Хвостовой плавник неравнолопастный, с большой верхней и малой нижней лопастями. Передняя часть головы вытянута в удлиненное рыло, из-за чего рот находится с брюш-

ной стороны в виде поперечной щели. Оплодотворение внутреннее. Размножение происходит путем откладки яиц, яйцеживорождения или живорождения.

К хрящевым рыбам принадлежат два отряда: Акулы и Скаты. А к у л ы в основном активные пловцы с торпедообразной формой тела. Большинство из них хищники, находящие добычу с помощью обоняния, а также восприятия вибраций воды через органы боковой линии. Челюсти вооружены острыми зубами. Самые крупные виды питаются, отцеживая планктон. Для ускорения процессов пищеварения в кишечнике имеется спиральный вырост слизистой оболочки, увеличивающий ее поверхность.

С к а т ы имеют уплощенное в спинно-брюшном направлении тело с сильно увеличенными грудными плавниками. Жаберные щели расположены с брюшной стороны. Зубы в виде невысоких призм, собранных в "терку". Питаются рыбой и донными животными. Мясо акул и скатов съедобно.

К *классу Костные* относится самая многочисленная группа позвоночных животных (свыше 19 тыс. видов). Чешуя костная, разнообразная по форме, но не плакоидная, черепицеобразно налегающая друг на друга. Внутренний скелет костный или хрящевой, но в последнем случае укреплен накладными покровными костями. Жаберная щель прикрыта с боков жаберной крышкой. Имеется плавательный пузырь. Оплодотворение в основном наружное. В классе более 40 отрядов.

К *отряду Осетрообразные* принадлежат белуга, осетры, севрюга, стерлядь и другие древние костные рыбы. Как и у хрящевых рыб, у них имеются рыло, рот в виде поперечной щели на брюшной стороне тела, горизонтальные парные плавники, хвост с увеличенной верхней и меньшей нижней лопастями. Основу осевого скелета составляет упругая хорда, позвоночник отсутствует. Череп снаружи покрыт плоскими костями, а на туловище и хвосте расположены пять рядов костных ромбических пластинок. Живут только в Северном полушарии, относятся к проходным и озерно-речным рыбам. Питаются донными беспозвоночными и рыбой. Это ценные промысловые рыбы, дающие высококачественное мясо и черную икру.

Отряд *Сельдеобразные* включает морских стайных планктоноядных рыб. Большинство из них обитает вблизи берегов. Откладывают многочисленную липкую икру на грунт или водоросли. Отряд богат промысловыми

рыбами: атлантическая, тихоокеаническая сельдь, балтийская (салака), кильки, сардины, анчоусы.

Отряд Лососеобразные представлен проходными и пресноводными рыбами, откладывающими икру на дне пресных водоемов Северного полушария. Отличительной внешней чертой строения лососевых является наличие жирового плавника (без костных лучей). Они откладывают не очень большое число крупных красных икринок. Лососевые — ценные промысловые виды (кета, горбуша, кумжа, семга, форель, голец, ряпушка), дающие высококачественное мясо и красную икру.

Отряд Карпообразные объединяет пресноводных рыб, у которых нет челюстных зубов. Пища измельчается глоточными зубами. К ним принадлежат промысловые виды — плотва, лещ, линь, сазан, язь и др. В прудовых хозяйствах нашей республики разводят карпов (домашняя форма сазана), серебристого карася, линей, белого и пестрого толстолобиков, белых амуров и др.

Отряд Двоякодышящие относится к древнейшим рыбам, приспособившимся к жизни в условиях пересыхающих водоемов Африки, Австралии и Южной Америки. Помимо жабр дышат одним или двумя легкими — полыми выростами брюшной стенки пищевода. Воздух к легким поступает через сквозные ноздри. Намечается образование второго предсердия и легочного круга кровообращения. Хорда сохраняется в течение всей жизни. Представители этого отряда — австралийский рогозуб, американский чешуйчатник, протоптерус.

Отряд Кистеперые также является древней и почти целиком вымершей группой. Расцвета кистеперые достигли в девоне и карбоне. В настоящее время известен только один вид — латимерия, обитающий в глубинах Индийского океана. Длина рыбы до 1,5 м. У нее своеобразно устроены парные плавники. В основании их расположена широкая мясистая лопасть, внутри которой находится скелет плавника, напоминающий скелет конечности наземных позвоночных. Кистеперые представляют собой ветвь рыб, от которой произошли земноводные.

Рыбы и рыбопродукты играют важную роль в жизни человека. Ежегодный мировой улов составляет около 60 млн т. В мировом балансе животных белков значение пищевой продукции, вырабатываемой из объектов рыбного промысла, близко к 22 % и уступает только мясным (43 %) и молочным (35 %) продуктам. Основная часть уловов (около 90 %)

приходится на зоны мелководья (шельфы с глубинами до 200 м). Их площадь составляет только 8 % всей площади мирового океана. Шельфовая зона вместе с площадью прилегающих вод обеспечивает 90 % мирового улова рыбы.

Ведущее значение в мировой добыче рыб принадлежит сельдевым (22 %), тресковым (17 %), скумбриевым (6,4 %), анчоусовым (6,1 %), а также ставридовым (6,0 %).

В последние годы рост улова рыбы прекратился. Это результат истощения запасов многих видов рыб из-за переловов, отравления солями тяжелых металлов, уничтожения и загрязнения нерестилищ и др. Наступает время постепенного перехода к управляемому человеком морскому рыбному хозяйству с тем, чтобы от современного рыболовства-охоты перейти к выращиванию промысловых объектов. Роль разводимых и культивируемых рыб с каждым годом будет возрастать.

Наибольшие успехи в разведении пресноводных рыб достигнуты в прудовых хозяйствах, которые имеют многовековую историю развития. Их характерной особенностью является полный контроль со стороны человека за технологической цепочкой выращивания рыбы от личинки до товарной продукции. В зависимости от назначения различают нерестовые, нагульные, выростные, зимовальные и некоторые другие типы искусственных прудов. Нерестовые пруды предназначены для нереста рыбы. Они небольшие по размерам, хорошо прогреваемые, их ложе покрыто мягкой луговой растительностью. Из нерестовых прудов подросшую и окрепшую личинку пересаживают в большие и более глубокие выростные пруды, где они к осени подрастают до сеголетков. На зиму сеголетков переводят в глубокие, проточные, небольшие зимовальные пруды. Весной следующего года годовиков из зимовальных прудов размещают в нагульные, в которых они вырастают до товарной (реализуемой в продаже) массы. Основными объектами рыбоводства являются карп, белый и пестрый толстолобики, белый амур, щука, карась и др. Форель является объектом холодноводного рыбоводства.

Класс Земноводные — первые примитивные наземные позвоночные, еще сохраняющие связь с водной средой. Черты их строения сформированы под влиянием смены среды в их индивидуальном развитии. С водной средой прежде всего связано размножение и развитие рыбообразной личинки. Кроме того, земноводные имеют обтекаемую форму тела, плавательные перепонки между пальцами задних конечно-

стей, голую, богатую железами кожу. Как наземные позвоночные, земноводные характеризуются конечностями пятипалого типа с шарообразными суставами, черепом, сочлененным с позвоночником подвижно двумя мышелками, дифференцировкой позвоночника на отделы. Появились легкие и два круга кровообращения, однако они разобщены не полностью: в сердце два предсердия, но один желудочек. Изменения произошли и в строении органов чувств: кроме внутреннего появилось среднее ухо, приспособленное к улавливанию звуковых волн в воздушной среде, и др. Однако приспособления к наземному существованию у земноводных далеки от совершенства. Поэтому они живут вблизи водоемов, в условиях относительно влажной атмосферы, обеспечивающих возможность кожного дыхания и сохранения влаги в теле. Их распространение ограничивает низкая температура, которая для них губительна.

Более детальное строение земноводных рассмотрим на примере лягушки — представителя отряда Бесхвостые. Уплощенное тело лягушки подразделено на широкую голову и короткое туловище. Голова малоподвижна, так как шея почти не выражена. Задние конечности длиннее передних. Кожа голая, богатая многоклеточными слизеотделительными железами, прикреплена к телу не на всем протяжении, а только в определенных участках, между которыми имеются пространства, заполненные лимфой. Эти особенности строения предохраняют кожу от высыхания.

Скелет земноводных, как и у всех позвоночных, состоит из черепа, позвоночника, скелета конечностей и их поясов. Череп почти сплошь хрящевой (рис. 11.20). Позвоночник содержит девять позвонков, объединенных в три отдела: шейный (1 позвонок), туловищный (7 позвонков), крестцовый (1 позвонок), а все 12 хвостовых сливаются в единую косточку — уростиль. Ребра отсутствуют. Череп сочленен с позвоночником подвижно. Пояс конечностей (плечевой пояс) имеет вид полукольца, лежащего в толще туловищной мускулатуры, т.е. не соединен с позвоночником. Он включает типичные для наземных позвоночных элементы: парные лопатки, вороньи кости (коракоиды), ключицы и непарную грудину. Грудной клетки у земноводных нет. Пояс конечностей (тазовый пояс) состоит из трех пар соединяющихся между собой подвздошных, седалищных и лобковых костей. Длинные подвздошные кости причленены к поперечным отросткам крестцового позвонка.

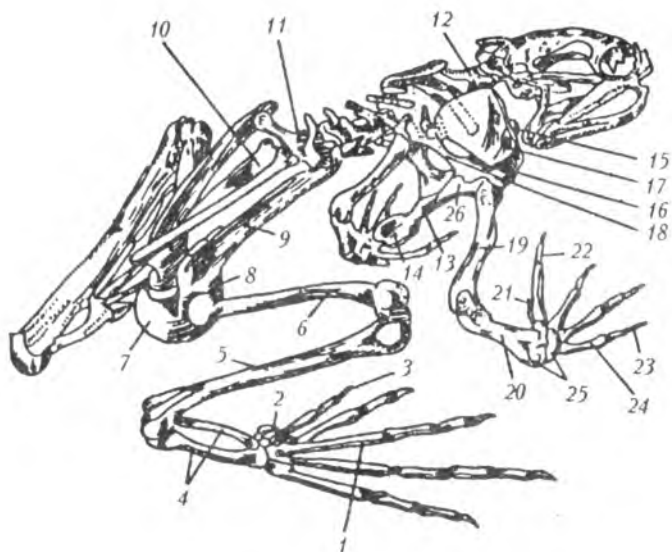


Рис. 11.20. Скелет лягушки:

- 1 — плюсна; 2,3 — фаланги пальцев; 4 — предплюсна; 5 — голень (большая и малая берцовая кости); 6 — бедро; 7 — седалищная кость; 8 — лобковый хрящ; 9 — подвздошная кость; 10 — уростиль; 11 — крестцовый позвонок; 12 — шейный позвонок; 13–15 грудина; 16,17 — лопатка; 18 — ключица; 19 — плечевая кость; 20 — предплечье (лучевая и локтевая кости); 21–23 — фаланги пальцев; 24 — пясть; 25 — запястье; 26 — коракоид (воронья кость)

Скелет свободных конечностей построен по типу системы многочленных рычагов, подвижно соединенных шаровидными суставами. В составе передней конечности выделяют плечо, предплечье и кисть. У бесхвостых земноводных локтевая и лучевая кости сливаются, образуя общую кость предплечья. Кисть подразделяется на запястье, пясть и четыре фаланги пальцев. Задняя конечность состоит из бедра, голени и стопы. Стопа включает кости предплюсны, плюсны и фаланги пяти пальцев. Задние конечности длиннее передних. Это связано с передвижением на суше прыжками, а в воде — с энергичной работой задних конечностей при плавании. Как видим, такая схема строения конечностей является типичной для наземных позвоночных и в каждом классе имеет незначительные изменения, связанные с особенностями их движения. Благодаря подвижности отделов скелета движения тела земноводных более разнообразны, чем у рыб.

Мышечная система земноводных под влиянием наземного образа жизни претерпевает значительные изменения. Однообразно построенные сегменты туловищной мускулатуры рыб видоизменяются в дифференцированные мышцы конечностей, головы, ротовой полости, участвующие в процессе захвата и заглатывания пищи, вентиляции органов дыхания. В целом, однако, опорно-двигательная система земноводных к наземному образу жизни приспособлена слабо, поэтому движения животных однообразны и скорость передвижения их незначительна.

Дифференцировка пищеварительной системы земноводных осталась примерно на том же уровне, что и у их предков — рыб. Общая ротоглоточная полость переходит в короткий пищевод, за ним расположен слабо обособленный желудок, переходящий без резкой границы в кишечник. Кишечник заканчивается прямой кишкой, открывающейся в клоаку. Протоки пищеварительных желез — печени и поджелудочной железы — впадают в двенадцатиперстную кишку. В ротоглоточную полость открываются протоки отсутствующих у рыб слюнных желез, смачивающих ротовую полость и пищу. С наземным образом жизни связано появление в ротовой полости настоящего языка — основного органа добычи пищи. У лягушек он прикреплен к передней части ротового дна и способен выбрасываться вперед, приклеивая добычу. Взрослые лягушки, как и все другие земноводные, плотоядные и питаются движущимися мелкими животными, иногда икрой, молодью рыб.

Дышат лягушки легкими, которые представляют собой парные полые мешки с ячеистой внутренней поверхностью. Ячеистые стенки пронизаны сетью кровеносных капилляров, где и происходит газообмен. Механизм дыхания у земноводных несовершенен, нагнетательного типа. Животное набирает воздух в ротоглоточную полость, для чего опускает дно ротовой полости и открывает ноздри. Затем ноздри закрываются клапанами, дно ротовой полости поднимается и воздух нагнетается в легкие. Удаление воздуха из легких происходит благодаря сокращению грудных мышц. Поверхность легких у земноводных невелика. Ее отношение к поверхности кожи равно 2 : 3. Поэтому насыщение крови кислородом происходит не только через легкие, но и через кожу. Так, прудовая лягушка получает через кожу 51 % кислорода. Находясь под водой, земноводные дышат исключительно кожей. Чтобы кожа в наземных условиях функционировала как орган дыхания, она должна быть влажной.

Кровеносная система земноводных представлена трехкамерным сердцем, состоящим из двух предсердий и желудочка, и двух кругов кровообращения — большого и малого (легочного). Малый круг кровообращения начинается в желудочке, включает сосуды легких и завершается в левом предсердии. Большой круг также начинается в желудочке. Кровь, пройдя по сосудам всего тела, возвращается в правое предсердие. Таким образом, в левое предсердие попадает артериальная кровь из легких, а в правое — венозная кровь со всего тела. В правое предсердие попадает и артериальная кровь, оттекающая от кожи. Так благодаря появлению легочного круга кровообращения в сердце земноводных, в отличие от целиком венозного сердца рыб, попадает и артериальная кровь. Несмотря на то, что в желудочек попадает артериальная и венозная кровь, полного перемешивания крови не происходит благодаря системе карманов и неполных перегородок, препятствующих этому. При выходе из желудочка через сонные артерии артериальная кровь поступает в головной отдел, венозная — в легкие и кожу, а смешанная — во все остальные органы и части тела. Таким образом, у земноводных нет полного разделения крови в желудочке, отсюда и интенсивность жизненных процессов невысокая, температура тела непостоянная.

Органы выделения земноводных, как и у рыб, представлены туловищными почками. Однако в отличие от рыб они имеют вид уплощенных компактных тел, лежащих по бокам крестцового позвонка. В почках имеются клубочки, которые отфильтровывают из крови вредные продукты распада (в основном мочевины) и одновременно важные для организма вещества (сахара, витамины и др.). Во время стока по почечным канальцам ценные вещества снова всасываются, а моча поступает по двум мочеточникам в клоаку и оттуда в мочевой пузырь. После наполнения мочевого пузыря мышцы его стенок сокращаются, моча выводится в клоаку и выбрасывается наружу. Потери воды из организма земноводных с мочой, так же как и у рыб, восполняются поступлением ее через кожу.

Головной мозг земноводных имеет те же пять отделов, что и мозг рыб. Однако отличается от него большим развитием переднего мозга, который у земноводных разделен на два полушария. Мозжечок недоразвит в связи с малой подвижностью и однообразным характером движения земноводных.

Выход земноводных на сушу оказал влияние на разви-

тие органов чувств. Так, глаза земноводных защищены от высыхания и засорения подвижным верхним и нижним веками и мигательной перепонкой. Роговица приобрела выпуклую форму, а хрусталик — линзообразную. Видят земноводные в основном движущиеся объекты. В органе слуха появилось среднее ухо с одной слуховой косточкой (стремечком). Полость среднего уха отграничена от окружающей среды барабанной перепонкой и соединена с ротовой полостью посредством узкого канала — евстахиевой трубы, благодаря чему внутреннее и внешнее давление на барабанную перепонку уравнивается. Появление среднего уха вызвано необходимостью усиления воспринимаемых звуковых колебаний, так как плотность воздушной среды меньше, чем водной. Ноздри у земноводных в отличие от рыб сквозные и выстланы чувствительным эпителием, воспринимающим запахи.

Земноводные раздельнополые. Половые железы парные. Парные яйцеводы впадают в клоаку, а семявыносящие каналы — в мочеточники. лягушки размножаютя весной на третьем году жизни. Оплодотворение происходит в воде. Через 7 — 15 дней в оплодотворенных икринках развиваются рыбообразные личинки — головастики. Головастик — типично водное животное: дышит жабрами, имеет двухкамерное сердце, один круг кровообращения и орган боковой линии, плавает при помощи хвоста, окаймленного перепонкой. В ходе метаморфоза личиночные органы замещаются органами взрослого животного.

Современные земноводные — самый малочисленный класс позвоночных (2,1 тыс. видов). В нашей стране обитают представители двух отрядов: Бесхвостые и Хвостатые.

Отряд Бесхвостые — наиболее многочисленный (около 1800 видов) и широко распространенный (кроме Австралии и Антарктиды). К нему принадлежат лягушки, жабы, квакши. Озерная, прудовая, травяная, остромордая лягушки характерны для нашей республики. В отличие от лягушек жабы меньше зависят от воды. Кожа у жаб более сухая и частично ороговевшая. Задние конечности значительно короче, чем у лягушек. Охотятся они ночью. Наиболее распространены обыкновенная и зеленая жабы.

Отряд Хвостатые объединяет 280 ныне живущих видов. Они имеют удлиненное тело с хорошо развитым хвостовым отделом. Широко известны обыкновенный и гребенчатый тритоны, населяющие летом небольшие стоячие водоемы. В них происходит размножение и развитие личинок.

В конце лета тритоны покидают водоемы и держатся под лежащими деревьями, камнями, в трещинах земли. Зимуют на суше в кучках листьев, под пнями. Известна пятнистая саламандра, обитающая в лесах Кавказа. Она крупнее тритонов, еще меньше зависит от воды. Оплодотворение внутреннее. Размножается живорождением.

Практическое значение земноводных невелико, хотя в общем они полезны для человека. Лягушки и особенно жабы уничтожают вредных членистоногих, моллюсков (слизней). Тритоны поедают личинок комаров, в том числе и малярийного. Лягушки служат пищей многим птицам и млекопитающим. Наконец, в некоторых странах мясо лягушек и крупных саламандр употребляют в пищу.

Лягушки используются для проведения исследований по биологии и медицине.

Однако земноводные в некоторых случаях могут приносить вред. Так, они уничтожают мальков рыб в прудовых хозяйствах и на нерестилищах в естественных водоемах.

Происхождение земноводных ведут от древних пресноводных кистеперых рыб девонского периода палеозойской эры. От первых примитивных земноводных — стегоцефалов — обособились три ветви. Одна из них дала современных земноводных — хвостатых и безногих, другая — бесхвостых. От третьей ветви стегоцефалов образовались примитивные пресмыкающиеся.

Таким образом, несмотря на различия в строении, рыбы и земноводные имеют общие признаки, которые объединяют их в группу низших позвоночных. Самый существенный из них — это первичноводные животные, т.е. их предки были чисто водными. Зависимость от воды или влажного воздуха прослеживалась в организации внешнего и внутреннего строения, а также при размножении рыб и земноводных, когда они перебираются в водоемы и откладывают бедные желтком яйца, которые оплодотворяются в воде.

И напротив, классы пресмыкающихся, птиц и млекопитающих объединены в группу высших позвоночных животных, вся организация которых приспособлена к наземному образу жизни. Следовательно, группа высших позвоночных животных принадлежит к первичноназемным позвоночным, т.е. таким, ближайшие предки которых жили на суше.

Несмотря на наличие в каждом классе высших позвоночных животных специфических особенностей строения в связи с жизнью на суше, они имеют следующие приспособления позволяющие им окончательно порвать с водной

средой и расселиться по всей суше: 1) яйца богаты желтком и защищены плотными оболочками; 2) развитие зародыша в яйце происходит в полости, ограниченной зародышевыми оболочками и заполненной жидкостью, которая предохраняет его от высыхания и механических повреждений; 3) поверхностный слой эпидермиса кожи ороговеет; 4) осевой скелет полностью костный с большой дифференцировкой отделов тела; 5) в кровеносной системе произошло разделение венозного и артериального потоков крови; 6) туловищные почки вытеснились тазовыми, которые усилили функцию сберегания воды; 7) в головном мозге развилась кора больших полушарий с функциями высшей нервной деятельности.

Пресмыкающиеся — первый настоящий наземный класс позвоночных животных. Все их тело покрыто роговыми чешуями, или щитками, препятствующими потере влаги. Кожных желез в связи с этим почти нет. Череп в отличие от черепа земноводных состоит сплошь из костей. В позвоночнике сформировался хорошо выраженный шейный отдел с особым строением первых двух позвонков, обеспечивающих подвижность головы. Вместо туловищного отдела земноводных у пресмыкающихся формируется пояснично-грудной с подвижными ребрами, сросшимися с грудиной. Таким образом, в отличие от земноводных у пресмыкающихся пояс передних конечностей соединен с осевым скелетом. Строение конечностей типично для наземных позвоночных. Мышечная система дифференцирована значительно сильнее, чем у земноводных. Появились межреберные мышцы, играющие важную роль при дыхании, а также подкожная мускулатура, прикрепляющаяся к кожным чешуям.

В органах дыхания сформировались дыхательные пути — трахеи и бронхи, которые увлажняет поступающий в легкие воздух. Акт дыхания совершается путем изменения объема грудной клетки, что достигается движением ребер.

На дне желудочка трехкамерного сердца пресмыкающихся появилась неполная продольная перегородка, что служит прогрессивным шагом на пути разделения сердца на венозную (правую) и артериальную (левую) половины. Однако полного разделения венозной и артериальной крови у пресмыкающихся не происходит и к органам туловищного отдела поступает смешанная кровь. Интенсивность жизненных процессов зависит от температуры окружающей среды.

Для пресмыкающихся, как и для всех других классов высших позвоночных животных, характерны внутреннее

оплодотворение и откладывание крупных яиц, богатых желтком.

Таким образом, благодаря ряду приобретенных прогрессивных черт строения пресмыкающиеся имеют более высокий уровень жизнедеятельности, позволивший им широко распространяться на суше и занять в мезозойской эре господствующее положение во всех средах обитания. Однако зависимость обменных процессов от температуры окружающей среды характеризует их в группе высших позвоночных как наименее организованных.

Рассмотрим строение основных систем органов пресмыкающихся на примере ящерицы прыткой.

Тело ящерицы расчленено на голову, туловище и хвост. В туловищном отделе хорошо выражена шея. Все тело покрыто роговыми чешуями, а на голове и брюхе — крупными щитками. Конечности ящерицы развиты хорошо и вооружены пятью пальцами с когтями. Плечевые и бедренные кости расположены параллельно поверхности земли, вследствие чего тело провисает и волочится по земле (отсюда и название класса). Шейный отдел позвоночника состоит из восьми позвонков, первый из них подвижно соединен как с черепом, так и со вторым позвонком, что обеспечивает головному отделу большую свободу движений. Позвонки пояснично-грудного отдела несут ребра, часть которых соединена с грудиной, в результате чего образуется грудная клетка. Крестцовые позвонки обеспечивают более прочное, чем у земноводных, соединение с костями таза. У ящериц при отбрасывании хвоста разрыв происходит не между, а посередине позвонка, где имеются тонкие хрящевые прослойки, делящие тело позвонка на две части. Это явление называется *автомомия*.

В пищеварительной системе пресмыкающихся лучше, чем у земноводных, выражена дифференцировка на отделы. Захват пищи производится челюстями, имеющими для удержания добычи зубы. Ротовая полость лучше, чем у земноводных, отграничена от глотки. На дне ротовой полости расположен подвижный, раздвоенный на конце язык. Пища смачивается слюной, что облегчает ее заглатывание. Пищевод в связи с развитием шеи длинный. Отграниченный от пищевода желудок имеет мускулистые стенки. На границе тонкой и толстой кишок отходит слепая кишка (она хорошо развита у растительоядных видов). Протоки печени и поджелудочной железы открываются в двенадцатипер-

стную кишку. Время переваривания пищи зависит от температуры тела пресмыкающихся.

Органы дыхания — легкие. Стенки легких имеют ячеистое строение, что в значительной степени увеличивает их поверхность. Кожное дыхание отсутствует, более интенсивная, чем у земноводных, вентиляция легких связана с изменением объема грудной клетки. Дыхательные пути (трахею, бронхи) защищают легкие от иссушающего и охлаждающего действия воздуха, поступающего из окружающей среды.

Хотя сердце у пресмыкающихся трехкамерное, столь большого, как у земноводных, смещения артериальной и венозной крови не происходит благодаря наличию в желудочке неполной продольной перегородки. Отходящие от разных частей желудочка три сосуда — легочная артерия, левая и правая дуги аорты — несут венозную кровь к легким, артериальную — к голове и передним конечностям, а к остальным частям — смешанную с преобладанием артериальной. Такое кровоснабжение, а также малая способность к терморегуляции приводит к тому, что температура тела пресмыкающихся зависит от температурных условий окружающей среды.

Органы выделения представлены тазовыми почками, в которых общая фильтрационная площадь клубочков небольшая, в то время как протяженность канальцев значительная. Это способствует всасыванию отфильтрованной клубочками воды в капилляры крови. Следовательно, выделение продуктов жизнедеятельности у пресмыкающихся происходит с минимальными потерями воды, входящей в состав организма. Так же, как и у наземных членистоногих, конечным продуктом выделения у пресмыкающихся является мочева кислота, требующая для выведения из организма небольшого количества воды. Моча по мочеточникам собирается в клоаку и мочевой пузырь, из которого в виде взвеси мелких кристаллов выводится наружу.

Головной мозг пресмыкающихся отличается от такового земноводных: у него лучше развиты большие полушария переднего мозга и мозжечка, поверхность которых имеет зачатки коры. Это обуславливает разнообразные формы приспособительного поведения.

Органы чувств в большей мере соответствуют наземному образу жизни. Глаза защищены подвижными веками (верхним и нижним) и мигательной перепонкой. Фокусировка зрения достигается как перемещением хрусталика относительно сетчатой оболочки, так и изменением его кривизны. Некоторые дневные виды обладают цветовым

зрением. У ящериц хорошо развит теменной глаз — светочувствительный орган, расположенный на темени.

Орган слуха состоит из среднего и внутреннего уха. Обоняние по сравнению с земноводными развито лучше. Наряду с обычными органами обоняния имеется так называемый Якобсонов орган, представляющий собой полость, сообщаемую при помощи канала с полостью рта. Дотрагиваясь кончиком языка до различных предметов, а затем приводя язык в соприкосновение с Якобсоновым органом, животное получает представление о некоторых их свойствах. В особенности велика роль Якобсонова органа у линяющих животных, когда зрение у них ослаблено. Некоторые виды змей имеют органы термического чувства (между ноздрями и глазом), позволяющие им на расстоянии улавливать тепло, исходящее от тела добычи. Это дает возможность змеям охотиться и в ночное время.

У пресмыкающихся оплодотворение внутреннее. Размножаются они путем откладки яиц, или яйцеживорождения. Яйца относительно крупные, покрытые рядом защитных оболочек, богатые питательными веществами, что обеспечивает прямое развитие эмбриона без промежуточных стадий. При эмбриональном развитии образуются зародышевые оболочки, которые окружают зародыш и дают возможность для его развития в наземной среде.

Современные пресмыкающиеся представляют собой лишь небольшие остатки богатого и разнообразного мира животных, населявших в мезозойскую эру не только всю сушу, но и все моря земного шара. В настоящее время к классу Пресмыкающиеся принадлежат около 6,3 тыс. видов, объединенных в несколько отрядов, среди которых наиболее многочисленными являются Чешуйчатые, Крокодилы и Черепахи.

Отряд Чешуйчатые — самая многочисленная группа пресмыкающихся (примерно 6,1 тыс. видов). Для них характерно наличие в покровах роговых чешуй.

Ящерицы имеют вытянутое тело с хорошо развитыми конечностями и длинным хвостом. Глаза защищены подвижными веками. Имеется среднее ухо, полость которого снаружи затянута барабанной перепонкой. В средней полосе СНГ обычна ящерица прыткая, севернее распространена ящерица живородящая, а в южных районах обитают гекконы, агамы и самая крупная ящерица — серый варан (до 2 м длиной). Варан благодаря хорошо развитым конечностям быстро бегаёт, держа тело высоко поднятым над землей.

Распространены в Африке, Южной Азии, Малайском архипелаге и в Австралии, а также в песчаных пустынях Туркменистана и Узбекистана.

Змеи (общее число видов змей примерно 2300 — 2500) — это безногие чешуйчатые с длинным цилиндрическим телом, с помощью волнообразных изгибов которого они передвигаются. Подвижных век не имеют. Добычу заглатывают целиком благодаря широко растяжимому рту (нижние челюсти подвешены на растяжимых связках). Зубы острые, направлены назад. При нападении на жертву у ядовитых змей зубы выдвигаются вперед из ротовой полости. С их помощью ядовитые змеи вводят в тело добычи секрет ядовитых желез. Замкнутой грудной клетки нет. Ребра исключительно подвижны. Среднее ухо упрощено, барабанной перепонки нет. Распространены во всех частях света, но численно преобладают в жарких странах. Широко известны неядовитые змеи — ужи, удавы и ядовитые — гюрза, гадюка, гремучая змея, песчаная эфа и др. Яд змей используется для приготовления лекарственных препаратов.

О т р я д К р о к о д и л ы (насчитывает 25 видов) представлен крупными (длиной до 6 м), наиболее высокоорганизованными пресмыкающимися, приспособленными к полуводному образу жизни. Имеют ящерицеобразное слегка уплощенное тело, покрытое роговыми щитками, со сжатым с боков хвостом и плавательными перепонками между пальцами задних ног. Зубы расположены только на костях челюстей и сидят в ячейках (как у млекопитающих). Легкие имеют сложное строение и вмещают большой запас воздуха. В сердце произошло разделение левого и правого желудочков, т.е. сердце четырехкамерное. Однако артериальная и венозная кровь частично смешиваются, так как сохраняются левая и правая дуги аорты, в которых течет венозная или артериальная кровь. Размножаются откладкой яиц (10 — 100 штук), покрытых известковой скорлупой. Становятся половозрелыми к 8 — 10 годам, живут до 80 — 100 лет. Известны нильский крокодил (Африка), аллигатор (Китай, Америка), кайман (Америка), гавиал (Индостан, Бирма). В некоторых странах мясо крокодилов используется в пищу, кожа является ценным сырьем для изготовления различных галантерейных изделий. В связи с интенсивным промыслом численность крокодилов резко сократилась. Созданы хозяйства по их разведению (США, Куба).

Отряд Черепахи насчитывает 200 видов. Он объединяет пресмыкающихся, имеющих компактное тело, заключенное в прочный костный панцирь, в который могут втягиваться шея, голова, конечности и хвост. Сверху костный панцирь покрыт роговыми пластинками или мягкой кожей. Челюсти лишены зубов и имеют острые роговые края. Позвонки кроме шейного и хвостового отделов сращены со спинной частью панциря, так же как и ребра. Механизм дыхания связан с движением шеи и плеч, которые, выдвигаясь из-под панциря, растягивают легкие. Интенсивность обмена низкая. Способны к длительному голоданию. Живут во влажных тропиках и в жарких пустынях. В умеренной полосе черепах мало. Известны небольшая сухопутная черепаха степная, питающаяся растениями, и болотная черепаха, живущая в слабо проточных водоемах и питающаяся разнообразными мелкими водными и наземными животными. Во многих странах мясо и яйца черепах употребляют в пищу. Роговые пластины некоторых видов черепах используются для изготовления различных поделок.

Пресмыкающиеся известны уже с конца каменноугольного периода палеозойской эры. Своего расцвета достигли в мезозойскую эру, к концу которой они были вытеснены птицами и млекопитающими. Предки современных пресмыкающихся были примитивные девонские земноводные — стегоцефалы, давшие начало котилозаврам — древним пресмыкающимся.

Расцвету древних пресмыкающихся в мезозойскую эру способствовали теплый и ровный климат, обилие пищи как на суше, так и в воде, а также отсутствие конкурентов. Они заселили наземную среду, где господствовали гигантские динозавры, достигающие в длину 30 м. Среди них были как растительноядные животные, так и хищники. В водной среде господствовали рыбообразные ящеры — ихтиозавры (8 — 12 м). Своеобразную группу составляли летучие ящеры-птерозавры, которые могли летать с помощью большой кожистой перепонки, натянутой между передними и задними конечностями.

Вымирание древних пресмыкающихся связывают с похолоданием климата в конце мезозоя и неспособностью их поддерживать постоянную температуру тела. Наступившее снижение процессов жизнедеятельности пресмыкающихся привело к ослаблению их конкурентной борьбы с появившимися и быстро прогрессирующими млекопитающими.

Класс Птицы представляет собой прогрессивную ветвь

пресмыкающихся, приспособленных к полету. Известно свыше 8,6 тыс. современных видов птиц. В СНГ встречаются около 750 видов из 18 отрядов. Благодаря большой численности и широкому распространению птицы играют исключительно важную и многообразную роль в природе и хозяйственной деятельности человека.

Птицы имеют много общих черт строения с пресмыкающимися. Таковы тонкая, почти лишенная желез кожа, покрытая роговыми (перьевыми) образованиями, наличие клоаки, размножение с помощью кладки яиц, периодическая линька и др. Однако они имеют ряд особенностей строения, которые обуславливают более высокий уровень организации по сравнению с пресмыкающимися. Основными из них являются: 1) более совершенное развитие центральной нервной системы и органов чувств (зрение, слух, координация движений), обуславливающие сложное приспособительное поведение птиц; 2) относительно постоянная и высокая (41 — 42 °С) температура тела, которая повышает уровень жизнедеятельности организма и снижает их зависимость от температуры окружающей среды; 3) сложные инстинкты, связанные с размножением и заботой о потомстве, повышающие выживаемость молоди; 4) сложный комплекс приспособлений к полету в воздухе, открывший широкие возможности для расселения и добывания пищи.

Эволюция птиц протекала в тесной связи с приобретением ими способности к полету. Эта особенность отразилась на их внешней и внутренней организации, благодаря чему представители данного класса животного царства имеют относительно однообразное строение.

Туловище у птиц компактное, округлое, голова небольшая, шея длинная и чрезвычайно подвижная. Челюсти лишены зубов, вытянуты и образуют клюв, одетый роговым чехлом. Форма клюва сильно варьирует в связи с разнообразием пищевых объектов. Передние конечности превращены в летательный орган — крылья. Задние конечности имеют разнообразное строение, которое зависит от условий обитания и приемов добывания пищи. Нижняя часть ног и пальцы покрыты роговыми чешуями. Хвост короткий, снабженный веером рулевых перьев, причем у разных птиц неодинакового строения.

Кожа птиц тонкая, сухая, лишена желез. Исключение составляет лишь копчиковая железа, расположенная под корнем хвоста. Она выделяет жиросодержащий секрет, которым птица смазывает перья при помощи клюва. Железа

сильно развита у водоплавающих птиц. Кожа покрыта своеобразным роговым покровом, состоящим из перьев. У летающих птиц перья отмечены лишь на определенных участках кожи, а у нелетающих — равномерно покрывают все тело. У подавляющего большинства птиц имеются контурные и пуховые перья. Контурное перо состоит из стержня, очина и опахала. Опахало образовано многочисленными, отходящими от стержня по обе стороны пластинами — бородками первого порядка, на которых расположены более тонкие, сцепленные друг с другом при помощи крючков бородки второго порядка. В результате этого сцепленное опахало представляет собой легкую упругую пластинку, которая в случае разрыва (например, ветром) легко восстанавливается. Контурные перья образуют летательные плоскости крыльев, хвоста, а также придают телу птицы обтекаемую поверхность. Пуховые перья имеют тонкий стержень и лишены бородок второго порядка, благодаря чему они не имеют цельных опахал. Пуховые перья расположены под контурными. Основная их функция — сохранение тепла тела птицы.

Скелет птиц (рис. 11.21) отличается прочностью и легкостью. Прочность обуславливается благодаря раннему срастанию ряда костей, легкость — наличию в них воздушных полостей.

Строение черепа птиц сходно со строением черепа пресмыкающихся, но отличается большей легкостью, объемной мозговой коробкой, которая заканчивается клювом, а с боков несет огромные глазницы. У взрослой птицы кости черепной коробки срастаются до полного исчезновения швов. Как и у пресмыкающихся, имеется один мышелок для сочленения черепа с позвоночником.

Позвоночник состоит из пяти отделов, как и у всех наземных позвоночных, — шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. Большую подвижность сохраняет лишь шейный отдел. Грудные позвонки малоподвижны, а поясничные и крестцовые прочно срастаются друг с другом (сложный крестец) и костями таза. Срастаются и некоторые кости плечевого пояса: саблевидная лопатка с вороньей костью, ключицы друг с другом, что обеспечивает прочность плечевого пояса, к которому прикрепляются передние конечности — крылья. Они содержат все типичные отделы: плечевую, локтевую и лучевую кости предплечья и кисти, кости которой срастаются в единую пястно-запястную. Из пальцев сохраняются только три.

Тазовый пояс обеспечивает надежную опору для задних

конечностей, что достигается сращиванием подвздошных костей на всем протяжении со сложным крестцом. Благодаря тому, что тазовые кости (лобковые) не срастаются в брюшном отделе и широко раздвинуты, птица может откладывать крупные яйца.

Мощные задние конечности образованы типичными для всех наземных животных костями. Для укрепления голени малая берцовая кость приращена к большой берцовой. Кости

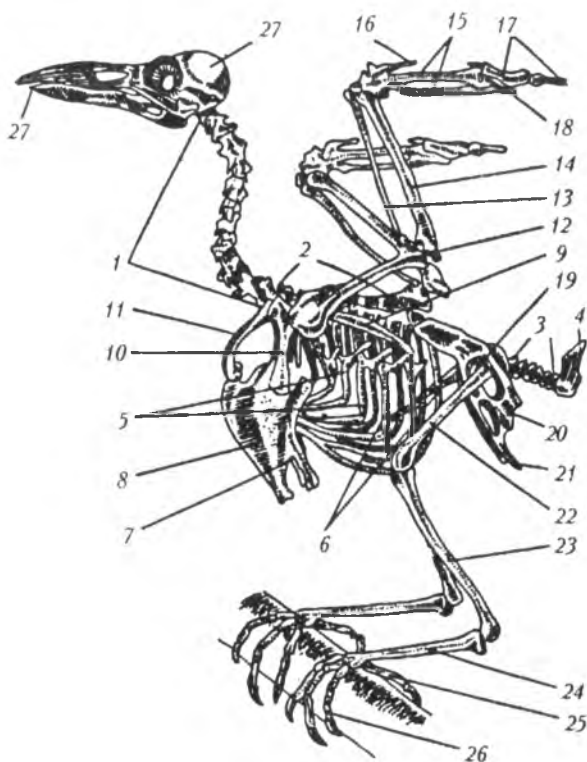


Рис. 11.21. Скелет птицы:

1 — шейные позвонки; 2 — грудные позвонки; 3 — хвостовые позвонки; 4 — копчиковая кость; 5, 6 — ребра с крючковидными отростками; 7 — грудина; 8 — киль; 9 — лопатка; 10 — коракоид; 11 — ключица; 12 — плечо; 13 — лучевая кость; 14 — локтевая кость; 15 — пясть; 16—18 — фаланги трех пальцев; 19 — подвздошная кость; 20 — седалищная кость; 21 — лобковая кость; 22 — бедро; 23 — голень; 24 — цевка; 25, 26 — фаланги пальцев; 27 — черепная коробка; 28 — клюв (нижняя и верхняя челюсти)

плюсны срастаются с частью костей предплюсны с образованием свойственной только птицам кости — цевки. Из четырех пальцев чаще три направлены вперед, один — назад.

Грудную клетку образуют грудные позвонки, ребра и грудина. Каждое ребро состоит из двух костных отделов — спинного и брюшного, подвижно сочлененных друг с другом, что обеспечивает приближение или отведение грудины от позвоночника при дыхании. Грудина у птиц велика и имеет большой выступ — киль, к которому прикрепляются грудные мышцы, приводящие крылья в движение.

Из-за большой подвижности и разнообразия движений мускулатура птиц отличается высокой степенью дифференцированности. Наибольшего развития достигли грудные мышцы ($1/5$ общей массы птицы), которые прикреплены к килю грудины и служат для опускания крыльев. Расположенные под грудными подключичные мышцы обеспечивают поднятие крыльев. Скорость полета птиц различна: 60 — 70 км/ч у уток и 65 — 100 км/ч у сокола-сапсана. Наибольшая скорость отмечена у черного стрижа — 110 — 150 км/ч. Мощная мускулатура ног у птиц, утративших способность к полету, позволяет им быстро передвигаться по земле (страусы бегают в среднем со скоростью 30 км/ч).

Интенсивная двигательная активность птиц требует больших затрат энергии. В связи с этим система пищеварительных органов имеет ряд особенностей, направленных на переработку пищи. Пища захватывается и удерживается роговым клювом. В ротовой полости смачивается слюной и продвигается в пищевод. У основания шеи пищевод расширяется в зоб, особенно хорошо развитый у зерноядных птиц. В зобе пища накапливается, набухает и частично подвергается химической переработке. В переднем, железистом, отделе желудка птиц происходит химическая обработка поступающей пищи, в заднем, мускульном, — ее механическая переработка. Стенки мускульного отдела работают, как жернова, и перетирают твердую и грубую пищу. Этому способствуют и проглоченные птицами камешки. Из желудка пища последовательно поступает в двенадцатиперстную кишку, тонкую и короткую толстую кишку, которая открывается в клоаку. Из-за недоразвития прямой кишки птицы часто освобождают кишечник, что облегчает их массу. Мощные пищеварительные железы (печень и поджелудочная железа) активно выделяют пищеварительные ферменты в полость двенадцатиперстной кишки и перерабатывают пищу в зависимости от ее вида за 1 — 4 часа. Большие затраты энергии требуют поступления значительно-

го количества корма: до 50 — 80 % от массы тела за сутки у мелких птиц и 20 — 40 % у крупных. Птенцы испытывают большие потребности в пище, в сутки ее съедают больше, чем весят сами.

В связи с полетом птицы имеют своеобразное строение органов дыхания и механизм дыхательного процесса. Легкие птиц представляют собой плотные губчатые тела, лишённые внутренней полости. Бронхи, войдя в легкие, сильно в них ветвятся до тончайших, слепо замкнутых бронхиол, опутанных сетью капилляров, где и происходит газообмен. Часть крупных бронхов, не разветвляясь, выходит за пределы легких и расширяется в огромные тонкостенные воздушные мешки, объем которых во много раз превосходит объем легких. Воздушные мешки расположены между различными внутренними органами, а их ответвления проходят между мышцами, под кожу и в полости костей. Акт дыхания у птиц осуществляется в покое путем изменения объема грудной клетки за счет приближения или удаления грудины от позвоночника. В полете такой механизм дыхания невозможен в связи с работой грудных мышц и он совершается при участии воздушных мешков. При подъеме крыльев мешки растягиваются и воздух через ноздри с силой засасывается в легкие и далее в сами мешки. При опускании крыльев воздушные мешки сжимаются и воздух из них поступает в легкие, где вновь происходит газообмен. Обмен газами в легких на вдохе и выдохе получил название двойного дыхания. Приспособительное значение его очевидно: чем чаще машет птица крыльями, тем активнее она дышит. Кроме того, воздушные мешки предохраняют тело птицы от перегревания во время быстрого полета.

Высокий уровень жизнедеятельности птиц обусловлен более совершенным кровообращением по сравнению с предыдущими классами. У них произошло полное разделение артериального и венозного потоков крови. Это связано с тем, что сердце четырехкамерное и полностью разделено на левую — артериальную и правую — венозную части. Дуга аорты только одна (правая) и отходит от левого желудочка. По ней течет чистая артериальная кровь, обеспечивающая все ткани и органы тела. От правого желудочка отходит легочная артерия, несущая в легкие для окисления венозную кровь. Кровь быстро движется по сосудам, газообмен происходит интенсивно, выделяется много тепла. Температура тела поддерживается постоянной и высокой (колеблется у разных птиц от 38 до 45 °С). Это ведет к общему

подъему жизнедеятельности организма птицы. В ответ на понижение температуры внешней среды птицы не впадают в спячку, как земноводные и пресмыкающиеся, а усиливают передвижение — кочевки или перелеты, переносящие их в более благоприятные для них условия существования.

Выделение продуктов обмена осуществляется крупными тазовыми почками. Мочевой пузырь отсутствует. Как и у большинства пресмыкающихся, конечным продуктом белкового обмена является мочевая кислота. В клоаке вода, содержащаяся в моче, всасывается и вновь возвращается в организм, а густая моча смешивается с остатками непереваренной пищи и выводится наружу.

Головной мозг птиц отличается от мозга пресмыкающихся большими размерами полушарий и зрительных долей, огромным мозжечком и маленькими обонятельными долями. Прогрессивное развитие головного мозга связано с высоким уровнем жизнедеятельности и сложными взаимоотношениями с условиями среды обитания.

Птицы обладают острым зрением и отличным слухом. Глаза у них крупные, особенно у ночных и сумеречных птиц. Аккомодация зрения двойная, что достигается как изменением кривизны хрусталика, так и расстоянием между хрусталиком и сетчаткой. Все птицы обладают цветовым зрением. Орган слуха состоит из внутреннего и среднего уха, но канал улитки развит сильнее. У некоторых ночных видов птиц имеется зачаток наружного слухового прохода, отороченный кожистой складкой, усиливающей тонкость слуха. Обоняние у птиц развито слабо, за исключением немногих видов.

Размножение птиц характеризуется рядом прогрессивных особенностей: 1) оплодотворенные яйца, покрытые прочной скорлуповой оболочкой, птицы откладывают не просто в наружную среду, а в специальные сооружения — гнезда; 2) яйца развиваются под влиянием тепла, сообщаемого им телом родителей, и не зависят от случайностей погоды, что характерно для развивающихся яиц рыб, земноводных и пресмыкающихся; 3) гнезда защищаются от врагов родителями; 4) птенцы не оставляются на произвол судьбы, а длительное время выкармливаются, охраняются и обучаются родителями, что способствует сохранению молодняка.

Оплодотворение внутреннее. В связи с откладкой крупных яиц, утяжеляющих птиц, у самок половая система непарная и состоит из левого яичника и левого яйцевода, открывающегося в клоаку. У птиц самые крупные в животном царстве яйцеклетки за счет большого количества желтка, содержаще-

гося в них. Собственно яйцо (желток), проходя по яйцеводу, окружается сначала слоем белка, предохраняющим его от механических повреждений и служащим основным источником воды при развитии эмбриона, а затем одевается подскорлуповой и, наконец, известковой оболочками. Через многочисленные поры в известковой оболочке происходит газообмен зародыша с внешней средой.

Птицы имеют родственную связь с пресмыкающимися. Вероятно, обособление птиц от группы пресмыкающихся, которые были предками крокодилов, динозавров и летающих ящеров, произошло в конце триасового или начале юрского периода мезозойской эры (т.е. 170 — 190 млн лет назад). Эволюция этой группы пресмыкающихся шла путем приспособления к лазанию по деревьям, в связи с чем задние конечности служили для опоры тела, а передние специализировались для обхвата пальцами ветвей. В последующем развилась способность перепрыгивать с ветки на ветку. Чешуи передней конечности удлинились, образовав зачатки плоскости крыла, что помогло перейти к планирующему полету.

Непосредственные предки птиц не обнаружены. Известны палеонтологические находки промежуточного между пресмыкающимися и птицами звена — архиптерикс.

Сезонные явления в жизни птиц выражены более ярко, чем у других классов, и носят совсем иной характер.

С наступлением весны птицы приступают к размножению, они разбиваются на пары, происходят брачные игры (токование), характер которых специфичен для каждого вида. Многие виды образуют пары на всю жизнь (крупные хищники, совы, цапли, аисты и др.). Другие образуют сезонные пары. Есть виды птиц, которые пар совсем не образуют, и вся забота о потомстве выпадает только на долю одного пола, чаще всего самки.

Гнезда птиц разнообразны, но каждый вид имеет более или менее определенную форму: дупла, норы, лепные и шаровидные гнезда и т.д. Некоторые виды птиц гнезд не строят (кайра, козодой).

Число откладываемых яиц по сравнению с земноводными и пресмыкающимися значительно меньше и находится в прямой зависимости от сложности и совершенства всего процесса размножения птиц. Число яиц в кладке варьирует у разных видов птиц от 1 (кайры, чайки, дневные хищники, пингвины и др.) до 26 (серая куропатка). У одних птиц насиживание яиц осуществляется одним из родителей (только самками — у куриных, воробьиных, гусеобразных, сов или

только самцами — у австралийских и американских страусов), у других птиц обоими. Продолжительность насиживания различна и в некоторой мере связана с величиной яйца — от 14 дней у воробьиных до 42 у африканского страуса.

В зависимости от степени развитости птенцов при вылуплении из яйца различают две группы: выводковые и гнездовые (птенцовые). У первых птицы появляются зрячими, покрытыми пухом, способными ходить и самостоятельно склевывать корм (страусы, куриные, гусеобразные). У гнездовых птенцы вовсе или почти голые, частью слепые, беспомощные, долго остаются в гнезде и выкармливаются родителями (воробьиные, дятлы, стрижи и др.).

В летний период птицы линяют, растут, запасают питательные вещества. С наступлением осенних холодов они не снижают уровня своей жизнедеятельности, как земноводные или пресмыкающиеся, а, наоборот, повышают его, увеличивая свою подвижность и кочуя в поисках корма. Кроме того, птицы сильно жиреют и таким образом приспособляются к зимовке.

Оседлые птицы (белые куропатки, синицы, воробьи, сойки, вороны и др.) с наступлением неблагоприятных условий держатся в одной и той же местности. Кочующие птицы (свиристели, снегири, клесты, чечетки и др.) покидают летнее местопребывание и улетают на сравнительно небольшие расстояния. Перелетные птицы (аисты, гуси, кулики, стрижи, соловьи, иволги, ласточки, кукушки и др.) оставляют места гнездового ареала и улетают на места зимовок за многие тысячи километров. Большинство их летит стаей и лишь немногие (кукушка) — в одиночку. Крупные птицы летят определенным строем (шеренгой — гуси, клином — журавли), мелкие — беспорядочными стайками. Первыми улетают насекомоядные, затем — зерноядные и позже всех — водоплавающие и болотные птицы.

Полагают, что перелеты птиц возникли в результате периодических перемен климатических условий, связанных со сменой времен года. Непосредственными причинами перелетов считают сложные взаимодействия как внешних (укорочение светового дня, понижение температуры, ухудшение условий добывания пищи), так и внутренних факторов (физиологические изменения в организме в связи с окончанием периода размножения).

При изучении перелетов огромное значение имеет метод кольцевания. Пойманным птицам одевают на лапку алюминиевое кольцо, на котором указаны их номер и учреждение,

проводящее кольцевание. В СНГ кольцевание ведется с 1924 г. Все сведения о кольцевании и добыче окольцованных птиц поступают в Центр кольцевания РАН (Москва). Метод кольцевания позволил выяснить пути и скорость перелета птиц, постоянство возврата с зимовок к старым местам гнездования, места зимовок и др.

Класс Птицы представлен более чем 40 отрядами. Рассмотрим некоторые из них.

Отряд Пингвинообразные (16 видов) распространен в Южном полушарии. Птицы хорошо плавают и ныряют с помощью передних, преобразованных в ласты конечностей. На груди хорошо развит киль. На суше держат тело вертикально. Перья плотно налегают друг на друга, что препятствует их раздуванию ветром и проникновению воды. Подкожные отложения жира способствуют теплозащите. Кормятся в море рыбой, моллюсками, ракообразными. Гнездятся колониями. Пары сохраняются несколько лет. Многие виды высиживают яйца, лежа на гнезде. Вылупившиеся птенцы покрыты густым и коротким пухом. После периода размножения с подросшим молодняком стаи пингвинов кочуют в море. Императорский пингвин гнездится на береговых льдах Антарктиды, его масса достигает почти 40 кг. Носит одно яйцо и выведшегося птенца в кожной сумке на брюхе.

Надотряд Страусообразные характеризуется своеобразным строением — отсутствием киля на груди и способностью к полету. Перья рассучены, так как бородки не сцеплены из-за отсутствия крючков. Мощные задние конечности имеют два или три пальца, что связано с быстротой передвижения. Африканский страус — самый крупный из ныне живущих птиц — достигает массы 75 — 100 кг. Две — пять самок откладывают яйца массой около 1,5 кг в общее гнездо. Самец насиживает кладку ночью, самки поочередно днем.

К страусообразным птицам принадлежат нанду (Южная Америка), эму и казуар (Австралия), киви (Новая Зеландия).

Отряд Аистообразные (120 видов) обитает по берегам мелководных водоемов. Небольшая перепонка между основаниями длинных пальцев ног позволяет им уверенно шагать по топким местам. Летают птицы медленно активным или парящим полетом. Питаются разнообразной животной пищей, схватывая ее длинным, жестким, как щипец, клювом. Моногамы. В гнезде 2 — 8 яиц. Птенцов

кормят оба родителя. К отряду Аистообразные относятся цапли, фламинго и др. Цапли подкарауливают добычу на мелководье, реже бродят, выпугивая ее. Могут причинять ущерб рыбным хозяйствам, поедая рыбу. Распространены серая и белая цапли, выпь.

Аисты — перелетные птицы, зимуют в Центральной и Южной Африке, в некоторых районах Южной Азии. Белый аист — крупная птица с большими черными крыльями и длинными красного цвета ногами. Гнездятся одиночными парами. Аист выпугивает добычу, медленно бродя по лесным полянам, лугам, берегам водоемов. Черный аист гнездится в глухих лесах.

Фламинго (масса 2,5 — 4,5 кг) кормятся на мелководье. Фильтруя воду и ил, они отцеживают беспозвоночных и водоросли с помощью роговых пластинок массивного, сильно перегнутого клюва. Распространены в тропиках и субтропиках. По соленым озерам Южного Казахстана (Тенгиз и др.) обитает несколько колоний розового фламинго.

Отряд Гусеобразные объединяет около 150 видов водных птиц (масса от 200 г до 10 кг). Птицы хорошо приспособлены к плаванию и нырянию: имеют перепонку между пальцами задних ног, ноги отставлены далеко назад, оперение плотное, водонепроницаемое и ненамокаемое, так как смазано выделениями копчиковой железы. По земле ходят переваливаясь. Утка-кряква с помощью уплощенного клюва, края которого несут поперечно расположенные роговые пластинки, а также пластинок края мясистого языка эффективно фильтрует воду и жидкий ил, поедая зеленые части растений, семена, мелких ракообразных и водных личинок насекомых. Кряквы живут весной отдельными парами. Утки, гнездящиеся в европейской части СНГ, зимуют на побережье Западной и Южной Европы, а из Сибири улетают на юг Каспийского моря, в Индию и Китай. Гуси и лебеди преимущественно растительноядные, кормятся на суше и мелководьях.

Все виды гусеобразных — объекты спортивной охоты. Во многих районах мира численность их резко сократилась из-за неумеренной охоты, преобразования ландшафта, загрязнения воды нефтью в местах гнездования, пролета, зимовок.

Отряд Дневные хищные птицы (170 видов). Они распространены в самых разнообразных местообитаниях: лесах, горах, степях, на водоемах и др. Имеют короткий, но сильный клюв с резко загнутым книзу острым

концом надклювья. У основания надклювья есть восковица — участок голый, часто окрашенной кожи, на которой открываются наружные ноздри. Мускулатура груди и задних конечностей мощная. Пальцы заканчиваются крупными, изогнутыми когтями. Полет быстрый, маневренный, многие виды способны к длительному парению. Одни виды хищников поедают только мертвых животных (стервятники, грифы, сипы), другие ловят живую добычу (соколы, орлы, ястребы, канюки, луны).

Большинство видов хищных птиц приносят пользу, истребляя мышевидных грызунов, сусликов, вредных насекомых. Виды, питающиеся падалью, выполняют санитарную функцию. Поскольку крупные хищники везде малочисленны, они не уменьшают численность своих жертв, так как добывают в основном больных и неполноценных. В некоторых районах мира до сих пор не забыта спортивная, а местами и промысловая охота с помощью крупных соколов, ястребов и беркутов. Численность хищных птиц резко сократилась из-за изменения ландшафтов, отравления ядохимикатами и прямого истребления. Во многих странах, в том числе и в нашей, большинство соколообразных птиц охраняется.

О т р я д С о в о о б р а з н ы е включает около 140 видов ночных птиц (совы, филины, сычи, сипухи), населяющих все ландшафты земного шара. Приспособлены к охоте в ночных условиях: имеют крупные глаза, направленные вперед, хорошо развит слух, бесшумный полет обеспечивает мягкое пушистое оперение. Питаются животной пищей, в основном мышевидными грызунами. Гнездятся в дуплах. Яйца насиживает самка, самец носит ей корм. Через 3 — 6 недель птенцы приобретают способность к полету. Истребляют вредных животных. Совообразные птицы нуждаются в охране.

О т р я д К у р о о б р а з н ы е включает 250 видов наземных и наземнодревесных птиц. Имеют короткий и выпуклый клюв, короткие и широкие крылья. От пищевода обособлен объемистый зоб. Мускулистый желудок выстлан плотной ребристой кутикулой. Для улучшения перетирания пищи заглатывают камешки, которые скапливаются в желудке и играют роль жерновов. Питаются растительной пищей — вегетативными частями растений, плодами, семенами, попутно попавшимися беспозвоночными. Самцы окрашены ярче самок.

Почти все виды курообразных — объекты спортивной охоты и разведения. Промысловое значение имеют рябчик,

белая куропатка, тетерев, а в некоторых районах — кеклик и серая куропатка. Многие виды из-за разнообразной хозяйственной деятельности человека, неумеренной охоты снизили численность и сократили ареалы распространения.

Отряд Журавлеобразные объединяет около 190 видов различных по массе (от 30 г до 16 кг), внешнему облику и экологическим особенностям птиц. Представители семейства Настоящие журавли населяют болота и луга, некоторые виды — степи. Пары сохраняются долгие годы. В период тока характерны групповые и парные "танцы". Гнезда выют на земле, в которые кладут 1 — 2 яйца. Вылупившиеся птенцы сразу же передвигаются вместе с родителями. В возрасте 5 — 9 недель обретают способность к полету. Более широко распространен серый журавль. Белый журавль, или стерх, гнездится только в тундровой зоне (северо-восточная Якутия, низовья реки Обь). У нас, как и во многих других странах, охота на журавлей запрещена.

Представители семейства Дрофиные обитают в степях и полупустынях Восточного полушария. Питаются разнообразной растительной и животной пищей. Самый крупный вид семейства — дрофа, достигает массы 16 кг. Ареал распространения резко сократился из-за распашки степей, чрезмерного истребления.

Отряд Дятлообразные объединяет около 400 видов. Масса птиц достигает 6 — 300 г. Они ведут преимущественно древесный образ жизни. Корм собирают в кронах и на стволах, раздалбливая поврежденную древесину с помощью крепкого, заостренного долотообразного клюва. Личинок насекомых достают длинным, заостренным, липким языком. Осенью и зимой питаются семенами хвойных деревьев, добывая их из шишек. При передвижении по стволам дятлы цепляются за неровности коры цепкими когтями и опираются на жесткий хвост.

Наиболее широко распространен большой пестрый дятел. Имеет черное с белыми полосами оперение, подхвостье ярко-красное, а у самца, кроме того, на затылке есть красная поперечная полоса.

Отряд Воробьиные — самый большой отряд, включающий примерно 60 % всех ныне живущих видов. Его представители распространены по всем континентам, кроме Антарктиды. Сильно различаются размерами, внешним обликом и экологическими особенностями. Строят гнезда (иногда очень искусно) в ветвях, расщелинах скал,

в дуплах, на земле и т.п. Птенцы вылупляются слепыми, голыми и слабо опушенными. Большинство воробьиных — насекомоядные птицы.

Жаворонки обитают в открытых ландшафтах (поле, луг, степь). Прилетают ранней весной. Питаются только на земле беспозвоночными и семенами. Гнездятся на земле. Самцы часто поют в воздухе.

Ласточки гнездятся по долинам рек, опушкам леса, в поселениях человека. Насекомых ловят в воздухе на лету с помощью широкого рта. По земле ходят мало. Часть видов (городская ласточка) строят лепные гнезда из комочков грязи, скрепляя их липкой слюной; другие роют норы в обрывах (береговая ласточка) или гнездятся в дуплах, расщелинах.

Синицы гнездятся в дуплах, откладывая от 10 до 16 яиц. Насиживает чаще самка, а самец ее кормит, птенцов выкармливают оба родителя. Кормятся различными насекомыми и их личинками, едят ягоды и семена. Легко привлекаются в культурные ландшафты развеской искусственных гнездований. Очень полезны как истребители разнообразных вредных насекомых.

Обобщая характеристику основных отрядов птиц, можно составить представление о их роли в природе. Благодаря огромной численности и высокому уровню жизнедеятельности птицы ежедневно потребляют огромное количество растительной и животной пищи, существенно влияя на природные биоценозы. Особенно велика их роль в регулировании численности насекомых и мелких грызунов. Нередко птицы сами служат пищей другим животным.

Кроме того, птицы способствуют расселению растений в результате распространения ими семян. Склеывая сочные плоды рябины, бузины, брусники, черемухи, черники и др., они перелетают с места на место и выбрасывают вместе с пометом неповрежденные семена.

Многие птицы истребляют насекомых — вредителей культурных и ценных дикорастущих растений. Полезны также и хищные птицы, уничтожающие мелких грызунов — вредителей полевых культур и распространителей инфекционных заболеваний (чумы, желтухи и др.).

На многих диких птиц существует промысловая и спортивная охота. Важное хозяйственное значение имеет сбор гагачьего пуха, обладающего большой мягкостью и малой теплопроводностью.

Помет морских водоплавающих птиц (пеликанов, бак-

ланов и др.) — гуано — используется в качестве ценного удобрения.

Одной из экономически выгодных отраслей животноводства является птицеводство, которое обеспечивает человека ценными мясными продуктами, яйцами, пером. Птицеводство поставлено на промышленную основу. На крупных современных птицефабриках весь процесс выращивания птиц (куры, утки, индейки, гуси) механизирован.

Класс Млекопитающие — наиболее высокоорганизованный класс позвоночных животных. Млекопитающие распространены по всему свету и заселяют все жизненные среды — воздушно-наземную, водную и почвенно-грунтовую. Прогресс млекопитающих связан со следующими основными чертами их организации: 1) исключительным развитием центральной нервной системы, особенно коры головного мозга, определяющей разнообразные и сложные формы приспособительного поведения; 2) совершенством размножения (живорождением и выкармливанием детенышей молоком). 3) высокой интенсивностью обмена веществ и совершенством терморегуляции, обеспечивающими высокую и постоянную температуру тела.

Для млекопитающих характерны волосяной покров, обилие и разнообразие кожных желез, среди которых особое значение имеют млечные, четырехкамерное сердце. Зубы имеют разное строение, связанное с особенностями питания. В среднем ухе присутствуют три, а не одна, как у амфибий, пресмыкающихся и птиц, слуховые косточки, два затылочных мышелка.

Внешний облик и размеры млекопитающих весьма разнообразны в зависимости от условий и образа жизни. Масса тела колеблется от 1,5 г (землеройка-крошка) до 150 т (синий кит). Длинные передние и задние конечности расположены под туловищем и способствуют быстрому передвижению, благодаря чему они не имеют себе равных по скорости передвижения. У гепарда, например, она достигает 110 км/ч.

Кожа, как и у всех позвоночных, двухслойная, однако более толстая и эластичная, чем у представителей других классов. Клетки наружного слоя — эпидермиса, постепенно снашиваясь и ороговевая, замещаются новыми, молодыми. Внутренний слой кожи — дерма — хорошо развит, в его нижней части откладывается жир. Производным эпидермиса являются нитевидные роговые образования — волосы. Волосяной покров, как и перьевой покров птиц, — совер-

шенное приспособление для терморегуляции. Его основу составляют тонкие, мягкие пуховые волосы, образующие подшерсток. Между ними развиты более длинные, жесткие и редкие остевые волосы, защищающие пуховые волосы и кожу от механических повреждений. Кроме того, у многих млекопитающих на голове, шее, груди и передних конечностях отмечены длинные и жесткие чувствительные волосы — вибриссы. Волосяной покров периодически меняется. Периодичность и время линьки у разных видов млекопитающих различны.

Производными эпидермиса являются ногти, когти, копыта, чешуя и полые рога (например, у быков, козлов, баранов, антилоп). Костные рога оленей, лосей развиваются из внутреннего слоя кожи — дермы.

Кожные покровы богаты железами — потовыми, сальными, пахучими, млечными. Испарение потовых выделений животного способствует его охлаждению. Сальными выделениями смазываются волосы и поверхность кожи, что предохраняет волосы от смачивания, а кожу — от иссушения. Секреты пахучих желез позволяют особям одного вида отыскивать друг друга, метить территории, отпугивать преследователей (хорек) и др. Млечные железы выделяют молоко, которым самки вскармливают своих детенышей. Таким образом, кроме защитной функции кожа млекопитающих играет важную роль и в терморегуляции.

Скелет млекопитающих по строению в основном сходен со скелетом наземных позвоночных, однако существуют некоторые различия: число шейных позвонков постоянно и равно семи, череп имеет мозговую коробку, что связано с большими размерами головного мозга. Кости черепа срастаются сравнительно поздно, что обеспечивает возможность увеличения объема головного мозга по мере роста животного. Череп сочленяется с первым шейным позвонком при помощи двух затылочных мыщелков, как и у земноводных. Конечности млекопитающих построены по пятипалому типу, характерному для наземных позвоночных. Способ передвижения млекопитающих различен — ходьба, бег, лазание, полет, копание, плавание, что отражается на строении конечностей. Так, у наиболее быстро бегающих млекопитающих число пальцев сокращено: у парнокопытных развиты два (третий и четвертый) пальца, а у непарнокопытных — один (третий). У животных, ведущих подземный образ жизни, например у крота, увеличена и своеобразно устроена кисть. Животные, способные к планирова-

нию (белки-летяги, летучие мыши), приобрели удлинённые фаланги пальцев и кожистые перепонки между ними.

К особенностям строения пищеварительной системы относится дифференцировка и специализация зубов и четкое разделение на отделы. Зубы сидят в ячейках челюстных костей и подразделяются на резцы, клыки и коренные. Их число и форма различны и служат важным систематическим признаком животных. Из-за однообразной пищи у насекомоядных большое количество слабо дифференцированных зубов. Для грызунов характерно сильное развитие только одной пары резцов, отсутствие клыков и плоская жевательная поверхность коренных зубов. У хищных сильно развиты клыки, служащие для схватывания и умерщвления добычи, а коренные зубы имеют режущие вершины и плоские жевательные выступы. У большинства видов млекопитающих зубы меняются один раз в жизни; ротовое отверстие окружено мясистыми губами, что свойственно только млекопитающим в связи со вскармливанием молоком. В ротовой полости пища кроме пережевывания зубами подвергается химическому воздействию слюны, а затем последовательно переходит в пищевод и желудок. Желудок у млекопитающих хорошо обособлен от других отделов пищеварительного тракта и снабжен пищеварительными железами. У большинства животных желудок разделен на большее или меньшее число отделов. Наиболее сложен он у жвачных копытных. Кишечник подразделен на тонкий, толстый и прямой отделы. На границе тонкого и толстого отделов отходит слепая кишка, в которой происходит сбраживание клетчатки. Протоки печени и поджелудочной железы открываются в полость двенадцатиперстной кишки. Скорость переваривания высокая и зависит от вида пищи. По характеру питания млекопитающие подразделяются на растительоядные, плотоядные и всеядные виды.

Дышат млекопитающие только легкими, которые имеют альвеолярную структуру. Благодаря им дыхательная поверхность превосходит поверхность тела в 50 и более раз. Механизм дыхания обусловлен изменением объема грудной клетки за счет движения ребер и свойственной млекопитающим особой мышцы — диафрагмы, куполообразно вдающейся в грудную полость.

Кровеносная система млекопитающих принципиальных отличий от таковой у птиц не имеет. В отличие от птиц, у млекопитающих от левого желудочка отходит левая дуга аорты. Кроме того, кровь обладает большой кислородной

емкостью в связи с наличием дыхательного пигмента — гемоглобина, заключенного в многочисленных мелких эритроцитах. Благодаря высокой интенсивности процессов жизнедеятельности и высокоразвитой системе терморегуляции в организме млекопитающих, как и у птиц, поддерживается высокая и постоянная температура.

Тазовые почки, как и у птиц, выполняют выделительную функцию. Моча с большим содержанием мочевины оттекает от почек по мочеточникам в мочевой пузырь, а из него наружу.

Головной мозг млекопитающих имеет относительно крупные размеры из-за увеличения объема полушарий переднего мозга и мозжечка. Развитие переднего мозга происходит за счет разрастания его крыши — мозгового свода, или коры мозга.

Из органов чувств у млекопитающих более развиты органы обоняния и слуха. Обонятельная капсула увеличена в объеме и разделена на обонятельные раковины. Обоняние острое, позволяющее опознавать врагов, отыскивать пищу и друг друга. Орган слуха у большинства млекопитающих развит достаточно хорошо: кроме внутреннего и среднего отделов сформировались наружный слуховой проход и ушная раковина, усиливающие тонкость слуха. В полости среднего уха кроме стремечка, как и у земноводных, пресмыкающихся и птиц, у млекопитающих находится еще две слуховые косточки — молоточек и наковальня. Во внутреннем ухе появился специальный орган, воспринимающий звуковые сигналы, — кортиева орган. Такое строение органа слуха способствует более совершенной передаче звуковой волны.

Зрение у млекопитающих менее значимо в их жизни, чем у птиц. Острота зрения и развитость глаз различны, что связано с условиями существования. У животных, обитающих на открытых пространствах (антилопы), глаза большие и зрение острое, у подземных видов (крот) глаза редуцированы. Функцию осязания выполняют вибриссы.

Размножение млекопитающих характеризуется внутренним оплодотворением, мелкими размерами яиц (0,05 — 0,2 мм), лишенными белковой оболочки и желтка, живорождением (за исключением немногих видов), устройством большинством видов для деторождения специальных гнезд, а также выкармливанием новорожденных молоком.

У большинства видов млекопитающих внутриутробное развитие (беременность) связано с появлением у самок

плаценты (или детского места), возникающей путем сращения или частичного соединения зародышевых оболочек, окружающих развивающийся плод, со стенками матки — мускулистого полого органа. Через плаценту устанавливается связь между кровеносными сосудами детского и материнского организма, что позволяет осуществлять газообмен в теле эмбриона, приток питательных веществ и удаление продуктов распада.

Продолжительность внутриутробного развития у разных видов различна: от 11 — 13 суток (серый хомяк) до 11 месяцев (киты). Количество детенышей в помете также сильно варьирует: от 1 до 12 — 15.

Небольшая группа млекопитающих не имеет плаценты и размножается откладкой яиц. Но и в одном, и в другом случае детеныши вскармливаются молоком, которое содержит все необходимые для его развития органические и минеральные вещества.

После завершения молочного кормления связь между родителями и потомством еще некоторое время сохраняется. Она необходима для передачи индивидуального опыта родителей потомству. Пары у большинства млекопитающих образуются на один сезон размножения, реже на несколько лет (волки, обезьяны).

Предками млекопитающих были примитивные малоспециализированные палеозойские пресмыкающиеся — зверозубые. Зубы у них были дифференцированы на резцы, клыки и коренные и сидели в ячейках. В триасе одна из групп зверозубых ящеров стала приобретать черты прогрессивной организации и дала начало млекопитающим.

Общее число видов современных млекопитающих достигает 3700 — 4000. Класс подразделяется на два подкласса: Яйцекладущие, или Первозвери, и Настоящие звери, к которому относятся Сумчатые и Плацентарные.

Подкласс Яйцекладущие, или Первозвери, является наиболее примитивным и древним из современных млекопитающих. В отличие от всех остальных млекопитающих они откладывают крупные яйца, богатые желтком, которые либо насиживают (утконос), либо вынашивают в выводковой сумке на брюхе (ехидны). Детеныши выкармливаются молоком, слизывая его с железистых полей кожи языком (губы у них отсутствуют), так как млечные железы не имеют сосков. Имеется клоака. Температура тела низкая и непостоянная (26 — 35 °С).

Животные распространены преимущественно в Австра-

лии и на прилегающих к ней островах. Утконос ведет полуводный образ жизни. Тело покрыто густой шерстью, долгое время ненамокаемой в воде. Пальцы лап соединены плавательной перепонкой, хвост уплощен. При помощи широкого клюва, покрытого изнутри роговыми пластинами, процеживает воду, как утка.

Ехидна — наземное роющее млекопитающее, вооруженное длинными сильными когтями. Тело покрыто жестким волосяным покровом и острыми иглами. Живет в норах, питается насекомыми, извлекая их длинным, покрытым клейкой слюной языком.

К *подклассу Настоящие звери*, или *Плацентарные*, относятся отряды Сумчатые, Насекомоядные, Рукокрылые, Грызуны и др.

Отряд Сумчатые образует группу низших зверей. Характерно отсутствие или слабое развитие плаценты. Детеныши рождаются маленькими (1,5 — 3 см) и слаборазвитыми после короткого срока беременности. Длительное время они вынашиваются в кожистой сумке на брюхе, где прикрепляются к соску.

Распространены в Австралии и на прилегающих к ней островах. К ним принадлежат кенгуру, сумчатый медведь — коала, сумчатый волк, сумчатая белка и др.

В группу высших зверей входит подавляющее большинство современных млекопитающих, распространенных на всех континентах. У них развита плацента, и детеныши рождаются способными самостоятельно сосать молоко. Температура тела высокая и относительно постоянная. Челюсти несут зубы, обычно дифференцированные на резцы, клыки и коренные. У большинства животных различают молочные и постоянные зубы.

Отряд Насекомоядные объединяет наиболее примитивных плацентарных зверей. Мозг относительно мал, кора гладкая, без извилин, у большинства зубы слабо дифференцированы. Морда вытянута в длинный подвижный хоботок. Размеры тела средние и мелкие. Питаются насекомыми и личинками. Представители — кроты, землеройки, ежи, выхухоль.

Отряд Рукокрылые — многочисленный отряд (около 1000 видов) летающих млекопитающих, распространенных везде, кроме Арктики и Антарктиды. Летают они благодаря наличию кожистых перепонок, натянутых между длинными пальцами передних конечностей, боками тела, задними конечностями и хвостом. Как и

птицы, на груди имеют киль, к которому прикрепляются мощные грудные мышцы, приводящие крылья в движение. Ведут сумеречный или ночной образ жизни, ориентируясь в воздушном пространстве с помощью звуковой локации. В большинстве случаев приносят пользу, поедая вредных насекомых (летучие мыши). Некоторые из них сосут кровь животных (вампиры).

Отряд Грызуны — самый многочисленный отряд млекопитающих (около 2000 видов). Распространены повсеместно. Для грызунов характерны отсутствие клыков и сильно развитые резцы. Резцы, а у многих и коренные зубы не имеют корней и растут всю жизнь. Между резцами и коренными зубами находится широкое пространство, лишенное зубов.

К отряду принадлежат полевки, крысы, белки, суслики, сурки, бобры, хомяки, сони, тушканчики. Некоторые грызуны имеют промысловое значение, например белка, ондатра, бобр, нутрия и др. Многие виды грызунов (мыши, полевки, крысы и др.) являются вредителями сельского хозяйства и переносчиками ряда опасных заболеваний человека и домашних животных (чума, туляремия, клещевой возвратный тиф, энцефалиты и др.).

Отряд Хищные включает 240 видов. Они играют важную роль в биоценозах и имеют большое практическое значение. Основной их особенностью является строение зубов: резцы малы, клыки всегда хорошо развиты, коренные бугорчатые зубы с острыми режущими вершинами. В основном это плотоядные, реже всеядные животные. Главные семейства — псовые (песцы, лисицы, волки, собаки), куньи (соболи, горностаи, хорьки, куницы, барсуки, выдры), кошачьи (лев, тигр, рысь, леопард, дикие и домашние кошки) и др.

Многие виды служат объектами пушного промысла или разводятся на звероводческих фермах (американская норка, соболь, голубой песец, серебристо-черная лисица). Численность наиболее опасных хищников (волки) регулируется человеком.

Отряд Ластоногие включает 30 видов. Большую часть жизни они проводят в воде, а на сушу или лед выходят для размножения и линьки. Благодаря обтекаемой форме тела, укороченным и видоизмененным в ласты конечностям, а также большим подкожным жировым отложениям ластоногие хорошо приспособлены к жизни в водной среде. Питаются в основном рыбой. Являются цен-

ными объектами промысла и дают жир, кожу, мясо, пушнину. К отряду принадлежат тюлени, морские котики, моржи.

Отряд Китообразные включает 80 видов. Исключительно водные млекопитающие, имеющие рыбообразную форму тела с горизонтально расположенным хвостовым плавником. Передние конечности превращены в ласты, задние отсутствуют. Не имеют шерстного покрова и ушных раковин. Подкожный слой жира мощный, достигает 50 см. Удельный вес крупных китообразных близок к удельному весу воды. Зубатые киты (дельфины, кашалоты) имеют большое число зубов одинакового строения. Питаются рыбой. У беззубых усатых китов (синий кит) на месте зубов развит цедильный аппарат в виде роговых пластин (китовый ус), сидящих по бокам неба и свешивающихся в ротовую полость. Отцеживают планктон, реже питаются рыбой. Ежесуточно синий кит (масса 150 т, длина 33 м) поедает 4 — 5 т пищи.

Усатые киты — с давних времен важные объекты промысла, поэтому их запасы резко сократились из-за интенсивного истребления. Многие виды китообразных занесены в Красную книгу Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП) и в Красную книгу СССР.

Отряд Парнокопытные включает 170 видов. К ним относятся копытные млекопитающие с одинаково сильно развитым третьим и четвертым пальцами. Первый палец отсутствует, второй и пятый развиты слабо или полностью отсутствуют. Различают нежвачных и жвачных парнокопытных. У нежвачных (свиньи, бегемоты) желудок простой, и пищу они не отрывают для повторного пережевывания. Жвачные парнокопытные (коровы, овцы, козы, олени, верблюды, лоси, антилопы, жирафы и др.) имеют сложный желудок, состоящий из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. В рубец попадает масса грубых, не измельченных зубами растительных кормов, где они подвергаются брожению под влиянием бактерий и инфузорий. Из рубца пища переходит в сетку, откуда путем отрывания попадает в рот для повторного пережевывания. Смешанная со слюной полужидкая масса проглатывается и попадает в книжку, а оттуда в сычуг (настоящий желудок), где обрабатывается кислым желудочным соком, который переваривает белковую часть корма.

К этому отряду принадлежат все (кроме яка и буйвола) разводимые породы крупного рогатого скота. Выведены от нескольких видов диких быков. Одним из них был тур, широко распространенный в Европе и Азии и исчезнувший 350 лет назад. Разведение и селекция домашнего скота шли в направлении создания рабочих, молочных, мясных и мясо-молочных пород.

Отряд Непарнокопытные включает 16 видов. К отряду принадлежат лошади, носороги, ослы, зебры. На ногах сильно развит один (третий) палец. Степень редукции остальных имеет обратную связь со скоростью бега.

До настоящего времени сохранился только один современный вид дикой лошади — лошадь Пржевальского, которая обитает в небольших количествах в горных пустынях Монголии.

Лошадь появилась среди домашних животных намного позднее собаки, свиньи, овцы, козы, быка. Человек направлял отбор в сторону создания верховых, легко- и тяжелоупряжных пород лошадей. Среди пород верховых лошадей, отличающихся большой выносливостью и способностью проходить за сутки до 300 км, в СНГ известны орловские рысаки и донские лошади. Владимирские тяжеловозы отличаются мощным экстерьером, силой и большой работоспособностью. Они могут возить груз до 16 т. На транспортных и сельскохозяйственных работах используют лошадей местных пород. Кобылье молоко идет для приготовления вкусного и целебного кумыса. В степях Средней Азии до настоящего времени сохранились близкие к лошади куланы.

Отряд Обезьяны, или Приматы, включает 190 видов. Головной мозг относительно больших размеров. Полушария переднего мозга очень большие, имеют многочисленные извилины. Глазницы направлены вперед. Пальцы ног имеют ногти. Сосков одна пара, расположенных на груди. Живут в тропических и субтропических лесах, ведут как древесный, так и наземный образ жизни. Питаются растительной и животной пищей. Семейство человекообразных обезьян (орангутанг, шимпанзе, горилла) обитает в лесах экваториальной и тропической Африки.

Итак, несмотря на сравнительно небольшое видовое разнообразие, млекопитающие играют исключительную роль в природных биоценозах. Это определяется высоким

уровнем их энергетических процессов, а также большой подвижностью. Млекопитающие — основные составляющие цепей и сетей питания разнообразнейших биоценозов. Благодаря их пищевой деятельности они ускоряют биологический круговорот веществ и преобразуют ландшафты. Так, широкое распространение в Северной Америке получил "бобровый ландшафт". Сурки в горных степях неузнаваемо преобразуют их облик, копытные в саваннах обеспечивают существование устойчивых и очень продуктивных растительных сообществ. Млекопитающие, вступая в сложные взаимосвязи с растительностью, другими животными, почвой, являются существенным фактором средообразования.

Большое число видов млекопитающих необходимо и полезно для человека. Они являются поставщиками пищи, пушнины, технического и лекарственного сырья, источником для одомашнивания и хранителями генетического фонда для улучшения пород домашних животных. Вместе с тем многие виды млекопитающих, в частности грызуны, приносят большой вред народному хозяйству, уничтожая и повреждая культурные растения и разные виды сельскохозяйственной продукции. Они являются переносчиками ряда опасных инфекционных заболеваний человека и домашних животных. Хищные млекопитающие (волки) нередко наносят ощутимый ущерб животноводству, нападая на домашний скот.

Чрезмерная эксплуатация многих видов промысловых млекопитающих, преобразование и загрязнение естественных биогеоценозов в ходе хозяйственной деятельности человека явились результатом резкого снижения численности многих видов. Угроза исчезновения с лица планеты нависла над многими десятками видов млекопитающих в нашей стране. Во второе издание Красной книги Беларуси, вышедшее в 1993 г., дополнительно включены 6 видов млекопитающих при общем количестве охраняемых видов, равном 14.

В нашей стране разработана система охраны диких животных, в том числе и млекопитающих. Она включает запрет или регламентацию добычи промысловых зверей, соблюдение сроков и способов охоты, охрану охотничьих угодий и т.д. Растет число заповедников, заказников, способствующих сохранению многих видов млекопитающих. Создается сеть питомников для разведения редких видов зверей.

Раздел 3. АНАТОМИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ГИГИЕНА ЧЕЛОВЕКА

Строение и функции организма человека изучают такие разделы биологии, как анатомия, физиология и гигиена.

Анатомия изучает строение организма человека, его органов и систем. Физиология — наука, изучающая функции целостного организма, т.е. процессы жизнедеятельности организма и составляющих его органов и отдельных частей.

Гигиена рассматривает влияние условий жизни и труда на здоровье человека. Она разрабатывает мероприятия по созданию благоприятных условий быта, труда и отдыха, обеспечивающих сохранение здоровья. Эти науки тесно взаимосвязаны и составляют основу медицины, так как их знание способствует предупреждению и лечению болезней человека. Знание строения человеческого тела и его функций необходимо для создания рациональной системы физических и спортивных упражнений, способствующих формированию гармонически развитой личности.

В современных условиях по мере внедрения в промышленность и быт достижений научно-технического прогресса возрастают неблагоприятные изменения физико-химических свойств окружающей среды. Отходы промышленных предприятий часто содержат химические вещества, оказывающие вредное влияние на организм человека. В мусоре, бытовых отходах имеются загнивающие органические вещества, которые содержат огромное количество микробов, в том числе и болезнетворных. Ухудшение гигиенических условий жизни отрицательно сказывается на здоровье и продолжительности жизни людей. Задача гигиенистов заключается в улучшении санитарного состояния городов и населенных пунктов. Важна также правильная планировка жилых и промышленных районов, чтобы исключить по возможности вредное воздействие на организм производственного шума, вибрации, пыли, электромагнитного поля. Мощным оздоровительным фактором являются зеленые насаждения. Они снижают интенсивность уличного шума, задерживают пыль, создают оптимальный микроклимат.

Глава 12. СТРУКТУРА ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО ТЕЛА

12.1. Общий обзор организма человека

Организм человека — это исторически сложившаяся, целостная, динамическая система, имеющая свое особое строение, развитие и находящаяся в постоянной связи с внешней средой.

Организм построен из отдельных структур — клеток, тканей, органов, систем органов, объединенных в единое целое. Из клеток и неклеточных элементов образуются специальные комплексы — ткани.

Ткани — это группы клеток и межклеточного вещества, объединенные общим строением, функцией и происхождением. Различают четыре основные группы тканей: эпителиальные, соединительные, мышечные и нервную.

Эпителиальные (пограничные) ткани находятся на поверхностях, граничащих с внешней средой, и выстилают изнутри стенки полых органов, кровеносных сосудов и замкнутых полостей тела. Кроме того, через эпителий происходит обмен веществ между организмом и средой. Из эпителия построены все железы.

Основными функциями эпителия являются покровная (пограничная, защитная) и секреторная. В эпителиальных тканях клетки плотно прилегают друг к другу, межклеточного вещества мало, поэтому они защищают организм от проникновения извне микробов, ядов, пыли, предохраняют организм от потери воды. Секреторная функция эпителия заключается в способности клеток железистого эпителия вырабатывать и выделять секреты (слюна, пот, желудочный сок и др.).

В зависимости от формы клеток различают плоский, кубический и цилиндрический эпителий, а от количества их слоев — однослойный, многослойный и многорядный (усложненная разновидность однослойного).

В организме человека существует несколько видов эпителиев — кожный, кишечный, почечный, дыхательный и др. Эпителии служат материалом, из которого возникают видоизмененные структуры, например волосы, ногти, эмаль зубов.

Соединительные ткани (ткани внутренней среды) характеризуются наличием между клетками большого количества межклеточного вещества. Они включают ткани, выполняющие питательную и защитную (кровь, лимфа, рыхлая соединительная ткань), а также опорные (плотная соединительная ткань, сухожилия, связки, хрящи и костная ткань) функции.

Кровь и лимфа — особый вид соединительной ткани, состоящий из жидкого межклеточного вещества — плазмы и взвешенных в ней кровяных клеток. Эти ткани обеспечивают связь между органами и переносят газы и питательные вещества.

Клетки рыхлой и плотной соединительной ткани связаны друг с другом межклеточным веществом, состоящим из волокон. Волокна могут располагаться рыхло (в прослойках между органами) и плотно (образуют связки, сухожи-

лия). Разновидностью соединительной ткани является жировая.

Хрящевая ткань выполняет опорную функцию, межклеточное вещество в ней упругое, содержит эластические волокна. Хрящ образует перегородку носа, ушную раковину, находится в суставах и между позвонками.

Костная ткань также выполняет функцию опоры и играет важную роль в минеральном обмене. Она представляет собой пластинки межкостного вещества, в промежутках между которыми лежат клетки. Костная ткань отличается твердостью и прочностью.

Мышечные ткани состоят из клеток, содержащих тонкие сократительные волокна — миофибриллы. По строению миофибрилл различают поперечнополосатую и гладкую мускулатуру.

Поперечнополосатая мышечная ткань состоит из волокон длиной 10 — 12 см, в цитоплазме содержится много ядер, а миофибриллы имеют поперечную исчерченность благодаря чередованию темных и светлых дисков, по-разному преломляющих свет. Поперечнополосатая мышечная ткань произвольная (подчиняется нашей воле), она образует скелетные мышцы, мышцы языка, глотки, гортани и др.

Гладкая мышечная ткань состоит из веретенообразных клеток длиной 0,1 мм, в цитоплазме которой имеется одно ядро. Из гладкой мышечной ткани построены стенки внутренних органов (желудка, кишечника, мочевого пузыря, кровеносных сосудов, протоков). Это непроизвольная мускулатура (не подчиняется нашей воле), она сокращается ритмично и медленно, меньше, чем поперечнополосатая, подвержена утомлению.

Сердечная мышца, как и скелетная, имеет поперечнополосатое строение, но, подобно гладкой, состоит из мышечных клеток и сокращается непроизвольно.

Нервная ткань образована нервными клетками с отростками и нейроглией. Ее структурно-функциональной единицей является нейрон. Нейрон состоит из тела и отростков. Короткие, ветвящиеся отростки, воспринимающие раздражение и передающие его в тело нейрона, называются дендритами, а длинный (до 1,5 м) неветвящийся, передающий возбуждение от тела нейрона, — нейритом (или аксоном). Отростки клеток, покрытые оболочками, называются нервными волокнами.

По функции нейроны делятся на чувствительные (афферентные), вставочные и двигательные (эфферентные).

Место перехода с одного нейрона на другой называется синапсом. Нейроглия состоит из клеток, которые выполняют опорную и питательную функции, а также отделяют нервные элементы друг от друга.

Из нескольких тканей образуется орган, в котором, как правило, одна из них является основной. Например, преобладающая ткань мышцы — мышечная, железы — эпителиальная, в то же время оба органа заключают в себе нервную, соединительную ткани и сосуды.

Орган — часть тела, имеющая присущую ей определенную форму, строение и функцию. Поскольку для выполнения ряда функций одного органа недостаточно, образуются комплекс или система органов.

Система органов — это совокупность однородных органов, сходных по строению, функциям и развитию. Различают следующие системы органов: опоры и движения (костная и мышечная системы), пищеварения, дыхания, сердечно-сосудистая, половая, органов чувств и др. Все системы органов находятся в тесном взаимодействии и составляют организм.

12.2. Опорно-двигательная система

Эта система человека состоит из пассивного (скелет и его соединения) и активного (мышцы) отделов.

Скелет. Он представляет собой совокупность костей тела, соединенных между собой при помощи соединительной, хрящевой и костной ткани. Скелет человека сохраняет форму тела и выполняет функции опоры, движения, защиты, обмена веществ, кроветворения.

Функция опоры заключается в прикреплении мягких тканей и органов к различным костям скелета, функция защиты — в образовании костями полостей, в которых находятся жизненно важные органы (в черепе — мозг, в грудной клетке — сердце, легкие). Функция движения осуществляется с помощью сочлененных суставами костей и сокращения прикрепленных к ним мышц. Скелет участвует в минеральном обмене и кроветворении, так как в костях содержатся минеральные вещества (кальций, фосфор, железо и др.), а красный костный мозг, находящийся внутри костей, является кроветворным органом.

Скелет человека сходен со скелетом животных, однако имеет и некоторые отличия, обусловленные переходом на-

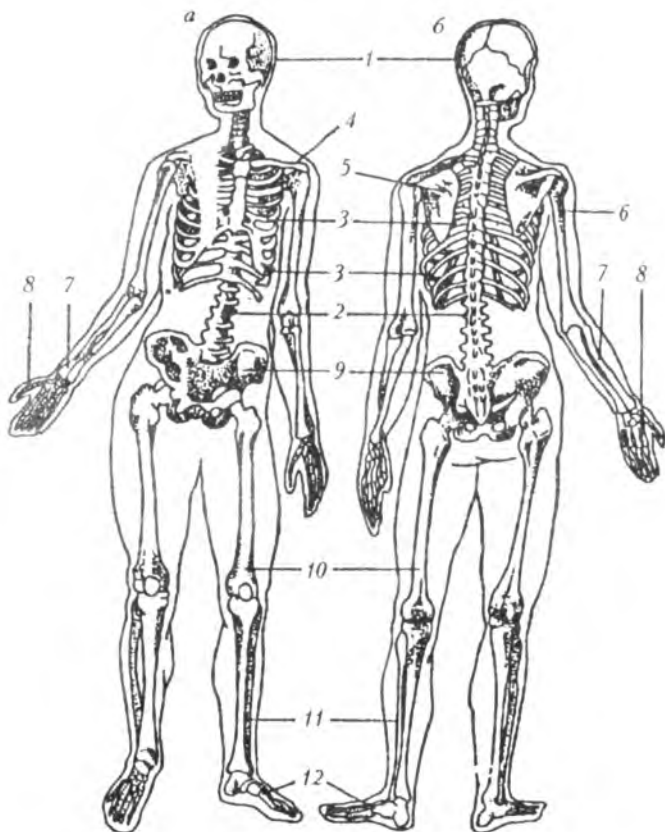


Рис. 12.1. Скелет человека спереди (а) и сзади (б):
 1 — череп; 2 — позвоночник; 3 — грудная клетка; 4 — ключица;
 5 — лопатка; 6 — плечевая кость; 7 — предплечье; 8 — кисть;
 9 — тазовая кость; 10 — бедренная кость; 11 — голень; 12 — стопа

ших предков к вертикальному положению и трудовой деятельности.

В скелете различают следующие отделы: скелет туловища, скелет верхних и нижних конечностей и скелет головы — череп (рис. 12.1).

Скелет туловища включает позвоночный столб и грудную клетку. В позвоночнике выделяют пять отделов: шейный, содержащий 7 позвонков, грудной — 12, поясничный — 5, крестцовый — 5 и копчиковый — 4 — 5.

Позвонок состоит из тела и дуги, от которой отходит 7

отростков: 1 остистый, 2 боковых, 2 верхних и 2 нижних суставных. Между телом и дугой имеется позвоночное отверстие. При наложении позвонков друг на друга эти отверстия образуют позвоночный канал, заключающий в себя спинной мозг. Размеры тел позвонков у человека увеличиваются от шейных к поясничным в связи с большей нагрузкой на нижележащие позвонки. Крестцовые и копчиковые позвонки у взрослого человека сращены в крестцовую и копчиковую кости.

Позвоночный столб человека образует четыре изгиба. В шейном и поясничном отделах позвоночника они обращены выпуклостью вперед, а в грудном и крестцовом отделах — назад. Изгибы позвоночника появляются постепенно в процессе индивидуального развития человека, у новорожденного позвоночник почти прямой. Сначала образуется шейный изгиб (ребенок начинает держать голову прямо), затем грудной (ребенок начинает сидеть). Появление поясничного и крестцового изгибов связано с поддержанием равновесия при вертикальном положении тела (ребенок начинает стоять и ходить). Изгибы появляются только у человекообразных обезьян, но достигают полного развития лишь у человека. Иногда обнаруживают изгибы позвоночника, направленные в сторону. Эти искривления, называемые сколиозом, не свойственны здоровым людям и являются патологическими. Так, у школьников в результате длительного сидения при неправильной кривой посадке может развиться боковое искривление позвоночника — сколиоз. Некоторые профессии, связанные с непривычным искривлением туловища, могут привести к резко выраженному сколиозу.

При помощи межпозвоночных хрящей и связок позвоночник образует гибкий и эластичный столб, обладающий значительной подвижностью, неодинаковой в различных отделах позвоночника. Наиболее подвижными являются шейный и поясничные отделы, наименее подвижным — грудной отдел благодаря его соединению с ребрами. Крестец совершенно неподвижен.

Грудная клетка образована грудиной, 12 парами ребер и грудными позвонками и служитместилищем для важных внутренних органов: сердца, легких, трахеи, пищевода, крупных сосудов и нервов. Она принимает участие в дыхательных движениях благодаря ритмичному поднятию и опусканию ребер.

У человека и млекопитающих грудная клетка состоит из одинаковых костей, но имеет разную форму. У человека

в связи с прямохождением рука освобождается от функции передвижения и становится органом труда, вследствие чего грудная клетка испытывает тягу прикрепляющихся мышц верхних конечностей, внутренности давят не на переднюю стенку, а на нижнюю, образованную диафрагмой. Это приводит к тому, что грудная клетка становится плоской и широкой, так как ее поперечный разрез превосходит переднезадний. У млекопитающих в силу горизонтального положения тела грудная клетка узкая и длинная, сжатая с боков. Форма и величина грудной клетки у человека зависит от степени развития мускулатуры и легких, что в свою очередь связано с его профессией и образом жизни. У людей с хорошо развитой мускулатурой и легкими грудная клетка становится широкой и короткой, при слабом развитии мускулатуры и легких — длинной и узкой.

Скелет верхних конечностей включает плечевой пояс (лопатка и ключица) и свободную верхнюю конечность.

Лопатка представляет собой плоскую треугольную кость, прилегающую к задней поверхности грудной клетки. Ее наружный угол образует суставную впадину для сочленения с плечевой костью.

Ключица имеет изогнутую форму, напоминающую латинскую букву S. Ее функциональное значение заключается в том, что она отставляет плечевой сустав на некоторое расстояние от грудной клетки, обеспечивая большую свободу движения конечности. Поэтому ключица хорошо развита у тех животных, которые обладают разнообразными движениями передних или верхних конечностей (грызуны, рукокрылые, обезьяны и человек). Наоборот, у животных с конечностями, специализированными для передвижения в одной плоскости, ключицы недоразвиты (китообразные, копытные). У человека при переломе ключицы плечевой сустав с помощью мышц прижимается к грудной клетке, вследствие чего движения руки становятся крайне ограниченными, как и у животных, не имеющих ключиц.

К костям свободной верхней конечности относятся плечевая, кости предплечья (лучевая и локтевая) и кисти (кости запястья, пясти и фаланги пальцев).

Скелет нижних конечностей состоит из тазового пояса и свободной нижней конечности. В состав тазового пояса входят две тазовые кости, сочлененные сзади с крестцом. Тазовая кость образована слиянием трех костей: подвздошной, седалищной и лобковой. Сложное строение этой кости обусловлено рядом выполняемых ею функций. Соединяясь

с бедром и крестцом и перенося тяжесть тела на нижние конечности, она выполняет функции опоры, движения и защиты. В связи с вертикальным положением тела человека скелет таза у него шире и массивнее, чем у животных, так как поддерживает лежащие над ним органы.

К костям свободной нижней конечности относятся бедро, голень (большая и малая берцовые кости) и стопа.

Скелет стопы образован костями предплюсны, плюсны и фалангами пальцев. Пальцы стопы, как и пальцы кисти, состоят из трех фаланг, за исключением большого пальца, имеющего две фаланги. Стопа человека отличается от стопы животных сводчатой формой. Свод смягчает толчки, получаемые телом при ходьбе и беге. В стопе слабо развиты пальцы, за исключением большого, так как она утратила хватательную функцию. Предплюсна, наоборот, развита сильно, особенно велика в ней пяточная кость. Прямохождение человека привело к тому, что различие в строении верхних и нижних конечностей стало значительно большим, чем различие в строении передних и задних конечностей у животных. Ноги человека гораздо длиннее рук, а их кости массивнее.

Скелет головы, или *череп*, имеет сложное строение, обусловленное развитием головного мозга, органов чувств, начальных отделов дыхательного и пищеварительного трактов. Череп защищает эти органы и служит им опорой. Через его многочисленные отверстия проходят сосуды и нервы. В черепе различают мозговую и лицевую отделы.

В состав мозгового черепа входят две парные кости (теменная и височная) и четыре непарные (лобная, затылочная, решетчатая и клиновидная). Последние две кости расположены в основании черепа.

Лицевой череп образует шесть парных костей — верхняя челюсть, носовая, скуловая, небная, слезная, нижняя носовая раковина, а также три непарные кости — нижняя челюсть, сошник и подъязычная кость.

Некоторые кости черепа имеют полости, выстланные слизистой оболочкой и наполненные воздухом (верхняя челюсть, лобная, решетчатая и клиновидная). Эти полости, называемые синусами, сообщаются с полостью носа и увеличивают поверхность соприкосновения воздуха со слизистой оболочкой, а также облегчают массу черепа.

Все кости черепа, за исключением нижней челюсти, соединены неподвижно, что обусловлено его защитной функцией.

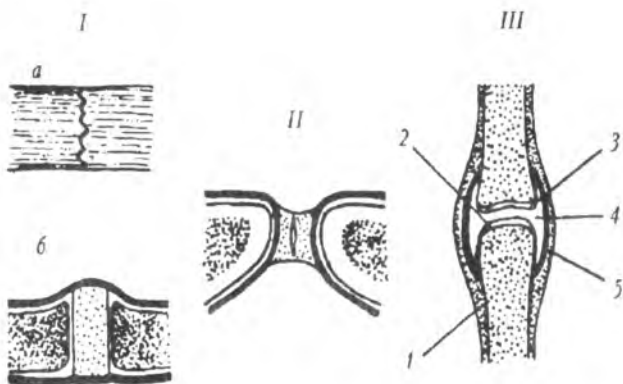


Рис. 12.2. Типы соединения костей:

I — непрерывные соединения (*a* — при помощи соединительной ткани; *б* — при помощи хряща); II — переходная форма между непрерывными и прерывными соединениями — полусустав; III — сустав (*1* — надкостница; *2, 3* — суставные поверхности; *4* — суставная полость; *5* — суставная сумка)

Мозговой череп развивается параллельно с развитием головного мозга и органов чувств. В связи с увеличением объема мозга увеличивается и объем черепной коробки: у человека она составляет около 1500 см^3 (у человекообразных обезьян — $400 - 500 \text{ см}^3$).

В скелете человека существует два основных типа соединения костей: непрерывные и прерывные, или суставы (рис. 12.2).

Непрерывные соединения — неподвижные или малоподвижные; при этом кости могут соединяться друг с другом соединительной или хрящевой тканью. Соединения костей с помощью соединительной ткани представлены различного рода связками (между отростками позвонков), межкостными перепонками (между костями предплечья или голени) и швами (между костями черепа). Соединение костей черепа при помощи швов обеспечивает его защитную функцию. В некоторых костях соединительная ткань или хрящ заменяется костной тканью. Примером могут служить крестцовые позвонки, слившиеся в одну общую кость. Благодаря сращению позвонков крестец человека может нести большие нагрузки, испытываемые им вследствие вертикального положения туловища.

Сустав представляет прерывное, подвижное соединение, или сочленение. Это наиболее распространенная и

вместе с тем сложная форма соединения костей. Каждый сустав имеет три основных элемента: суставные поверхности, суставную сумку и полость. Суставные поверхности сочленяющихся костей покрыты белым блестящим суставным хрящом. Гладкая поверхность суставных хрящей облегчает движение, а их эластичность смягчает толчки и сотрясения, испытываемые суставом. Обычно суставная поверхность у одной кости, образующей сустав, выпуклая и называется головкой, у другой — вогнутая и называется впадиной. Благодаря этому сочленяющиеся кости плотно прилегают друг к другу.

Суставная сумка натянута между сочленяющимися костями и образует герметически замкнутую полость сустава. Суставная сумка состоит из двух слоев. Наружный слой переходит в надкостницу, внутренний выделяет в полость сустава жидкость, которая играет роль смазки, обеспечивая свободное скольжение суставных поверхностей. Суставная сумка в некоторых суставах настолько тонка, что ее роль в соединении костей незначительна. В отличие от нее плотные соединительные тяжи-связки укрепляют сумку и могут располагаться как внутри, так и вне ее.

В суставах происходит движение вокруг поперечной оси (сгибание и разгибание), переднезадней оси (приведение и отведение), вертикальной оси (вращение внутрь и наружу), а также круговое движение, при котором совершается переход с одной оси на другую.

В зависимости от формы и функции различают одно-, двух- и трехосные суставы. К одноосным относятся цилиндрический — верхний лучелоктевой и блоковидный — плечелоктевой, межфаланговые суставы пальцев (движения происходят вокруг одной оси); к двухосным — эллипсоидный — лучезапястный и седловидный — запястно-пястное сочленение первого пальца (движение происходит

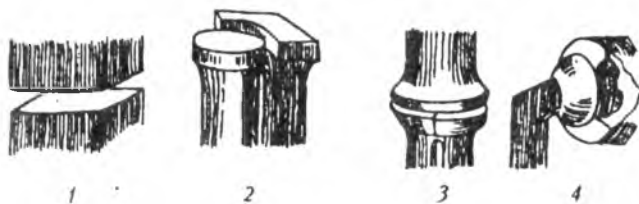


Рис. 12.3. Формы суставов:
1 — плоский; 2 — цилиндрический; 3 — эллиптический;
4 — шаровидный

вокруг двух осей) и к трехосным — плоский — сочленение между позвонками и шаровидный — плечевой (движение происходит вокруг трех осей) (рис. 12.3).

Между непрерывными и прерывными формами соединения костей существует переходная. Она характеризуется наличием небольшой щели, не имеющей строения настоящей суставной полости, вследствие чего такую форму называют полусуставом (соединение лонных костей таза).

Костная ткань относится к группе соединительных тканей. Она состоит из промежуточного, или межклеточного, вещества и находящихся в нем клеток. Промежуточное вещество построено из тонких костных пластинок, расположенных концентрическими кругами вокруг каналов, в которых проходят кровеносные сосуды, питающие кость. Костная ткань образует перекладки, или балки. Из них складывается костное вещество, причем если перекладки плотно прилегают друг к другу, то получается плотное, или компактное, вещество, если рыхло, образуя между собой ячейки наподобие губки, то получается губчатое вещество (рис. 12.4). Компактное вещество находится снаружи и придает прочность кости, а губчатое находится внутри и уменьшает ее массу. Количественное соотношение компактного и губчатого вещества

зависит от формы, функции и расположения костей. Компактное вещество преобладает в тех костях, которые выполняют функцию опоры и движения, губчатое — преимущественно в местах, где при большом объеме движений необходимо сохранять легкость и прочность.

Снаружи кость, за исключением суставных поверхностей, покрыта надкостницей, которая состоит из плотной соединительной ткани и пронизана кровеносными сосудами и нервами. На ее внутренней поверхности лежат костеобразующие клетки, которые, раз-

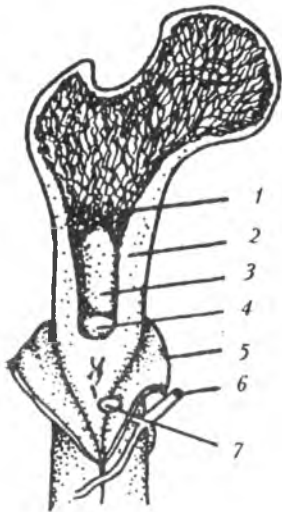


Рис. 12.4. Схема строения губчатой кости:

- 1 — губчатое вещество; 2 — компактное вещество; 3 — костно-мозговая полость;
- 4 — костный мозг; 5 — надкостница;
- 6 — кровеносный сосуд; 7 — питательное отверстие

множаясь делением, обуславливают рост кости в толщину и восстановление при переломах. В молодости, благодаря интенсивной деятельности клеток внутреннего слоя надкостницы, переломленные кости срастаются быстро. У взрослого человека надкостница менее деятельна и переломы срастаются значительно дольше. Очень медленно кости срастаются в старости.

Кость содержит костный мозг, который заполняет ячейки между перекладинами губчатого вещества и полости. Костный мозг бывает двух родов: красный и желтый. У зародышей и новорожденных в костях находится только красный, с возрастом он частично заменяется желтым костным мозгом, который у взрослых заполняет полости трубчатых костей.

Красный костный мозг представляет собой нежную красного цвета массу, в которой находятся клетки, имеющие непосредственное отношение к кроветворению и костеобразованию, а также кровеносные сосуды, питающие внутренние слои кости. Кровяные элементы и кровеносные сосуды и придают ему красный цвет. Желтый костный мозг состоит главным образом из жировых клеток, придающих ему желтый цвет.

Кости состоят из органического вещества оссеина и минеральных солей, основную часть которых составляет фосфорнокислый и углекислый кальций. Оссеин придает кости эластичность, а неорганические вещества — твердость.

Кость взрослого человека содержит две трети неорганических веществ и одну часть оссеина. Такое соотношение придает кости наибольшую крепость и упругость. Чем моложе организм, тем больше в его костях оссеина и тем больше они проявляют свою гибкость. Поэтому у детей всегда существует опасность патологического искривления костей. В старости кости становятся хрупкими, так как в них увеличивается содержание минеральных солей.

По форме кости скелета делятся на трубчатые, губчатые, плоские и смешанные. Трубчатые кости находятся в органах, которые совершают быстрые и активные движения. Среди трубчатых костей различают длинные (плечевая, бедренная) и короткие (фаланги пальцев).

Трубчатые кости состоят из тела (диафиз) и двух концов — головок (эпифизы). Внутри тела трубчатых костей имеется полость, заполненная желтым костным мозгом.

Трубчатое строение обеспечивает нужную для организма крепость костей при затрате на них наименьшего количества материала. В период роста кости между телом и

головкой трубчатых костей расположен хрящ, благодаря которому осуществляется рост кости в длину.

Губчатые кости построены преимущественно из губчатого вещества, покрытого тонким слоем компактного. Среди них выделяют длинные (ребра, грудина) и короткие (запястье, предплюсна) губчатые кости.

Плоские кости ограничивают полости, внутри которых помещаются органы (кости черепа) или служат поверхностями для прикрепления мышц (лопатки). Плоские кости, подобно коротким губчатым, состоят преимущественно из губчатого вещества. Концы длинных трубчатых костей, а также короткие трубчатые и плоские кости полостей не имеют.

К смешанным относятся кости, слагающиеся из нескольких частей, имеющих различное строение и функции (кости основания черепа — височная, клиновидная). Строение костей обусловлено процессом длительного исторического развития, в течение которого организм наших предков изменялся под влиянием окружающей среды и приспособлялся путем естественного отбора к условиям существования. Выступы, гребни, шероховатости на кости — это места прикрепления мышц. Чем сильнее они выражены, тем сильнее были развиты прикрепляющиеся к костям мышцы. Сила и тяга мышц усиливает образование костной ткани в местах соединения сухожилий с костями.

Мышцы. Они являются активной частью опорно-двигательного аппарата, обеспечивающей передвижение тела в целом и его отдельных частей. Благодаря мышцам осуществляются дыхательные движения грудной клетки и диафрагмы, образование звука, движение глаз, различные физиологические отправления (глотание, рвота, мочеиспускание и т. д.). Длительное сокращение мышц обеспечивает позу, т. е. определенное положение тела в пространстве.

Скелетная мышца представляет собой сложный орган, состоящий в основном из поперечнополосатой мышечной ткани, обильно снабженной кровеносными сосудами и нервами. Нервы осуществляют связь мышц с центральной нервной системой, которая регулирует сложные двигательные акты (бег, ходьба) и длительное напряжение (тонус) мышц. Приходящие по нерву импульсы вызывают в мышце возбуждение, внешним проявлением которого является ее сокращение.

Скелетная мышца состоит из пучков мышечных волокон и прослоек соединительной ткани, из которой формируется и ее наружная оболочка. На концах мышцы имеются сухо-

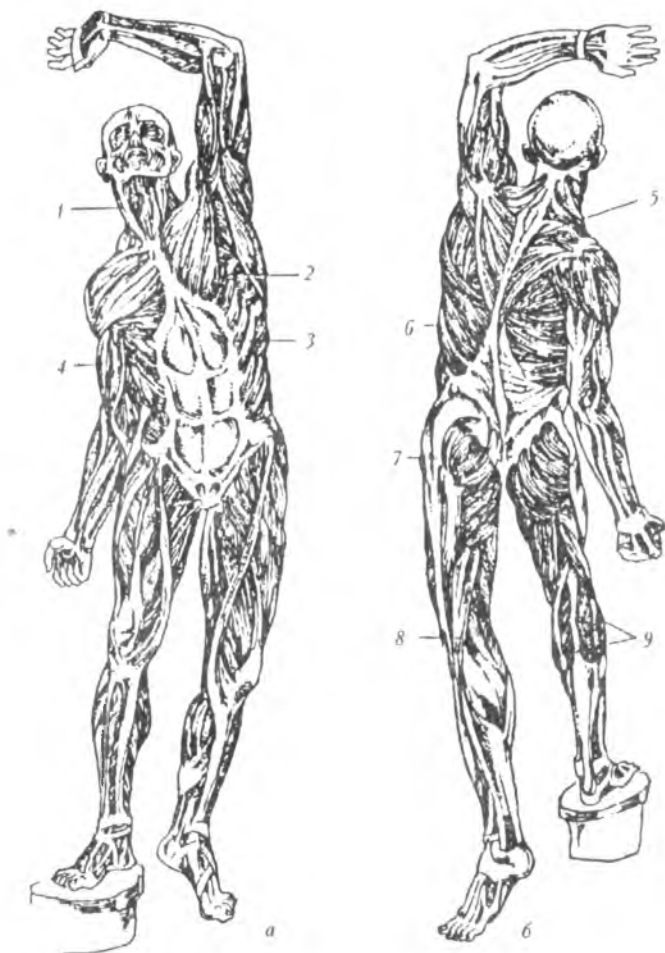


Рис. 12.5. Расположение мышц на теле человека спереди (а) и сзади (б):

- 1 — грудино-ключично-сосцевидная мышца; 2 — передняя зубчатая мышца; 3 — наружная косая мышца живота; 4 — двуглавая мышца плеча; 5 — трапециевидная мышца; 6 — широчайшая мышца спины; 7 — большая ягодичная мышца; 8 — двуглавая мышца бедра; 9 — икроножная мышца

жилия — беловатые тяжи плотной соединительной ткани, сросшиеся с костью. Обычно мышца своими концами прикрепляется к двум разным костям. Сокращаясь, она с помощью сухожилия тянет за собой кость, благодаря чему совершается движение.

Мышцы, расположенные впереди сустава, обычно производят сгибание, позади сустава — разгибание (за исключением коленного и голеностопного суставов). Мышцы, расположенные снаружи от сустава, выполняют функцию отведения, а расположенные вовнутрь — функцию приведения. Часто каждое движение в суставе осуществляется не одной, а группой мышц. Мышцы, выполняющие одинаковые функции, называются синергистами, а противоположные — антагонистами.

Среди мышц туловища различают мышцы груди, спины и живота (рис. 12.5).

Мышцы груди (наружные и внутренние межреберные) принимают участие в акте дыхания. Они расположены между ребрами. В связи с различным расположением мышечных волокон наружные межреберные мышцы поднимают ребра, способствуя акту вдоха, а внутренние опускают их, способствуя акту выдоха.

К мышцам груди относится и диафрагма, расположенная в виде купола на границе грудной и брюшной полостей (грудобрюшная преграда). При сокращении она опускается, в результате чего объем грудной клетки увеличивается, легкие расширяются и происходит вдох. При расслаблении диафрагма занимает прежнее положение (поднимается), объем грудной клетки уменьшается и наступает выдох.

Большая и малая грудные мышцы осуществляют движение верхней конечности.

Мышцы спины образуют несколько слоев. Поверхностные мышцы осуществляют движение верхних конечностей и отчасти головы и шеи. Глубокие мышцы разгибают позвоночник и способствуют сохранению вертикального положения тела.

Мышцы живота участвуют в образовании стенок брюшной полости. При их сокращении происходит наклон туловища вперед и в стороны.

Мышцы головы делятся на две группы: жевательные и мимические. Жевательные мышцы прикрепляются к нижней челюсти и осуществляют ее движения в стороны, вверх и вниз. Мимические мышцы прикрепляются одним концом к костям черепа, а другим — к коже. При сокращении этих

мышц смещаются участки кожи и изменяется мимика. Наиболее крупными мимическими мышцами являются лобная, щечная, круговая мышца рта, круговая мышца глаза, мышца гордецов, мышца смеха и др.

Мышцы шеи приводят в движение голову и шею. Самая крупная из них грудино-ключично-сосцевидная. Она начинается двумя ножками: одной — на груди, другой — на ключице, а прикрепляется к сосцевидному отростку височной кости. Мышцу можно легко прощупать на шее, если повернуть голову в сторону. Одновременное сокращение обеих мышц вызывает запрокидывание головы назад.

Мышцы верхних конечностей подразделяются на мышцы плечевого пояса и свободных верхних конечностей. Самая сильная мышца плечевого пояса — дельтовидная. Она легко прощупывается на боковой поверхности плеча. При сокращении дельтовидная мышца поднимает руку до горизонтального положения. Плечо и предплечье приводят в движение двуглавая и трехглавая мышцы. Двуглавая сгибает плечо и предплечье в плечевом и локтевом суставах, трехглавая разгибает в этих же суставах. Мышцы предплечья, приводящие в движение кисть и пальцы, многочисленны. На передней поверхности предплечья лежат сгибатели кисти и пальцев, на задней — разгибатели. Особенно развита мускулатура большого пальца, поэтому он и наиболее подвижен.

Мышцы нижних конечностей разделяются на мышцы тазового пояса и свободных нижних конечностей. К мышцам таза относятся подвздошно-поясничная и три ягодичные (большая, средняя и малая). Они обуславливают сгибание и разгибание в тазобедренном суставе. Кроме того, эти мышцы обеспечивают сохранение телом вертикального положения, поэтому они у человека развиты гораздо сильнее, чем у животных. К мышцам, приводящим в движение бедро и голень, относятся четырехглавая и двуглавая.

Мышцы, приводящие в движение стопу и пальцы, расположены на голени. Самая крупная из них трехглавая мышца голени, включающая две головки икроножной и одну головку камбаловидной мышц. Эта мышца сильно развита у человека, так как у него вся тяжесть тела приходится на нижние конечности. Она также принимает участие в поддержании тела в вертикальном положении.

Любые мышечные движения в организме носят рефлекторный характер, потому что они всегда являются реакци-

ями на раздражение рецепторов, происходящими при участии нервной системы.

Одни мышечные рефлексy могут начинаться с раздражения зрительных, слуховых и осязательных рецепторов. Укол пальца, например, вызывает отдергивание руки. Колющий предмет раздражает рецепторы кожи. Возбуждение, возникшее в них, передается по центростремительным нервам в мозг, а оттуда по центробежным — в мышцы, которые, сокращаясь, вызывают движение руки.

Другие мышечные рефлексy происходят в ответ на раздражение рецепторов, расположенных в самих мышцах и сухожилиях (мышечно-суставные рецепторы). Так, удар по сухожилию четырехглавой мышцы раздражает находящиеся в ней рецепторы. Возникшее в них возбуждение передается по нервам через спинной мозг в мышцы, сокращение которых приводит к разгибанию ноги в коленном суставе. Рецепторы мышц и сухожилий играют особенно важную роль в осуществлении таких сложных цепных рефлексов, как ходьба, бег, прыжки.

Мышечная ткань обладает свойством возбудимости, т. е. способностью отвечать на раздражения. В организме раздражителем мышц служат нервные импульсы, идущие к ним от центральной нервной системы. Внешнее проявление деятельности мышц — сократимость, т. е. способность укорачиваться и утолщаться или напрягаться без изменения длины. При сокращении мышцы могут производить работу по передвижению или удерживанию груза. На сокращение мышц затрачивается энергия, которая освобождается при распаде органических веществ, входящих в состав мышцы. Основным источником энергии мышц является АТФ.

При поглощении веществ и их окислении мышца обогащается энергией, которая идет на работу, совершаемую организмом, а также выделяется в виде тепла (нагревание тела при физической работе).

Питательные вещества и кислород поступают к мышцам из пищеварительной и дыхательной систем с током крови, и с ним же уносятся к почкам и легким продукты обмена, выделяемые клетками мышечной ткани.

Работа мышц зависит от нагрузки мышцы и ритма ее сокращения. Увеличение груза повышает производимую работу, но до известного предела, после которого она уменьшается. Наиболее производительной оказывается работа, совершаемая при средней нагрузке и среднем ритме сокращений. При частых или редких сокращениях, а также при слишком

большой или малой нагрузке механическая работа мышц снижается. Законы темпа и нагрузки мышц были установлены И.М.Сеченовым. Средние величины нагрузки и ритма у разных людей неодинаковы: наиболее высоки они у лиц, занимающихся физическим трудом, и спортсменов.

Работа мышцы зависит также от силы мышцы, которая определяется площадью ее поперечного сечения, длины мышцы, а также интенсивности происходящих в ней биохимических процессов. Длительная непрерывная работа мышцы вызывает постепенное снижение ее работоспособности, т.е. утомление. Понижение работоспособности мышц может быть обусловлено нервными и химическими факторами. Первоначально утомление возникает в нервных центрах, влияющих на работу мышц. Известно, что различные эмоциональные и психические воздействия (музыка, пение, радостная весть) могут повысить работоспособность. Наоборот, угнетенное состояние, отсутствие интереса к работе способствуют быстрому утомлению.

Роль химических факторов заключается в накоплении в мышце недоокисленных продуктов распада вследствие недостаточного поступления кислорода, а также в истощении запасов сложных органических веществ, служащих источником энергии для мышечного сокращения. Если мышца на некоторое время прекращает работу и находится в состоянии покоя, то кровь выносит из нее продукты обмена и доставляет ей питательные вещества. Утомление проходит, и мышца вновь приобретает способность сокращаться и производить работу. Следовательно, отдых необходим для сохранения работоспособности мышц.

При всякой физической работе лучше отдыхать часто и кратковременно, чем редко и длительно. Для отдыха большое значение имеет переключение с одного вида деятельности на другой, поскольку длительное и однообразное возбуждение клеток мозга снижает их работоспособность.

Восстановление работоспособности утомленной группы мышц происходит быстрее, если производится интенсивная работа другой мышечной группы. Активный отдых всегда полезнее и эффективнее пассивного.

Физические упражнения и постоянные тренировки способствуют правильному формированию скелета, улучшают кровоснабжение и обмен веществ мышц, повышают силу их сокращения, выносливость и работоспособность организма. Систематическая тренировка способствует развитию костей, особенно в местах прикрепления крупных мышц, сти-

мулирует работу дыхательной и сердечно-сосудистой систем, повышает жизнедеятельность организма. Физические упражнения способствуют выработке правильной осанки, предупреждают развитие искривлений позвоночника и возникновение плоскостопия.

12.3. Кровь

Внутренняя среда организма представлена комплексом жидкостей (кровь, тканевая жидкость, лимфа), которые омывают клеточные элементы и принимают участие в их питании и обмене между органами и тканями. Понятие о внутренней среде организма было предложено французским физиологом К. Бернарром. Эта среда обеспечивает нормальные условия для жизнедеятельности клеток и тканей благодаря постоянству ее состава и физико-химических свойств. Возникшее и закрепившееся в процессе эволюционного развития состояние внутренней устойчивости организма (гомеостаз) позволяет ему приспосабливаться к разнообразным условиям окружающей среды.

Состав и функции крови. Кровь является основной частью внутренней среды. Она доставляет клеткам кислород, питательные вещества, витамины, из клеток уносит углекислый газ и конечные продукты обмена веществ, обеспечивает жидкостную (гуморальную) связь между всеми органами, регулирует распределение тепла и защищает организм от инфекций.

У взрослого человека объем крови достигает 6 – 8 % общей массы тела, что составляет примерно 4 – 6 л. В кровеносных сосудах циркулирует обычно одна часть крови, другая (до 50 %) находится в депо крови (селезенка, печень, кожа, легкие). Запасы крови используются организмом при кровопотерях, работе мышц и др.

Кровь состоит из жидкой части – плазмы и клеток различных типов – форменных элементов (рис. 12.6).

Плазма крови представляет собой желтоватую полупрозрачную жидкость, 90 – 91 % которой составляет вода, остальные 9 – 10 % – минеральные и органические вещества. Важными компонентами плазмы являются катионы натрия, калия, кальция, магния, железа и анионы хлора, серы, фосфора. Растворенные в плазме неорганические вещества создают определенное осмотическое давление крови, играющее важную роль в обмене воды между тканями

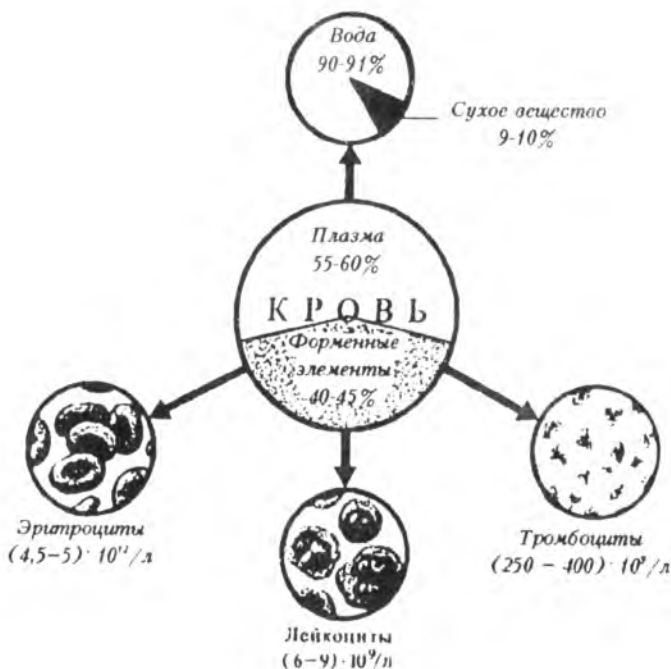


Рис. 12.6. Состав крови

и кровью. Искусственно приготовленные растворы различных веществ, осмотическое давление которых такое же, как и у плазмы, называются изотоническими, растворы с большим осмотическим давлением — гипертоническими, а с малым — гипотоническими. Изотонические растворы часто используются в физиологических опытах и клинической практике. Так, при кровопотерях в кровеносное русло вводится изотонический (0,85 %) раствор натрия хлорида, на изотонических растворах готовятся лекарства для введения в вену.

Концентрация различных солей в плазме относительно постоянная и соответствует их содержанию в клетках и тканях. Это имеет большое значение для сохранения нормальных условий жизнедеятельности всех органов и тканей, в том числе и клеточных элементов крови. Даже незначительные изменения (снижение или увеличение) солевого состава могут

приводить к перераспределению воды между клетками и окружающей их плазмой. Если среда становится гипотонической, то вода входит в клетки и увеличивает их объем вплоть до разрыва клеточной мембраны. В гипертонической среде клетки теряют воду и сморщиваются. В обоих случаях нарушается жизнедеятельность клеток.

Помимо неорганических в плазме содержатся органические вещества: альбумины, глобулины, фибриноген и др. Альбумины и глобулины — это крупные белковые молекулы, не способные проходить через стенку капилляров. Благодаря этому между плазмой и межклеточной жидкостью создается градиент концентрации белков, что препятствует избыточному поступлению воды в межклеточное пространство и является одним из механизмов, регулирующих распределение воды между кровью и тканями. Белки плазмы поддерживают кислотно-щелочное равновесие крови.

Содержащийся в плазме белок фибриноген участвует в процессах свертывания крови, а глобулины — в обезвреживании болезнетворных микробов.

Форменные элементы крови — это эритроциты (красные кровяные клетки), лейкоциты (белые кровяные клетки), тромбоциты (кровяные пластинки). Все они образуются в кроветворных органах — красном костном мозге, печени, селезенке и лимфатических узлах. На долю форменных элементов приходится около 45 % общего объема крови, а остальные 55 % составляет плазма.

Самыми многочисленными клеточными элементами крови являются эритроциты. Это безъядерные клетки диаметром 7 — 8 мкм. В 1 мкл крови содержится в среднем 4,5 — 5,5 млн эритроцитов. Эритроциты человека имеют форму двояковогнутых дисков (см. рис. 12.6). Такая форма способствует увеличению диффузной поверхности клетки. Общая площадь поверхности эритроцитов взрослого человека достигает 38 000 м². Основная роль эритроцитов — транспорт дыхательных газов (O₂ и CO₂) — обусловлена наличием в них гемоглобина. Гемоглобин состоит из белка глобина и пигмента гема, придающего ему и всей крови красный цвет. Гем содержит атом железа, способный присоединять и отдавать молекулу кислорода. При прохождении крови по легочным капиллярам железо гемоглобина соединяется с кислородом и превращается в оксигемоглобин. Именно это вещество окрашивает артериальную кровь, насыщенную кислородом, в ярко-красный цвет. В капиллярах тканей кислород отщепляется от оксигемоглобина и используется клетками. Осво-

божденный гемоглобин присоединяет накопившуюся в тканях углекислоту, в результате чего возникает другое соединение гемоглобина — карбогемоглобин. Оттекающая из органов и тканей венозная кровь, содержащая углекислый газ, имеет темно-красный цвет. В легких карбогемоглобин отдает углекислоту, а гемоглобин вновь соединяется с кислородом. Гемоглобин легко вступает в соединение с углекислым газом и утрачивает способность связывать кислород. Если транспорт дыхательных газов гемоглобином прекращается, организм погибает уже через несколько минут. В крови здорового человека содержится 130 — 160 г/л гемоглобина, а 1 г его способен связать 1,3 мл кислорода.

Эритроциты непрерывно образуются в красном костном мозге. На протяжении 100 — 120 дней они циркулируют в крови, а затем разрушаются в печени и селезенке. Образование эритроцитов зависит от достаточного поступления в организм железа, белков, витаминов, необходимых для синтеза гемоглобина. Количество эритроцитов в крови может как увеличиваться, например при недостатке кислорода во время пребывания на больших высотах, работе мышц, так и уменьшаться, в частности при нарушении их образования в кроветворных органах, больших кровопотерях, отравлении некоторыми ядами и т. д.

Разновидностью форменных элементов крови являются лейкоциты — бесцветные, разнообразные по строению клетки. Они крупнее эритроцитов (диаметр варьирует от 7,5 до 20 мкм) и содержат ядра. В отличие от эритроцитов число лейкоцитов непостоянно и зависит от функционального состояния организма. У здорового человека в 1 мкл крови содержится от 4 до 10 тыс. лейкоцитов. При ряде заболеваний, интенсивной физической работе, а также после приема пищи их содержание резко возрастает. Такое повышенное содержание лейкоцитов называется лейкоцитозом. Снижение общего количества лейкоцитов называется лейкопенией, отмечается при угнетении функций костного мозга.

По строению, функциям и месту образования различают несколько видов лейкоцитов — базофилы, эозинофилы, нейтрофилы, лимфоциты и моноциты.

Все лейкоциты способны активно передвигаться подобно одноклеточному организму — амebe. При наличии определенных химических раздражителей — продуктов распада микроорганизмов или собственных клеток организма — лейкоциты проникают через стенки кровеносных

капилляров в межклеточные пространства, к местам повреждения и внедрения инфекции.

Основная функция лейкоцитов защитная. Они способны поглощать токсины, чужеродные тела и переваривать их с помощью специальных ферментов. Один лейкоцит может поглотить до 20 — 30 бактерий, но при этом часто погибает и сам. Примером тому может служить образующийся при воспалительной реакции гной, который состоит главным образом из лейкоцитов и их остатков. Некоторые лейкоциты (лимфоциты) способны синтезировать и выделять в плазму крови защитные вещества — антитела, обладающие антибактериальным и антитоксическим действием.

Лейкоциты образуются в красном костном мозге, селезенке, лимфатических узлах, вилочковой железе (тимусе), миндалинах и др. Часть лейкоцитов находится за пределами кровеносных сосудов, в межклеточных пространствах, а часть — в костном мозге. Кровь переносит их от мест образования к тем тканям, где они необходимы. Продолжительность жизни лейкоцитов колеблется от нескольких часов до 3 — 5 дней.

Тромбоциты (красные пластинки) — это плоские безъядерные клетки неправильной округлой формы диаметром 0,5 — 0,75 мкм. Их количество в 1 мкл крови здорового человека составляет 150 — 300 тыс. Тромбоциты образуются в костном мозге, циркулируют в крови в течение 5 — 10 дней, а затем разрушаются в печени, легких и селезенке. Они участвуют в процессах свертывания крови, остановке кровотечений и реакциях защитной системы организма.

Поскольку кровь протекает по системе замкнутых сосудов и нигде не соприкасается с клетками тканей, роль непосредственной питательной среды клеточных элементов выполняет окружающая их тканевая жидкость.

Тканевая жидкость бесцветна, прозрачна и образуется из жидкой части крови, поступающей в межклеточные пространства через клетки капилляров и из продуктов обмена тканевых клеток. Обмен между кровью и тканевой жидкостью осуществляется посредством процессов диффузии, фильтрации и реабсорбции. Тканевая жидкость состоит из воды, неорганических и органических веществ. В отличие от плазмы она имеет более низкое содержание белков. Объем тканевой жидкости у взрослого человека составляет примерно 20 л. Из тканевой жидкости в клетки поступают питательные вещества, кислород, и, наоборот, из клеток в тканевую жидкость выделяются конечные продукты обмена. Большая часть тканевой жидкости возвра-

щается обратно в кровеносные капилляры. Часть ее (около 10 %) проникает в замкнутые лимфатические капилляры межклеточных пространств и образует лимфу.

Лимфа — полупрозрачная жидкость желтовато-соломенного цвета, образующаяся из тканевой жидкости. По своему составу она близка к плазме крови, однако белков в ней меньше. Лимфа содержит много лейкоцитов, которые попадают в нее из межклеточных пространств и лимфатических узлов, расположенных по ходу лимфатических сосудов. Лимфа, оттекающая от разных органов, имеет различный состав. По лимфатическим сосудам она поступает в кровеносную систему (около 2 л в сутки).

Лимфатические узлы выполняют защитную функцию, извлекая из лимфы чужеродные частицы, бактерии и их токсины. На пути от тканей в кровеносное русло лимфа проходит несколько таких фильтров и в кровь поступает очищенной.

Одной из особенностей крови является ее способность к свертыванию и образованию сгустка (тромба) в местах повреждения сосуда. Это защитная реакция организма, предохраняющая его от чрезмерной потери крови в результате нарушения целостности кровеносных сосудов. Излившаяся из сосудов кровь свертывается в течение 3 — 4 мин. При понижении свертывающей способности крови даже незначительное ранение может вызвать смертельное кровотечение, при повышении — может развиваться такое тяжелое заболевание, как закупорка кровеносных сосудов (тромбоз).

Свертывание крови — сложный ферментативный процесс, в котором участвуют факторы, выделяемые из поврежденных тромбоцитов, и вещества, содержащиеся в плазме. Протекает оно в несколько этапов и носит характер цепной реакции (рис. 12.7). Сущность этого процесса заключается в превращении растворенного в плазме фибриногена в нерастворимый фибрин волокнистой структуры. Очень тонкие нити фибрина переплетаются между собой, образуя сеть, составляющую основу кровяного сгустка. Петли этой сети заполняются форменными элементами крови. В результате образуется эластичная пробка, закрывающая поврежденный сосуд. Через некоторое время сгусток фибрина уплотняется, а из него выдавливается прозрачная желтоватая жидкость — сыворотка крови (плазма, не содержащая фибриноген). Переход фибриногена в фибрин осуществляется при участии фермента тромбина. Последний образуется из содержащегося в плазме протромбина под влиянием ряда факторов свертывания, ос-

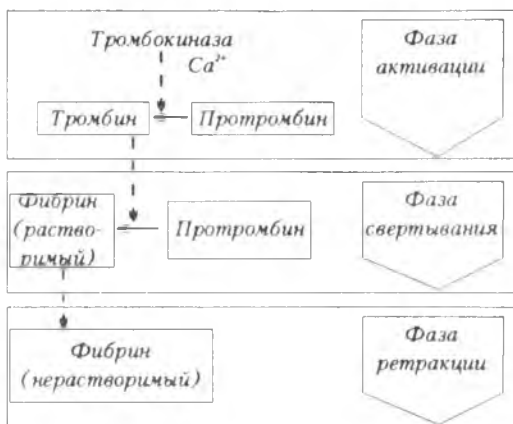


Рис. 12.7. Схема свертывания крови

вобождающихся при разрушении тромбоцитов и в присутствии ионов кальция. В настоящее время известно 13 факторов, принимающих участие в процессе свертывания крови. Отсутствие любого из них приводит к резкому замедлению свертывания крови и повышенной кровоточивости. К числу заболеваний, характеризующихся повышенной кровоточивостью, относится гемофилия (наследственное заболевание).

В нормальных условиях кровь в сосудах не свертывается благодаря наличию в плазме другой группы факторов (плазмин и др.), составляющих противосвертывающую систему крови.

Учение И.И.Мечникова о защитных свойствах крови. Иммуитет. Начало изучению защитной функции крови было положено исследованиями выдающегося русского ученого И.И.Мечникова. Им впервые была установлена способность клеток крови — лейкоцитов поглощать чужеродные частицы и переваривать их. Это явление было названо фагоцитозом, а соответствующие лейкоциты — фагоцитами (пожирающие клетки). Защитная система крови включает не только лейкоциты, но и вырабатываемые ими специальные вещества — антитела. Антитела образуются в организме как следствие реакции на внедрение в него чужеродных тел, называемых антигенами. Последними могут быть бактерии, вирусы, белки и др. При наличии в организме антител и повторном попадании в него соответ-

ствующих антигенов последние теряют свои болезнетворные свойства. Образующиеся в организме антитела строго специфичны, т.е. взаимодействуют только с теми антигенами, которые стимулировали их образование. Антитела сохраняются в крови в течение длительного времени. Благодаря им человек становится невосприимчив к многим инфекционным заболеваниям.

Способ защиты организма от микробов, паразитов и генетически чужеродных клеток и веществ, обладающих антигенными свойствами, называется иммунитетом. Все позвоночные защищаются от чужеродных тел, попадающих в организм, двумя основными способами. Первый — клеточный иммунитет, который обеспечивается прямым контактом лейкоцитов с чужеродными элементами, другой — гуморальный, основой которого является синтез специфических антител. Такие способы защиты, присущие организму от рождения, называются *естественным врожденным иммунитетом*. Примером врожденного иммунитета является невосприимчивость людей к чуме собак. В тех случаях, когда невосприимчивость к болезни возникает после перенесенного заболевания (например, корь), говорят об *естественном приобретенном иммунитете*.

В некоторых случаях аналогичное состояние (иммунитет) можно создать искусственно — путем проведения предохранительных прививок или применения лечебных сывороток. Для предохранительных прививок используются вакцины — ослабленные или убитые возбудители инфекционных заболеваний или продукты их жизнедеятельности. В ответ на их введение в организме образуются антитела, как и после перенесенных заболеваний, и человек становится невосприимчивым к определенному заболеванию. Такой искусственный иммунитет называется *активным*. С помощью вакцинаций удастся не только предохранить от заболевания, но и ликвидировать на земном шаре тяжелые болезни, например натуральную оспу. Основоположником метода вакцинации является английский врач Э.Дженнер, который для предупреждения заболевания людей оспой в их организм вводил жидкое содержимое пузырьков, образовавшихся на коже коров, больных оспой.

Возможно создание и так называемого *пассивного* искусственного иммунитета. Для этого в организм человека вводятся специальные сыворотки. Такие сыворотки получают

из крови переболевших людей или животных. В них содержатся готовые антитела против того или иного возбудителя заболевания. Введение их больному останавливает развитие болезни и способствует быстрейшему выздоровлению. К сожалению, пассивный искусственный иммунитет сохраняется всего несколько месяцев.

Наука, изучающая механизмы проявления и способы управления иммунитетом, получила название иммунологии. Основоположником ее является французский ученый Л. Пастер. Результатом работы Пастера явилось получение вакцин против таких страшных заболеваний, как бешенство и сибирская язва. Разработка и создание новых вакцин продолжают и в настоящее время. Усовершенствованы вакцины против оспы, сибирской язвы и бешенства, созданы вакцины против желтой лихорадки, чумы, туберкулеза, туляремии, полиомиелита, бруцеллеза и других заболеваний.

Внедрение в медицинскую практику лечебных сывороток связывают с именем А. Беринга, впервые получившего сыворотку против дифтерийного токсина. Затем были созданы противостолбнячная, противогангренозная и другие сыворотки.

Группы крови. Значение переливания крови. Основоположниками учения о группах крови были К. Ландштейнер и Я. Янский. Ими было установлено, что у людей имеются четыре группы крови, которые различаются наличием или отсутствием в крови человека специфических белковых веществ или факторов. В эритроцитах человека содержатся белковые вещества — агглютиногены, которые обозначаются буквами А и В, а в сыворотке — агглютинины и обозначаются буквами α и β . Агглютиноген А (антиген) и агглютинин α (антитело) называются одноименными и не могут содержаться в крови одного человека, так как при их соприкосновении происходит агглютинация — склеивание, разрушение эритроцитов. В этом случае говорят о несовместимости крови. Таким же образом ведут себя агглютиноген В и агглютинин β . По наличию данных факторов можно выделить следующие группы крови (табл. 12.1).

Частота встречаемости определенных групп крови следующая: I группа — 30 — 40 %, II — 30 — 40, III — 10 — 20 и IV — 5 — 7 %. Группа крови передается по наследству и на протяжении жизни не меняется. Для определения групповой принадлежности исследуемую кровь смешивают со стандартными сыворотками, содержащими те или иные агглютинирующие факторы.

Таблица 12.1. Взаимодействия, определяемые группами крови человека.

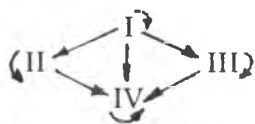
	О a+b	А b	В a	АВ о
О a+b	—	—	—	—
А b	+	—	+	—
В a	+	+	—	—
АВ о	+	+	+	—

Клеточные агглютиногены обозначены прописными буквами, а агглютинины — строчными. Минус означает нет агглютинации, плюс — агглютинация.

С открытием групп крови, методов их определения и способов ее сохранения (консервация) появилась научно обоснованная возможность переливания крови одного человека (донор) другому (реципиент). Однако следует помнить о недопустимости ошибок при определении групп крови, ибо переливание несовместимой крови вызывает тяжелое патологическое состояние, которое может закончиться гибелью организма.

Переливание крови широко используется в медицинской практике как один из эффективных методов лечения. Оно позволяет спасти жизнь человека при больших кровопотерях, тяжелых травмах, проводить хирургические операции на сердце, легких, желудке и других органах.

Группы крови, которые можно переливать от одного человека другому, показаны на схеме



Кровь первой группы можно переливать любому человеку, так как эритроциты не содержат агглютиногенов и, следовательно, не будут склеиваться. Носителей этой группы крови называют универсальными донорами. Лицам с IV группой крови можно переливать кровь всех четырех групп. Это универсальные реципиенты. Однако переливание крови по приведенной схеме можно производить только в ограниченных количествах. При массивных переливани-

ях во избежание возможных осложнений следует переливать кровь одной группы.

Выделены и другие факторы крови (Rh, A₁, A₂, M, N, и др.), в частности резус-фактор (Rh), который обнаруживается в эритроцитах у 85 % людей. Кровь, содержащая данный фактор, называется резус-положительной, а кровь, в которой он отсутствует, — резус-отрицательной. Наличие резус-фактора в крови не зависит от пола, возраста, не связано с групповой принадлежностью крови. Если эритроциты, содержащие резус-фактор, вводятся человеку с резус-отрицательной кровью, у него вырабатываются и накапливаются в сыворотке крови резус-антитела. Это означает, что при последующих повторных переливаниях резус-положительной крови может произойти агглютинация.

12.4. Кровообращение

Кровообращение — это непрерывное движение крови по замкнутой системе сосудов. Сердце и сосуды составляют систему кровообращения. Она обеспечивает доставку питательных веществ и газов всем тканям и выведение из них конечных продуктов обмена. Циркуляция крови по сосудам осуществляется ритмическими сокращениями сердца, которое является центральным органом кровообращения. Кровеносные сосуды разделяются на артерии, вены и капилляры.

Артерии — сосуды, несущие кровь от сердца к органам. В артериях кровь движется под большим давлением, поэтому они имеют плотную и упругую стенку. В артериях различают три оболочки: внутреннюю — эндотелиальную, покрытую тонким слоем эпителиальных клеток, среднюю — состоящую из эластичных волокон и клеток гладкой мышечной ткани, и наружную — соединительнотканную. Артерии расположены глубоко под мышечным слоем, т. е. они надежно защищены от повреждений. По мере удаления от сердца артерии ветвятся на более мелкие сосуды, а затем — на капилляры.

Капилляры — мельчайшие кровеносные сосуды. Их стенки состоят из одного слоя гладких эндотелиальных клеток и лишены соединительнотканной и мышечной оболочек. Через стенки капилляров из крови в ткани поступают питательные вещества и кислород, а в кровь выделяются

углекислый газ и продукты обмена веществ. Ток крови в капиллярах замедлен. Перемещаясь по капиллярам, артериальная кровь переходит в венозную и собирается в вены.

Вены — сосуды, несущие кровь от органов и тканей к сердцу. Кровь в венах течет под небольшим давлением, поэтому их стенки тоньше и мягче, так как в них меньше, чем в артериях, мышечной и эластической ткани. Благодаря этому вены спадаются, просвет же артерий на поперечном разрезе зияет. Вены легко сжимаются соседними мышцами, что облегчает продвижение крови к сердцу. В отличие от артерий внутри вен имеются полулунные клапаны, особенно развитые в венах нижней половины туловища. Клапаны открываются в сторону сердца по

току крови и поэтому не препятствуют ее продвижению в данном направлении, но удерживают от возвращения обратно.

Система кровообращения включает два круга — большой и малый. *Большой круг кровообращения* начинается от левого желудочка и заканчивается правым предсердием (рис. 12.8). Из левого желудочка кровь поступает в самый крупный артериальный сосуд — аорту. От аорты отходят многочисленные артерии, которые в органах делятся на более

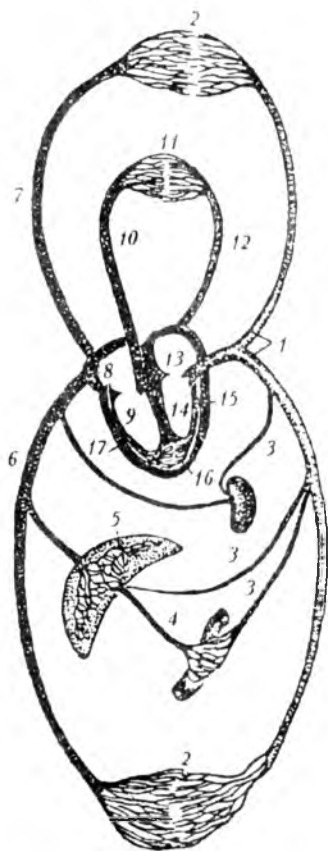


Рис. 12.8. Большой и малый круги кровообращения:
 1 — аорта; 2 — капиллярная сеть тела; 3 — артерии органов полости живота; 4 — воротная вена; 5 — печень; 6 — нижняя полая вена; 7 — верхняя полая вена; 8 — правое предсердие; 9 — правый желудочек; 10 — легочный ствол; 11 — капиллярная сеть легких; 12 — легочные вены; 13 — левое предсердие; 14 — левый желудочек; 15 — артерии сердца; 16 — капилляры сердца; 17 — вены сердца

мелкие сосуды и образуют сеть капилляров. Из капилляров кровь собирается в небольшие вены, которые, сливаясь, образуют вены большего калибра. Две самые крупные вены, называемые верхней и нижней полыми венами, несут кровь в правое предсердие.

Через капилляры большого круга кровообращения клетки тела получают кислород и питательные вещества, а также уносят углекислый газ и другие продукты распада. Во всех артериях этого круга течет артериальная кровь, а в его венах — венозная.

Из правого предсердия венозная кровь поступает в правый желудочек, от которого начинается *малый круг кровообращения*, заканчивающийся левым предсердием. Из правого желудочка сердца венозная кровь поступает в легочный ствол, который вскоре делится на две артерии, несущие кровь к правому и левому легким. В легких артерии разветвляются на капилляры, где происходит обмен газов: кровь отдает углекислый газ и насыщается кислородом, поступая по легочным венам в левое предсердие. Следовательно, в артериях малого круга кровообращения течет венозная кровь, а в его венах — артериальная.

Движение крови по замкнутой системе сосудов, т.е. кругам кровообращения, было открыто в XVII в. английским ученым У. Гарвеем.

Сердце представляет собой полый мышечный орган, по форме напоминающий конус (рис. 12.9). Его расширенная часть — основание — обращена вверх и вправо, а более узкая — верхушка — вниз и влево. Сердце расположено в грудной полости несимметрично: две трети его находится влево от срединной линии тела, а одна треть — вправо. Масса сердца взрослого человека равна в среднем 300 г. Сплошной перегородкой сердце делится на две несообщающиеся половины — правую и левую. Каждая половина сердца состоит из предсердия и желудочка, сообщающихся между собой предсердно-желудочковым отверстием. Отверстие снабжено створчатыми клапанами, которые пропускают кровь из предсердия в желудочек. В правой половине сердца клапан трехстворчатый, в левой — двустворчатый. К свободным краям створок, обращенным в желудочек, прикрепляются тонкие сухожильные нити. Другим своим концом они при помощи сосочковых мышц соединяются со стенками желудочка. При сокращении желудочка кровь давит на

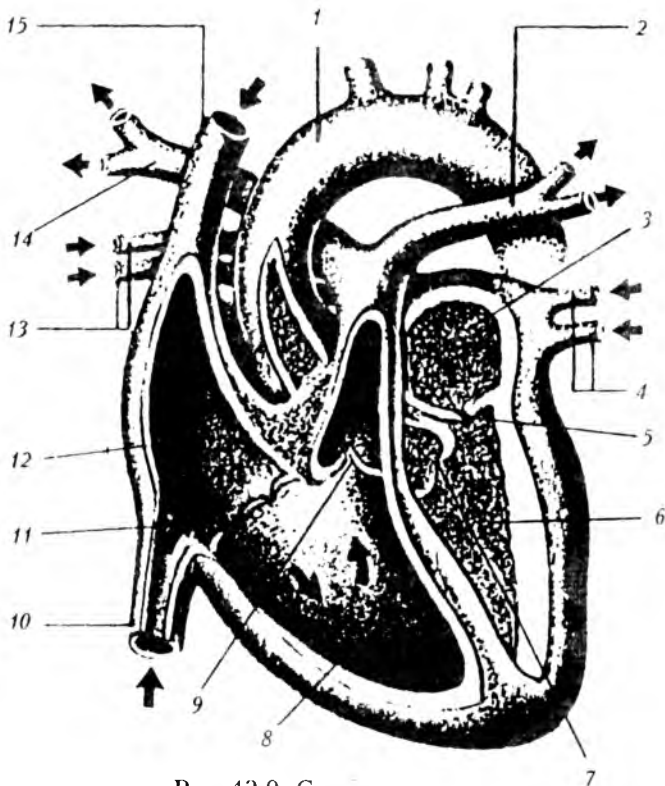


Рис. 12.9. Строение сердца:

1 — аорта; 2 — легочная артерия; 3 — левое предсердие; 4 — левые легочные вены; 5 — правое предсердно-желудочковое отверстие; 6 — левый желудочек; 7 — клапан аорты; 8 — правый желудочек; 9 — клапаны легочного ствола; 10 — нижняя полая вена; 11 — правое предсердно-желудочковое отверстие; 12 — правое предсердие; 13 — правые легочные вены; 14 — правая легочная артерия; 15 — верхняя полая вена

створки клапанов снизу, они приподнимаются и закрывают предсердно-желудочковое отверстие. Выворачиванию створок в сторону предсердия препятствует натяжение сухожильных нитей, благодаря чему невозможен обратный ток крови (из желудочков в предсердия).

Кроме того, в отверстиях между левым желудочком и аортой, а также между правым желудочком и легочным стволом расположены по три полулунных клапана. Эти клапаны имеют вид полукруглых кармашков. При сокращении желудочка они пропускают кровь в сосуды, примыкая к их стенке, но, наполняясь кровью при расслаблении

желудочка, клапаны препятствуют ее обратному току: из сосудов в желудочек.

Стенка сердца состоит из трех слоев: внутреннего, образованного однослойным плоским эпителием (эндокард), среднего — мышечного (миокард) и наружного серозного (эпикард). Миокард наиболее развитый слой, толщина его в различных отделах неодинакова в зависимости от выполняемой работы. Стенки предсердия тонкие, они выполняют незначительную работу: перекачивают кровь из предсердий в желудочки. Стенки желудочков более мощные, особенно у левого, так как он проталкивает кровь по большому кругу кровообращения. Снаружи сердце покрыто околосердечной сумкой (перикард), которая выделяет жидкость, уменьшающую трение сердца во время его сокращений.

Сердечная мышца, производящая огромную работу, нуждается в непрерывном притоке питательных веществ и кислорода и выведении продуктов распада. Поэтому она обильно снабжается кровью. Примерно 10 % крови, выбрасываемой левым желудочком в аорту, поступает в отходящие от нее артерии, которые питают сердце. Эти сосуды называются коронарными, или венечными. Кровь от мышечной стенки сердца собирается в венечный синус, который открывается в правое предсердие. При нарушении проходимости венечных артерий может наступить омертвление какого-либо участка сердечной мышцы (инфаркт). Нарушение проходимости может наступить вследствие закупорки артерий свернувшейся кровью — тромбом или из-за ее резкого сужения — спазма.

Функция сердца состоит в ритмическом нагнетании в артерии крови, поступающей к нему из вен. Она осуществляется благодаря попеременным сокращениям и расслаблениям различных отделов сердечной мышцы, которые происходят в строго определенной последовательности.

Различают три фазы сердечной деятельности: сокращение предсердий, сокращение желудочков и пауза, т.е. период, когда предсердия и желудочки одновременно расслаблены. Все три фазы составляют один цикл работы сердца. Сердце взрослого человека сокращается в среднем 75 раз в минуту. Следовательно, один цикл продолжается 0,8 с. Из этого времени сокращение предсердий занимает 0,1 с, желудочков — 0,3, а общая пауза длится 0,4 с. Таким образом, в течение всего цикла предсердия работают 0,1 с, а 0,7 с — отдыхают; желудочки работают 0,3 с, а 0,5 с —

отдыхают. Этим и объясняется способность сердечной мышцы сокращаться, не утомляясь, в течение всей жизни.

При каждом сокращении сердца в аорту и легочный ствол выбрасывается в среднем около 70 мл крови (ударный объем крови), в минуту объем крови составит более 5 л. При физической работе у нетренированного здорового человека минутный объем возрастает до 15 — 20 л, а у спортсменов — 30 — 40 л. При этом у тренированных людей усиление работы сердца происходит в основном за счет повышения силы сердечных сокращений и незначительно за счет их учащения. У нетренированных, наоборот, резко возрастает частота сердечных сокращений.

Сердце способно ритмически сокращаться без внешних раздражений, под влиянием импульсов, возникающих в нем самом. Это явление получило название *автоматии*. Способностью к автоматии обладают отдельные участки миокарда, состоящие из атипической мышечной ткани и образующие проводящую систему сердца.

Деятельность сердца, как и других внутренних органов, регулируется вегетативной нервной системой. К сердцу подходят симпатические нервы, центры которых расположены в спинном мозге, и парасимпатические, центры которых находятся в продолговатом. Симпатические нервы учащают сокращения, увеличивают силу сердечных сокращений. Парасимпатические, наоборот, замедляют частоту сокращений и снижают их силу.

Изменения работы сердца происходят рефлекторно с участием центральной нервной системы. Возникающие при раздражении рецепторов импульсы по центроостремительным нервам поступают в мозг и там переключаются на центробежные (симпатический или блуждающий) нервы. В результате работа сердца изменяется: или усиливается, или ослабляется.

Рефлекторные влияния на деятельность сердца можно наблюдать на следующем опыте: при раздражении кишечной петли у лягушки или ударе по брюшку происходит рефлекторное урежение частоты сердечных сокращений или полная остановка сердца. У человека подобное явление наблюдается при сильном ударе по животу (нокаут в боксе).

На деятельность сердца влияет и ряд веществ, выделяемых органами в кровь. Регуляция работы сердца веществами, переносимыми кровью или лимфой, называется гуморальной, т.е. осуществляемой через жидкость. Особенно важное значение имеет адреналин, поступающий в кровь из надпочечников и вызывающий учащение ритма и увеличе-

ние амплитуды сердечных сокращений подобно симпатическому нерву. Ацетилхолин, как и блуждающий нерв, тормозит работу сердца. Изменения концентрации солей калия и кальция в крови также влияют на состояние сердечной мышцы. Так, избыток ионов калия тормозит, а ионы кальция, наоборот, усиливают сердечную деятельность.

Движение крови по сосудам обусловлено ритмической работой сердца. Во время сокращения сердца кровь под давлением нагнетается в артерии. Энергия давления, сообщаемая крови, по мере продвижения расходуется на трение между собой частиц крови, о стенки сосудов и на сообщение скорости току крови. Вследствие этого давление крови на стенки сосудов постепенно уменьшается по ходу кровяного русла: самое высокое в его начале (в аорте 150 мм рт.ст.) и самое низкое в конце (в полых венах ниже атмосферного, т.е. отрицательное). Разность давления крови в различных отделах сосудистой системы и обеспечивает возможность ее передвижения от места большего давления к месту меньшего давления (рис. 12.10).

В свою очередь кровяное давление в каждом сосуде подвержено постоянным колебаниям, связанным с разными фазами работы сердца. Во время сокращения — систолы желудочков оно более высокое, чем во время расслабления — диастолы. Поэтому различают максимальное, или систолическое, и минимальное, или диастолическое, давление. Величина кровяного давления обычно измеряется в плечевой артерии. У взрослого человека максимальное давление равно 110 — 125 мм рт. ст., минимальное — 65 — 80 мм рт. ст. У

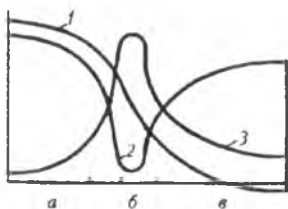


Рис. 12.10. Зависимость кровяного давления и скорости крови от общего просвета кровеносного русла: 1 — кровяное давление; 2 — скорость тока крови; 3 — общий просвет кровеносного русла в артериях (а), капиллярах (б) и венах (в)

людей пожилого возраста кровяное давление несколько повышается. Разность между систолическим и диастолическим давлением называют пульсовым давлением. Систолическое, диастолическое и пульсовое давление служит важным показателем функционального состояния сердечно-сосудистой системы и деятельности сердца. При заболеваниях, связанных с нарушением кровообращения, давление повышается (гипертония) или понижается (гипотония).

Кровь поступает в артерии периодически во время сокращения желудочков, но течет по сосудам непрерывной струей, не останавливаясь в промежутках между сокращениями сердца. Непрерывность тока крови обусловлена эластичностью стенок артериальных сосудов и большим сопротивлением току крови в мелких сосудах. При сокращении сердца артерии растягиваются и вмещают избыток крови, который за это время не успевает оттекать в мелкие сосуды. Таким образом часть энергии сердца превращается в энергию, накапливаемую стенками растянутых артерий в виде потенциальной энергии. Когда растянутые стенки артерии при расслаблении сердца спадаются, то накопленная в них потенциальная энергия отдается в виде давления, развиваемого спадающимися артериальными стенками. Это и вызывает движение крови во время расслабления сердца.

Продвижению крови в венах способствуют сокращения скелетных мышц, которые окружают вены. Когда мышцы расслабляются, участок вены наполняется кровью. Обратному оттоку крови препятствуют клапаны. На движение крови по венам влияет присасывающее действие грудной клетки, так как давление в ней ниже атмосферного, в то время как в брюшной полости выше.

Скорость движения крови в разных отделах кровеносной системы неодинакова и не соответствует изменению давления. Скорость тока крови определяется суммарным просветом сосудов: кровь течет быстрее в том отделе сосудистой системы, где общий просвет сосудов наиболее узкий, по мере же его расширения скорость тока замедляется.

Наибольшая скорость тока крови в аорте — $0,5 \text{ м/с}$. В артериях она уменьшается, так как их общий просвет больше просвета аорты, и составляет в среднем $0,25 \text{ м/с}$. В капиллярах в силу резкого расширения общего просвета скорость тока крови значительно падает до $0,5 \text{ мм/с}$, т.е. становится в 1000 раз меньше, чем в аорте. Малая скорость тока в капиллярах имеет большое физиологическое значение, поскольку именно в капиллярах происходит обмен газов, а также переход питательных веществ из крови и продуктов тканевого обмена в кровь. Общий просвет вен по сравнению с капиллярами суживается, и ток крови ускоряется, достигая $0,2 \text{ м/с}$ (см. рис. 12.10).

При сокращении сердца кровь выбрасывается в аорту и растягивает ее стенку. Во время расслабления сердца эластичные стенки аорты возвращаются в прежнее положение. Колебательные движения стенок аорты передаются артери-

ям. Эти волнообразные колебания стенки называются пульсом. Пульсовые колебания не следует смешивать с током крови. Скорость распространения пульсовой волны не зависит от скорости кровотока и значительно превышает его.

В местах, где артерии расположены на кости и лежат непосредственно под кожей (лучевая, височная), пульс легко прощупывается. По пульсу можно определить количество сокращений сердца в минуту. Учащение или урежение пульса в спокойном состоянии свидетельствует о болезни сердца.

Кровь в организме распределяется между органами в зависимости от их деятельности. Работающий орган усиленно снабжается кровью за счет уменьшения кровоснабжения других областей тела.

Поскольку капилляры обладают способностью сокращаться и расширяться, полное или частичное их сжатие или расширение обеспечивает перераспределение крови между тканями. Это имеет существенное физиологическое значение: при неизменном общем количестве крови перераспределение позволяет усиленно снабжать ею все работающие органы. Во время физической работы резко усиливается кровоснабжение мускулатуры, повышается ее работоспособность. В работающей мышце количество крови, протекающей через сосуды, увеличивается во много раз по сравнению с неработающей. Сужение и расширение сосудов происходит благодаря сокращению и расслаблению гладких мышц, находящихся в стенках кровеносных сосудов. К мышцам подходят нервные волокна двух типов. Одни из них вызывают сокращение мышц и сужение сосудов (сосудосуживающие), другие расширяют сосуды (сосудорасширяющие). Расширение сосудов может вызываться не только возбуждением сосудорасширяющих нейронов, но и торможением сосудосуживающих. Симпатические нервы, как правило, обладают сосудосуживающим действием, парасимпатические – сосудорасширяющим. Высшим центром, регулирующим просвет сосудов, является головной мозг. Кора мозга может условнорефлекторно изменять просвет сосудов.

Просвет кровеносных сосудов регулируется также веществами, поступающими в кровь из различных органов, т.е. гуморальным путем. Некоторые сосудосуживающие (адреналин, норадреналин) и сосудорасширяющие (ацетилхолин, гистамин) вещества находят применение в медицине.

На нормальную работу сердца огромное влияние оказывают регулярные занятия физическим трудом, физкультурой и спортом, активный образ жизни, которые способствуют его укреплению. 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 обмена. Уменьшение физических нагрузок сопровождается ограничением физической подвижности, т.е. развитием гиподинамии и гипокинезии. Это вызывает снижение обмена веществ, ослабляет мышечную систему и сердечную мышцу. Во время физической нагрузки улучшается кровоснабжение сердечной мышцы кислородом и питательными веществами, повышается сила и выносливость скелетных мышц.

Вредное влияние оказывают на сердечно-сосудистую систему алкоголь и никотин. Попадая в желудочно-кишечный тракт, алкоголь сразу же начинает всасываться. С кровью он разносится по всему организму, задерживаясь определенное время в клетках всех органов и тканей и нарушая в них нормальное течение обменных процессов. Под влиянием алкоголя изменяется деятельность сердца, сосудов, головного мозга, легких, печени, почек, желудочно-кишечного тракта, органов внутренней секреции. Алкоголь изменяет силу, частоту сердечных сокращений, тонус и наполнение кровеносных сосудов, частоту дыхания, значительно изменяет обмен веществ. В наибольшей мере нарушается углеводный обмен: в крови повышается содержание сахара.

Чувствительность тканей к токсическому действию алкоголя различна. В наибольшей мере алкоголь оказывает свое губительное влияние на центральную нервную систему, в связи с чем его относят к "нервным ядам". В результате нарушения функций дыхательного и сосудодвигательного центров могут наступить остановка дыхания и прекращение сердечной деятельности. Наиболее восприимчивы к действию алкоголя дети и подростки. Даже небольшие дозы алкоголя могут вызвать у них смертельный исход.

12.5. Дыхание

Источником энергии в организме служат питательные вещества. Основной биохимической реакцией, освобождающей энергию этих веществ, является окисление, сопро-

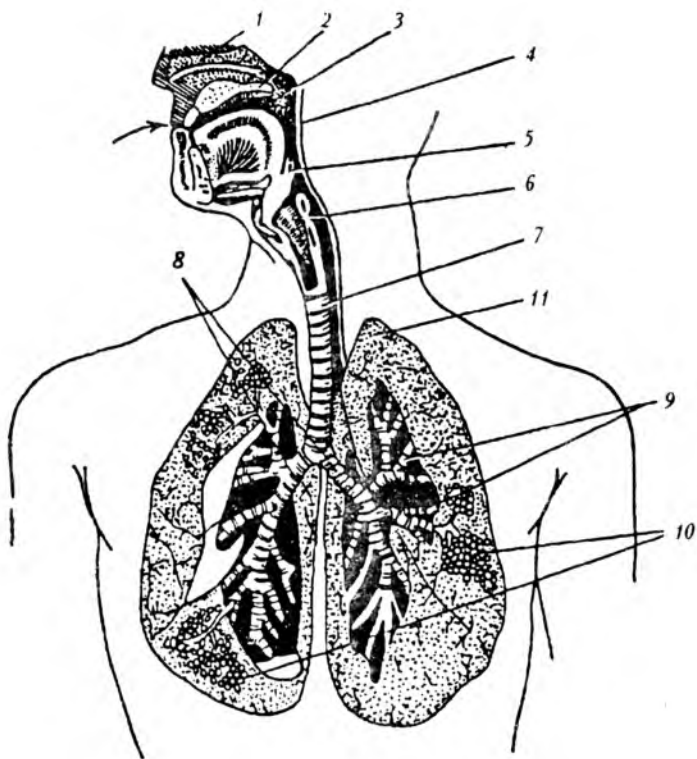


Рис. 12.11. Схема строения дыхательной системы:

1 — полость носа; 2 — полость рта; 3 — носоглотка; 4 — ротовая часть глотки; 5 — надгортанник; 6 — гортань; 7 — трахея; 8 — бронхи; 9 — бронхиолы; 10 — легочные пузырьки (альвеолы); 11 — верхушка легкого

вождающееся расходом кислорода и образованием углекислого газа. В организме человека и животных нет запасов кислорода, поэтому его непрерывное поступление жизненно необходимо. Прекращение доступа кислорода в клетки организма приводит к их гибели. Образующийся при окислении веществ углекислый газ должен быть удален из организма, так как его накопление в значительном количестве опасно для жизни. Обмен кислорода и углекислого газа между организмом и окружающей средой называется дыханием.

У человека и высших животных процесс дыхания осу-

ществляется в следующей последовательности: обмен воздуха между атмосферой и альвеолами легких, обмен газов между альвеолами легких и кровью, транспорт газов кровью, обмен газов между кровью и тканями.

Органы дыхания включают воздухоносные пути и легкие (рис. 12.11). Нос, носоглотка, гортань, трахея, бронхи и бронхиолы служат для проведения воздуха в альвеолы легких, где осуществляется газообмен.

Дыхательная система начинается полостью носа, которая образована костями лицевой части черепа и хрящами. Входом в полость носа служат ноздри, а выходом хоаны — отверстия, сообщающие его полость с носоглоткой. Стенки носовой полости образуют неровный рельеф, за счет чего увеличивается площадь контакта воздуха с наружным слоем клеток слизистой оболочки. Многие из них имеют реснички. Вдыхаемый воздух, проходя через носовую полость, согревается кровью, протекающей по многочисленным, пронизывающим оболочку сосудам, и, кроме того, соприкасаясь со слизистой, увлажняется и частично очищается от пыли, микробов и ряда других примесей. Из носовой полости воздух попадает в носоглотку, далее в ротовую часть глотки и затем в гортань.

Гортань имеет сложное строение, так как служит не только для проведения воздуха, но и для образования звуков. Гортань состоит из хрящей различной формы, соединенных связками и суставами, приводимыми в движение мускулатурой. Скелет гортани образован непарными (щитовидный, перстневидный и надгортанный) и парными (черпаловидные, рожковидные и клиновидные) хрящами. Самый крупный щитовидный хрящ находится спереди. Полость гортани выстлана слизистой оболочкой, образующей голосовые связки. Между свободными краями связок расположена в продольном направлении голосовая щель.

Напряжение и расслабление голосовых связок регулируется специальными мышцами. В спокойном состоянии, когда человек молчит, голосовая щель открыта и имеет вид равнобедренного треугольника (рис. 12.12). Во время разговора или пения голосовые связки натягиваются, сближаются и при прохождении выдыхаемого воздуха вибрируют, производя звук. Однако окончательное формирование звука происходит в полости рта, носа, глотки и зависит от положения языка, губ, нижней челюсти. Высота звука определяется длиной голосовых связок: чем длиннее связки, тем меньше частота их колебания и тем ниже голос.

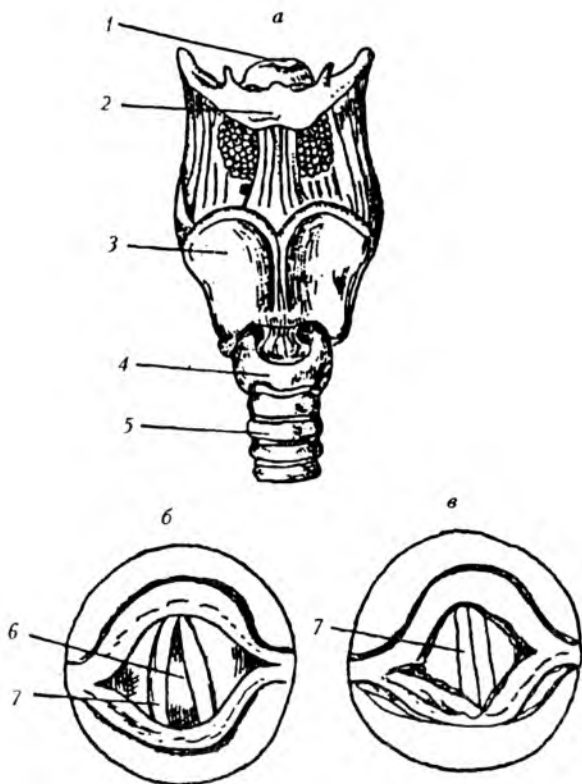


Рис. 12.12. Строение гортани (а) и положение голосовых связок при вдохе (б) и фонации (в):

- 1 — надгортанник; 2 — подъязычная кость; 3 — щитовидный хрящ;
 4 — перстевидный хрящ; 5 — кольца трахеи; 6 — голосовая щель;
 7 — голосовые складки

Вход в гортань прикрывает надгортанник, препятствующий попаданию пищи в дыхательные пути. Книзу гортань переходит в трахею (дыхательное горло).

Трахея у взрослого человека имеет форму трубки длиной 10 — 13 см и служит для прохождения воздуха в легкие и обратно. Она образована 16 — 20 полукольцами из гиалинового хряща, которые придают жесткость и не дают спадаться трахее. Между собой хрящевые полукольца соединены плотной соединительной тканью. Сзади между концами полуколец находится соединительнотканная перепонка. Благодаря наличию эластичных волокон в соединитель-

ной ткани между полукольцами трахея может удлиняться при движении гортани вверх и укорачиваться при ее опускании. Полость трахеи выстлана мерцательным эпителием, реснички которого перемещают попадающие с воздухом частицы пыли вместе со слизью вверх в глотку, где они проглатываются. Нижний конец трахеи делится на две более тонкие трубки — бронхи (правый и левый). Место деления называется бифуркацией трахеи.

Бронхи постепенно разветвляются на более мелкие, доходя до тонких и тончайших веточек — бронхиол, диаметр которых не превышает долей миллиметра. В целом разветвления бронхов образуют густую сеть — бронхиальное дерево. Крупные бронхи, как и трахея, состоят из хрящевых колец, связанных между собой соединительной тканью. В бронхиолах хрящевой скелет отсутствует, однако их стенки не спадаются, так как состоят из гладкомышечных волокон. Бронхиолы — последние элементы воздухоносных путей.

Легкие представляют собой парные губчатые органы конусовидной формы. Ткань легкого образована бронхиолами и множеством крошечных легочных пузырьков — альвеол, которые имеют вид полушаровидных выпячива-

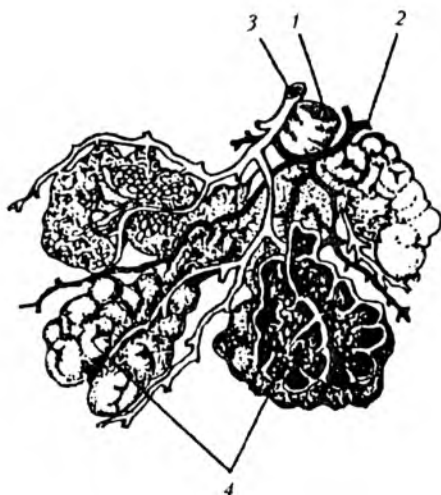


Рис. 12.13. Легочные альвеолы:

1 — мельчайшие бронхи; 2 — артерия; 3 — вена; 4 — альвеолы

ний бронхиол. Стенки альвеол состоят из одного слоя эпителиальных клеток, окруженных густой сетью кровеносных капилляров (рис. 12.13). Изнутри альвеолы покрыты жидким поверхностно-активным веществом (сурфактантом), ослабляющим силу поверхностного натяжения и предупреждающим полное спадение альвеол во время выдоха. Суммарная толщина стенок альвеолы и капилляра составляет несколько микрометров. Благодаря такому строению кислород легко проникает из альвеолярного воздуха в кровь, а углекислый газ — из крови в альвеолы.

Диаметр альвеол составляет в среднем 0,3 мм. Однако благодаря тому, что в легких альвеол насчитывается до 300 млн и их суммарная поверхность у взрослого человека равна 50 — 100 м², газообмен в легких совершается чрезвычайно быстро.

Легкие (правое и левое) расположены в грудной клетке и тесно прилегают к ее стенкам. Поверхность легких покрыта особой оболочкой — плеврой, состоящей из двух листков: наружный листок выстилает внутреннюю поверхность грудной клетки, а внутренний покрывает поверхность легкого. Между листками сохраняется герметически замкнутое щелевидное пространство, называемое плевральной полостью. В ней содержится небольшое количество жидкости, увлажняющей листки плевры и способствующей скольжению их относительно друг друга. Это необходимо для облегчения перемещения легких во время дыхательных движений грудной клетки. В плевральной полости нет воздуха и давление всегда меньше атмосферного ("отрицательное").

В легких и тканях происходит газообмен. Во время входа атмосферный воздух поступает в легкие и в альвеолах смешивается с воздухом, оставшимся в них после выдоха, так как альвеолы даже при самом энергичном и глубоком выдохе полностью не спадаются. По своему составу поступающий в легкие воздух отличается от воздуха, находящегося в альвеолах:

воздух	кислород, %	углекислый газ, %	азот и инертные газы, %
вдыхаемый	20,9	0,03	78,97
выдыхаемый	16,0	4,50	79,50
альвеолярный	14,0	5,50	80,50

Несмотря на периодическое поступление атмосферного воздуха, состав альвеолярного, хотя и отличается от выды-

хаемого, постоянен. Это обеспечивается интенсивным обменом газов: непрерывным поступлением кислорода и удалением углекислого газа — и имеет большое значение для поддержания постоянства внутренней среды организма.

У здорового человека, пребывающего в условиях нормального барометрического давления, парциальное давление (P) кислорода в альвеолярном воздухе составляет 100 мм рт.ст. и значительно выше, чем в венозной крови, протекающей по легочным капиллярам (40 мм рт.ст.). Парциальное давление углекислого газа выше в венозной крови (46 мм рт.ст.), чем в альвеолярном воздухе (40 мм рт.ст.). Разность парциального давления газов обеспечивает переход кислорода из альвеолярного воздуха в кровь, а углекислого газа — из крови в альвеолярный воздух (рис. 12.14). Скорость диффузии газов в легочных капиллярах довольно высокая: за время протекания крови по легочным капиллярам (в среднем 0,3 с) давление газов в крови и альвеолах выравнивается. Это зависит от большой поверхности и особенностей строения альвеолярно-капиллярного барьера. Поступившие в кровь молекулы кислорода взаимодействуют с гемоглобином эритроцитов и в виде образовавшегося вещества — оксигемоглобина — переносятся к тканям. Газообмен в тканях происходит по такому же принципу, что и в легких. В процессе жизнедеятельности тканей концентрация кислорода в клетках уменьшается, а образующийся углекислый газ выделяется в тканевую жидкость и кровь. Избыток углекислоты способствует распаду оксигемоглобина. Освободившийся кислород через стенки капилляров путем диффузии поступает в клетки тканей, а углекислый газ соединяется с гемоглобином (карбогемоглобин) и венозной кровью транспортируется в легкие, где вновь совершается обмен углекислого газа на кислород.



Рис. 12.14. Газообмен между альвеолой и капилляром (парциальное давление и напряжение газов, мм рт.ст.)

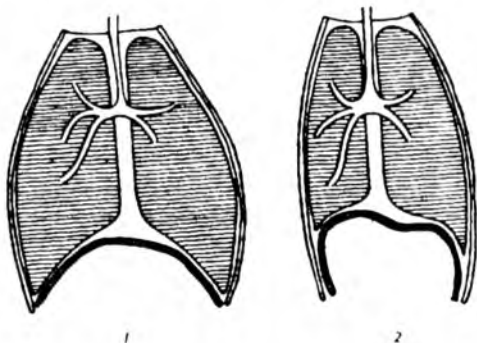


Рис. 12.15. Форма грудной клетки при вдохе (1) и выдохе (2)

Для эффективного газообмена необходима постоянная смена воздуха в альвеолах (вентиляция). Вентиляция альвеол осуществляется посредством периодических движений грудной клетки. Изменение объема грудной клетки сопровождается изменением объема легких: увеличение объема — вдох, уменьшение — выдох. При спокойном дыхании движения грудной клетки во время вдоха обеспечиваются сокращениями диафрагмы и межреберных мышц. При сокращении этих мышц ребра поднимаются, выступают вперед, диафрагма уплощается и опускается, в результате чего объем грудной полости увеличивается (рис.12.15). Поскольку плевральная полость герметична, легкие следуют за перемещением грудной клетки и пассивно расправляются и воздух устремляется через дыхательные пути в легкие, уравнивая давление внутри легких с атмосферным давлением. В зависимости от того, какие мышцы в данный момент имеют преимущественное значение в осуществлении вдоха (диафрагма или межреберные), различают брюшной и грудной типы дыхания. Более эффективным считается брюшной тип дыхания, так как он обеспечивает более глубокую вентиляцию легких. Тип дыхания зависит от профессии и возраста.

Выдох при спокойном дыхании осуществляется пассивно. И легкие, и ткани, составляющие грудную клетку, обладают определенной упругостью, поэтому при расслаблении диафрагмы и межреберных мышц, сменяющем их сокращение, они возвращаются в исходное состояние. Их объем уменьшается, а содержащийся в легких воздух выделяется наружу. При физической нагрузке выдох, как и вдох, становится активным. В его осуществлении принима-

ют участие мышцы брюшной стенки (вспомогательные дыхательные мышцы).

Вентиляция легких зависит от частоты дыхательных движений и глубины дыхания. У взрослого человека в состоянии покоя частота дыхания колеблется в пределах 10 — 18 дыхательных движений в минуту. Глубина дыхания определяется объемом вдыхаемого и выдыхаемого воздуха. Этот объем воздуха называется дыхательным объемом. При спокойном дыхании он небольшой (около 500 мл) по сравнению с общим объемом воздуха в легких. Поэтому после спокойного вдоха (выдоха) человек может вдохнуть (выдохнуть) дополнительное количество воздуха. Максимальный объем воздуха, который можно выдохнуть после максимального вдоха, называется жизненной емкостью легких. Она зависит от возраста, пола, размеров и положения тела, степени тренировки и служит одним из показателей физического развития человека. Систематические занятия спортом и дыхательные упражнения повышают жизненную емкость на 1 — 2 л. Жизненную емкость измеряют при помощи специального прибора — спирометра. Снижение жизненной емкости легких может указывать на поражение легочной ткани, ограничения подвижности грудной клетки. Этот физиологический показатель дыхания используется клинической медициной.

Глубина и частота дыхания могут существенно изменяться в зависимости от потребности организма в кислороде. Так, при физической нагрузке вентиляция легких увеличивается. Приспособление деятельности дыхательной системы к метаболическим запросам организма осуществляется сложными механизмами регуляции — нервными и гуморальными. Они направлены на сохранение постоянства химического состава крови и кислотности при изменяющихся в процессе жизнедеятельности организма потреблении кислорода и образовании углекислого газа.

Система нервных механизмов регуляции дыхания включает три основных элемента: дыхательный центр, дыхательные мышцы и рецепторы (нервные окончания).

Важная роль в регуляции дыхания отводится дыхательному центру, расположенному в продолговатом мозге. Разрушение этого центра ведет к прекращению дыхания. Возбуждение, периодически возникающее в нервных клетках дыхательного центра, передается по нервам к дыхательным мышцам и вызывает их сокращение. Большое значение в регуляции дыхания имеют рефлексы с внутренней поверхности легких. При вдохе возбуждаются рецепторы, расположенные

в стенках легких и воспринимающие растяжение легочной ткани. Возникшие импульсы передаются по блуждающему нерву в дыхательный центр и тормозят его активность. Поток импульсов к дыхательным мышцам прекращается. Мышцы расслабляются. Начинается выдох. Спадение легких во время выдоха сопровождается возбуждением других легочных рецепторов (рецепторов спадения). Возникающие при этом импульсы возбуждают дыхательный центр, что влечет за собой вдох. Следовательно, вдох рефлекторно вызывает выдох, а выдох стимулирует вдох, т.е. происходит как бы саморегуляция дыхания. Рефлекторные изменения дыхания могут наступать и при раздражении других рецепторов тела.

Гуморальные механизмы регуляции дыхания включают особый вид рецепторов — хеморецепторы. Они расположены в крупных артериальных сосудах, стволе мозга и реагируют на изменение содержания в крови углекислого газа, в меньшей степени — кислорода. При достаточно выраженных изменениях уровня содержания (повышение или уменьшение) углекислого газа в крови происходит возбуждение хеморецепторов. Сигналы от них поступают в центральную нервную систему (дыхательный центр), что сопровождается соответствующими изменениями (увеличением или уменьшением) частоты и глубины дыхания, приводящими к нормализации содержания дыхательных газов в организме.

Помимо дыхательного центра в регуляции дыхания принимают активное участие и высшие отделы головного мозга, в частности кора больших полушарий. Благодаря ее контролю человек способен произвольно изменять ритм и глубину дыхания и задерживать его на короткое время.

Дыхательной системе, как и другим физиологическим системам организма, присущи специализированные защитные механизмы, предназначенные для предупреждения возможных нарушений в процессе их функционирования. Например, защитные дыхательные рефлексы — чихание и кашель — способствуют удалению попавших в дыхательные пути инородных тел, излишков образующейся во время воспалительных заболеваний слизи и т.д. Несмотря на наличие защитных механизмов, органы дыхания чрезвычайно чувствительны к воздействию различных физических и химических факторов, которые присутствуют в загрязненном атмосферном воздухе. Для предупреждения заболеваний органов дыхания необходимо регулярно проветривать жилые помещения, совершать продолжительные прогулки на свежем воздухе и т.д. Отрицательное влияние на органы дыхания (и на весь организм)

оказывают такие вредные привычки, как употребление алкогольных напитков и курение. Алкоголь в значительных количествах выводится из организма через легкие, повреждая при этом ткань легкого и слизистые оболочки дыхательных путей. Никотин и другие вещества, содержащиеся в табачном дыму, тормозят образование сурфактанта в альвеолах легких, и курильщику приходится затрачивать больше усилий на осуществление дыхательных движений (вдоха). В составе табачного дыма обнаружены вещества (например, бензопирен и др.), которые способствуют образованию и росту злокачественных опухолей (рак легкого, гортани). Курильщики значительно чаще страдают такими заболеваниями легких, как хронический бронхит, пневмония, эмфизема легких и др. Курение особенно вредно для лиц молодого возраста и женского организма. Табачный дым оказывает не менее пагубное влияние и на окружающих курильщика лиц, которые пассивно вдыхают выделяющиеся из табака при возгорании вредные и токсические вещества.

12.6. Пищеварение

Для обеспечения физической и умственной работы, роста и развития, покрытия энергетических затрат, происходящих при осуществлении физиологических функций, помимо непрерывного поступления кислорода, организму необходимы самые разнообразные химические вещества. Их организм получает с пищей, основу которой составляют продукты растительного, животного и минерального происхождения. Потребляемые человеком продукты содержат питательные вещества: белки, жиры и углеводы, богатые энергией, выделяющейся при их расщеплении в организме. Потребность организма в питательных веществах определяется интенсивностью происходящих в нем энергетических процессов.

В качестве строительного материала используются преимущественно белки, содержащие необходимые аминокислоты. Из них организм синтезирует собственные, свойственные только ему белки. При их недостаточном количестве в пище у человека развиваются различные патологические состояния. Белки не могут быть заменены другими питательными веществами, в то время как жиры и углеводы в определенных пределах способны заменять друг друга. Следовательно, пища человека должна содержать опреде-

ленное минимальное количество каждого питательного вещества. При составлении пищевого рациона (состав и количество продуктов) необходимо учитывать не только их энергетическую ценность, но и качественный состав. Пища человека должна обязательно включать продукты как растительного, так и животного происхождения.

Многие химические вещества, содержащиеся в пище, в том виде, в каком они поступают в организм, усваиваться не могут. Необходима их тщательная механическая и химическая переработка. Механическая обработка заключается в измельчении, перемешивании и протирании пищи до состояния кашицы. Химическая обработка осуществляется ферментами, которые выделяются пищеварительными железами. При этом сложные органические вещества расщепляются на более простые и усваиваются организмом. Происходящие в организме сложные процессы механического измельчения и химического расщепления пищевых продуктов называются пищеварением.

Пищеварительные ферменты действуют только в определенной химической среде: одни — в кислой (пепсин), другие — в щелочной (трипсин), третьи — в нейтральной (амилаза слюны). Максимальная активность ферментов наблюдается при температуре 37 — 40° С. При более высокой температуре большинство ферментов разрушается, при низкой подавляется их активность. Пищеварительные ферменты строго специфичны: каждый из них действует только на вещество определенного химического состава. В пищеварении участвуют три основные группы ферментов (табл. 12.2): протеолитические (протеазы), расщепляющие белки, липолитические (липазы), расщепляющие жиры, и гликолитические (карбогидразы), расщепляющие углеводы.

Различают три типа пищеварения: внеклеточное, мембранное и внутриклеточное. Внутриклеточное пищеварение встречается у простейших организмов. Внеклеточное и мембранное пищеварение характерно для высших животных. Внеклеточное пищеварение называют еще полостным, так как оно совершается в полости желудочно-кишечного тракта. Мембранное пищеварение осуществляется ферментами, связанными с мембраной клеток; оно происходит на границе вне- и внутриклеточной среды. Внеклеточное пищеварение начинается переваривание питательных веществ, мембранное обеспечивает промежуточные и завершающие стадии этого процесса.

Таблица 12.2. Пищеварительные соки и их характеристика

Пищеварительный сок	Фермент	Субстрат	Продукт расщепления
Слюна	Амилаза	Крахмал	Мальтоза
Желудочный сок	Пепсин (оген)	Белки	Полипептиды
	Липаза	Жиры эмульгированные	Жирные кислоты, глицерин
Поджелудочный сок	Трипсин (оген)	Белки	Полипептиды и аминокислоты
	Химотрипсин (оген)	Белки	Полипептиды и аминокислоты
	Липаза	Жиры	Жирные кислоты, глицерин
Желчь	—	Крахмал	Мальтоза
	—	Жиры	Капли жира
Кишечный сок	Энтерокиназа	Трипсиноген	Трипсин
	Другие ферменты	Действуют на все составные части пищи	
	Дипептидазы	Дипептиды	Аминокислоты

Пищеварительный канал начинается ротовой полостью и заканчивается заднепроходным отверстием. Стенка канала на большей части своего протяжения состоит из трех слоев: наружного, среднего и внутреннего. Наружный слой — серозная оболочка — образован соединительной тканью и брыжейкой, которые отделяют пищеварительный канал от внутренних органов. Средний слой — мышечная оболочка — в верхнем отделе (полость рта, глотка, верхняя часть пищевода) представлен поперечнополосатой, а в остальных отделах — гладкомышечной тканью. Гладкие мышцы расположены в два слоя: наружный — продольный, внутренний — круговой. Благодаря сокращению этих мышц совершается продвижение пищи по пищеварительному каналу и перемешивание веществ с пищеварительными соками. В мышечном слое находятся нервные сплетения, состоящие из скоплений нервных клеток. Они регулируют сокращение гладких мышц и секрецию пищеварительных желез. Внутренний слой состоит из слизистого и подслизистого слоев, имеющих обильное кровеносное и лимфоснабжение. Наружный слой слизистой оболочки представлен эпителием, клетки которого выделяют слизь, облегчающую продвижение содержимого по пищеварительному каналу.

Подслизистый слой имеет многочисленные мелкие железы, выделяющие пищеварительные соки. Пищеваритель-

ная система включает также и крупные железы (слюнные, поджелудочная, печень), расположенные вне пищеварительного канала и сообщающиеся с ним своими протоками. Все пищеварительные железы относятся к железам внешней секреции (железы внутренней секреции выделяют свой секрет в кровь). За сутки у взрослого человека образуется до 8 л пищеварительного сока.

В слизистом слое пищеварительного канала диффузно расположены эндокринные клетки, вырабатывающие гормоны, которые принимают участие в регуляции двигательной и секреторной деятельности пищеварительной системы. Кроме того, в нем много лимфатических узелков, выполняющих защитную функцию. В них обезвреживаются (частично) болезнетворные микроорганизмы, попадающие в организм с пищей.

В пищеварительном канале различают следующие отделы: полость рта, глотку, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник (рис. 12.16). Каждый отдел имеет свои характерные особенности строения и специализирован на выполнении определенной фазы пищеварения.

Ротовая полость ограничена сверху твердым и мягким небом, снизу — челюстно-подъязычной мышцей (диафрагмой рта), по бокам — щеками. Ротовое отверстие ограничено губами. У взрослого человека в ротовой полости имеется 32 зуба: по 4 резца, 2 клыка, 4 малых коренных и 6 больших ко-

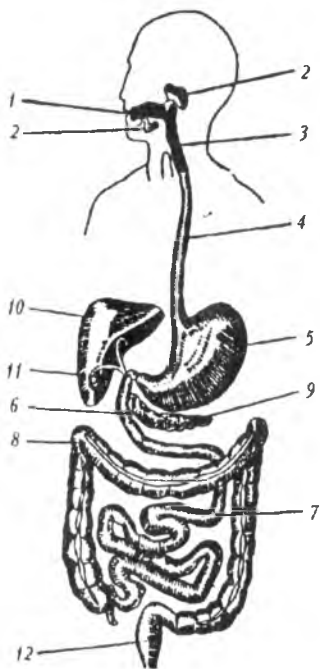


Рис. 12.16. Схема строения пищеварительной системы: 1 — ротовая полость; 2 — слюнные железы (подчелюстная и околоушная); 3 — глотка; 4 — пищевод; 5 — желудок; 6 — двенадцатиперстная кишка; 7 — тонкий кишечник; 9 — поджелудочная железа; 10 — печень; 11 — желчный пузырь; 12 — прямая кишка

ренных зуба на каждой челюсти. Зубы состоят из особого вещества дентина, являющегося видоизмененной костной тканью. Снаружи они покрыты эмалью. Внутри зуба имеется полость, заполненная рыхлой соединительной тканью, в которой находятся нервы и кровеносные сосуды. Зубы предназначены для измельчения пищи, они играют определенную роль в образовании звуков.

Полость рта выстлана слизистой оболочкой. В нее открываются протоки трех пар слюнных желез — околоушных, подъязычных и подчелюстных. В ротовой полости находится язык, представляющий собой мышечный орган, покрытый слизистой оболочкой, на которой находятся небольшие многочисленные сосочки, содержащие вкусовые рецепторы. На кончике языка имеются рецепторы, воспринимающие сладкий вкус, на корне языка — горький, на боковых поверхностях — кислый и соленый. С помощью языка пища перемешивается во время пережевывания и проталкивается при глотании. Язык является органом речи человека.

Область перехода ротовой полости в глотку обозначается как зев. По бокам его находятся скопления лимфоидной ткани — миндалины. Содержащиеся в них лимфоциты выполняют защитную роль в борьбе с микроорганизмами. Глотка представляет собой мышечную трубку, в которой различают носовую, ротовую и гортанную части. Две последние связывают ротовую полость с пищеводом. Длина пищевода около 25 см. Его слизистая образует продольные складки, облегчающие проведение жидкости. В пищеводе никаких изменений пищи не происходит.

Желудок — самый расширенный отдел пищеварительного канала, имеющий форму перевернутого химического сосуда — реторты. Он расположен в брюшной полости. Начальная часть желудка, соединенная с пищеводом, называется кардиальной, расположенная слева от пищевода и приподнятая вверх от места их соединения, обозначается как дно желудка, а нисходящая средняя — как тело. Плавно суживаясь, желудок переходит в тонкий кишечник. Этот выходной отдел желудка называется пилорическим. Боковые края желудка изогнуты. Левый выпуклый край называется большой кривизной, а правый вогнутый — малой кривизной желудка. Вместимость желудка у взрослого человека составляет около 2 л. Размеры и форма желудка изменяются в зависимости от количества принятой пищи и степени сокращения мышц его стенок. В местах перехода пищевода в желудок и желудка в

кишечник имеет сфинктеры (сжиматели), регулирующие продвижение пищи. Слизистая оболочка желудка образует продольные складки, значительно увеличивающие ее поверхность. В толще слизистой оболочки содержится большое количество трубчатых желез, вырабатывающих желудочный сок. Железы состоят из секреторных клеток нескольких типов: главных, вырабатывающих фермент пепсин, обкладочных — соляную кислоту, слизистых — слизь и эндокринных — гормоны.

Тонкий кишечник — самая длинная часть пищеварительного канала, длиной 5 — 6 м у взрослого человека. В нем выделяют двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки. Двенадцатиперстная кишка имеет форму подковы и является самым коротким отделом тонкого кишечника (около 30 см). В полость двенадцатиперстной кишки открываются выводные протоки печени и поджелудочной железы.

Граница между тощей и подвздошной кишками очерчена нечетко. Эти отделы кишечника образуют многочисленные изгибы — петли кишок и на всем протяжении подвешены брыжейкой к задней брюшной стенке. Слизистая оболочка тонкого кишечника образует круговые складки, поверхность ее покрыта ворсинками, представляющими собой специализированный аппарат всасывания. Внутри ворсинки проходят артерия, вена, лимфатический сосуд.

Поверхность каждой ворсинки покрыта однослойным цилиндрическим эпителием. Каждая эпителиальная клетка ворсинки имеет выросты апикальной мембраны — микроворсинки (3 — 4 тыс.). Круговые складки, ворсинки и микроворсинки увеличивают поверхность слизистой кишечника (рис. 12.17). Эти структуры способствуют заключитель-

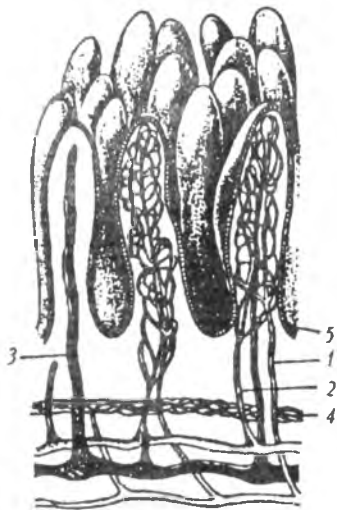


Рис. 12.17. Строение кишечных ворсинок:

- 1 — артерия; 2 — вена;
- 3 — центральный лимфатический сосуд; 4 — гладкие мышцы; 5 — эпителиальные клетки

ным этапам пищеварения и всасыванию продуктов переваривания.

Между ворсинками слизистая оболочка тонкого кишечника пронизана огромным количеством устьев трубчатых желез, секретирующих кишечный сок и ряд гормонов, обеспечивающих различные функции пищеварительной системы.

Поджелудочная железа имеет продолговатую форму и находится на задней стенке брюшной полости под желудком. В железе различают три отдела: головку, тело и хвост. Головка железы окружена двенадцатиперстной кишкой, хвостовая ее часть прилегает к селезенке. Через толщу всей железы проходит ее главный проток, открывающийся в двенадцатиперстную кишку. Поджелудочная железа содержит клетки двух видов: одни клетки секретируют пищеварительный сок, другие — специальные гормоны, регулирующие обмен углеводов. Поэтому она относится к железам смешанной секреции.

Печень является крупной пищеварительной железой, ее масса у взрослого человека достигает 1,8 кг. Расположена она в верхнем отделе брюшной полости, справа под диафрагмой. Передняя поверхность печени выпуклая, нижняя же — вогнутая. Печень состоит из двух долей — правой (большой) и левой. На нижней поверхности правой доли находятся так называемые ворота печени, через которые в нее входят печеночная артерия, воротная вена и соответствующие нервы; здесь же располагается желчный пузырь. Функциональной единицей печени является долька, состоящая из вены, расположенной в центре дольки, и радиально расходящихся от нее рядов печеночных клеток. Продукт печеночных клеток — желчь — по специальным желчным капиллярам поступает в желчевыводящую систему, включающую желчные протоки и желчный пузырь, а затем — в двенадцатиперстную кишку. В желчном пузыре желчь накапливается в промежутках между приемами пищи, а во время активного пищеварения выделяется в кишечник. Кроме образования желчи печень принимает активное участие в обмене белков и углеводов, в синтезе ряда важных для организма веществ (гликоген, витамин А), оказывает влияние на процессы кроветворения и свертывания крови. Печень осуществляет защитную функцию. В ней обезвреживаются, а затем выводятся почками многие ядовитые вещества, приносимые с кровью из желудочно-кишечного тракта. Эта функция настолько важна, что при полном отключении печени (например, при травме) человек сразу же погибает.

Последний отдел пищеварительного канала — толстый кишечник. Длина его около 1,5 м, а диаметр в 2 — 3 раза больше диаметра тонкого кишечника. Толстая кишка расположена на передней стенке брюшной полости и окружает в виде обода тонкую кишку. Она подразделяется на слепую, сигмовидную и прямую кишки.

Характерной особенностью строения толстого кишечника является наличие вздутий, образованных слизистой и мышечными оболочками. В отличие от тонкого кишечника слизистая оболочка толстых кишок не содержит круговых складок и ворсинок, пищеварительных желез в ней мало и состоят они в основном из слизистых клеток. Обилие слизи способствует продвижению по толстой кишке более плотных остатков пищи.

В области перехода тонкого кишечника в толстый (в слепую кишку) находится специальный клапан (заслонка), обеспечивающий движение содержимого кишечника в одном направлении — из тонкого в толстый. В слепой кишке имеется червеобразный отросток — аппендикс, играющий определенную роль в иммунной защите организма. Прямая кишка заканчивается сфинктером — кольцевой поперечнополосатой мышцей, регулирующей опорожнение кишечника.

В пищеварительной системе осуществляется последовательная механическая и химическая обработка пищи, специфичная для каждого ее отдела.

В полость рта пища попадает в виде твердых кусочков или жидкостей разной консистенции. В зависимости от этого она или сразу же поступает в глотку, или подвергается механической и первоначальной химической обработке. Первая осуществляется жевательным аппаратом — координированной работой жевательных мышц, зубов, губ, неба и языка. В результате жевания пища измельчается, перетирается и смешивается со слюной. Содержащийся в слюне фермент амилаза начинает гидролитическое расщепление углеводов. Если пища задерживается в полости рта длительное время, то образуются продукты расщепления — дисахариды. Ферменты слюны активны только в нейтральной или слабощелочной среде. Выделяемая со слюной слизь нейтрализует попавшие в рот кислые продукты. Лизоцим слюны губительно действует на многие микроорганизмы, содержащиеся в пище.

Механизм отделения слюны рефлекторный. При контакте пищи с рецепторами полости рта происходит их возбуждение, которое по чувствительным нервам передается в продолговатый мозг, где расположен центр слюноот-

деления, а от него сигнал поступает к слюнным железам. Это безусловные слюноотделительные рефлексy. Слюнные железы начинают выделять свой секрет не только при раздражении рецепторов полости рта пищевыми продуктами, но и при виде, запахе пищи, звуках, связанных с приемом пищи. Это условные слюноотделительные рефлексy. Слюна склеивает частицы пищи в комок и делает его скользким, облегчая прохождение через глотку и пищевод, предупреждая повреждение слизистой этих органов пищевыми частицами. Состав и количество слюны могут изменяться в зависимости от физических свойств пищи. В течение суток у человека выделяется до двух литров слюны.

Сформированный пищевой комок движением языка и щек перемещается к глотке и вызывает раздражение рецепторов корня языка, неба и задней стенки глотки. Возникшее возбуждение по афферентным нервным волокнам передается в продолговатый мозг — к центру глотания, а оттуда — к мышцам полости рта, глотки, гортани, пищевода. Благодаря сокращению этих мышц пищевой комок проталкивается в глотку, минуя дыхательные пути (носоглотку, гортань). Затем сокращением мышц глотки пищевой комок продвигается в открытое отверстие пищевода, откуда посредством его перистальтических движений перемещается в желудок.

Поступающая в полость желудка пища вызывает сокращения его мышц и усиление секреции желудочного сока. Пища перемешивается с желудочным соком и превращается в жидкую кашу — химус. За сутки у взрослого человека выделяется до 3 л сока. Основными его компонентами, принимающими участие в расщеплении питательных веществ, являются ферменты — пепсин, липаза и соляная кислота. Пепсин расщепляет сложные белки на простые, которые подвергаются дальнейшим химическим изменениям в кишечнике. Он действует только в кислой среде, которая обеспечивается присутствием в желудке соляной кислоты, секретиромой обкладочными клетками. Желудочная липаза расщепляет только эмульгированный жир молока. Углеводы в полости желудка не перевариваются. Важным компонентом желудочного сока является слизь (муцин). Она предохраняет стенку желудка от механических и химических повреждений и переваривающего действия пепсина.

После 3 — 4-часовой обработки в желудке химус маленькими порциями начинает поступать в тонкий кишечник. Передвижение пищи в кишечник осуществляется сильными сокращениями пилорического отдела желудка. Ско-

рость опорожнения желудка зависит от объема, состава и консистенции принятой пищи. Жидкости переходят в кишечник сразу же после поступления в желудок, а плохо пережеванная и жирная пища задерживается в желудке до 4-х и более часов.

Сложный процесс пищеварения желудка регулируется нервными и гуморальными механизмами. Секретия желудочного сока начинается еще до приема пищи (условные рефлексy). Так, приготовление к еде, разговоры о пище, вид и запах ее вызывают выделение не только слюны, но и желудочного сока. Такой предварительно выделившийся желудочный сок называется аппетитным или запальным. Он подготавливает желудок к перевариванию пищи и является важным условием его нормальной работы.

Прием пищи сопровождается механическими раздражениями рецепторов полости рта, глотки, пищевода и желудка. Это приводит к усилению желудочной секреции (безусловные рефлексy). Центры секреторных рефлексов расположены в продолговатом и промежуточном мозге, в гипоталамусе. От них импульсы по блуждающим нервам поступают к желудочным железам.

Кроме рефлекторных (нервных) механизмов в регуляции желудочного сокоотделения участвуют гуморальные факторы. Слизистая желудка продуцирует гормон гастрин, который стимулирует секрецию соляной кислоты и в незначительной степени выделение пепсина. Гастрин выделяется в ответ на поступление пищи в желудок. При повышении секреции соляной кислоты высвобождение гастрина тормозится и таким образом осуществляется саморегуляция желудочной секреции.

К стимуляторам желудочной секреции относится гистамин, образуемый в слизистой желудка. Сокогонным действием обладают многие пищевые вещества и продукты их расщепления, которые попадают в кровь при их всасывании в тонком кишечнике. В зависимости от факторов, возбуждающих секрецию желудочного сока, выделяют несколько фаз: мозговую (нервную), желудочную (нервно-гуморальную) и кишечную (гуморальную).

В тонком кишечнике завершается расщепление питательных веществ. В нем переваривается основное количество углеводов, белков и жиров. Здесь осуществляется и внеклеточное, и мембранное пищеварение, в которых участвуют желчь и ферменты, образующиеся кишечными железами и поджелудочной железой.

Клетки печени секретируют желчь непрерывно, но в двенадцатиперстную кишку она выделяется только с поступлением пищи. В состав желчи входят желчные кислоты, желчные пигменты и многие другие вещества. Пигмент билирубин определяет светло желтую окраску желчи у человека. Желчные кислоты способствуют процессам переваривания и всасывания жиров. Желчь в силу присущей ей щелочной реакции нейтрализует поступающее в двенадцатиперстную кишку из желудка кислое содержимое и тем самым прекращает действие пепсина, а также создает благоприятные условия для действия ферментов кишечника и поджелудочной железы. Жировые капли под влиянием желчи превращаются в тонкодисперсионную эмульсию, а затем липазой расщепляются до глицерина и жирных кислот, способных проникать через слизистую кишечника. Если желчь в кишечник не выделяется (закупорка желчного протока), то жиры не усваиваются организмом и выделяются с каловыми массами.

Ферменты, образуемые поджелудочной железой и выделяемые в двенадцатиперстную кишку, способны расщеплять белки, жиры и углеводы. В течение суток у человека образуется до 2 л поджелудочного сока. Основные ферменты, содержащиеся в нем, — трипсин, химотрипсин, липаза, амилаза и глюкозидаза. Большинство ферментов вырабатываются поджелудочной железой в неактивном состоянии. Их активация осуществляется в полости двенадцатиперстной кишки. Так, трипсин и химотрипсин в составе поджелудочного сока находятся в виде неактивного трипсиногена и химотрипсиногена и переходят в активную форму в тонком кишечнике: первый под действием фермента энтерокиназы, второй — трипсина. Трипсин и химотрипсин расщепляют белки до полипептидов и пептидов. Дипептидазы кишечного сока расщепляют дипептиды до аминокислот. Липаза гидролизует эмульгированные желчью жиры на глицерин и жирные кислоты. Под действием амилазы и глюкозидазы большинство углеводов расщепляются до глюкозы. Эффективному всасыванию питательных веществ в тонком кишечнике способствует его большая поверхность, наличие множественных складок, ворсинок и микроворсинок слизистой оболочки. Специализированными органами всасывания являются ворсинки. Сокращаясь, они способствуют контакту поверхности слизистой с химусом, а также оттоку крови и лимфы, насыщенных питательными веществами. При расслаблении из полости кишечника в их

сосуды вновь поступает жидкость. В течение суток в тонком кишечнике всасывается до 10 л жидкости, из которых 7 — 8 л составляют пищеварительные соки.

Большая часть образовавшихся при переваривании пищи веществ и вода всасываются в тонком кишечнике. Непереваренные остатки пищи поступают в толстый кишечник, в котором продолжается всасывание воды, минеральных веществ и витаминов. Существенное значение для разложения переваренных остатков пищи имеют содержащиеся в толстом кишечнике многочисленные бактерии. Одни из них способны расщеплять целлюлозу растительной пищи, другие — разрушать невсосавшиеся продукты переваривания белков и углеводов. В процессе брожения и гниения остатков пищи образуются ядовитые вещества. При попадании в кровеносное русло они обезвреживаются в печени. Интенсивное всасывание воды в толстом кишечнике способствует уменьшению и уплотнению химуса — формированию каловых масс, которые удаляются из организма во время акта дефекации.

Гигиена питания. Питание человека должно организовываться с учетом закономерностей работы пищеварительной системы. Постоянно следует придерживаться правил гигиены питания.

1. Стараться соблюдать определенное время приема пищи. Это способствует образованию условных соковыделительных рефлексов и лучшему перевариванию принятой пищи и значительному предварительному сокоотделению.

2. Пища должна быть вкусно приготовленной и красиво оформленной. Вид, запах поданной пищи, сервировка стола возбуждают аппетит, усиливают выделение пищеварительных соков.

3. Принимать пищу следует медленно, хорошо пережевывая. Размельченная пища быстрее переваривается.

4. Температура пищи не должна быть выше 50 — 60° С и ниже 8 — 10° С. Горячая и холодная пища раздражают слизистые оболочки полости рта и пищевода.

5. Пища должна быть приготовлена из доброкачественных продуктов, чтобы не вызвать пищевое отравление.

6. Стараться регулярно употреблять сырые овощи и фрукты. В них содержится много витаминов и клетчатки, которая стимулирует двигательную работу кишечника.

7. Сырые овощи и фрукты необходимо мыть перед едой кипяченой водой и защищать от загрязнения мухами — переносчиками болезнетворных микробов.

8. Строго соблюдать правила личной гигиены (мыть руки перед едой, после контакта с животными, после посещения туалета и т.д.).

12.7. Обмен веществ

Обмен веществ и энергии — это совокупность химических и физических превращений в организме, которые обеспечивают его жизнедеятельность в зависимости от условий внешней среды. Между организмом и средой обмен веществами и энергией осуществляется постоянно. В организм человека из внешней среды поступают кислород, вода, минеральные соли, питательные вещества, витамины, необходимые для построения и обновления структурных элементов клеток и тканей и образования энергии. В клетках организма непрерывно происходят сложные химические процессы — усвоение веществ, синтез свойственных организму белков, жиров и углеводов, затем их окисление с освобождением энергии и выделение образующихся продуктов обмена во внешнюю среду. Процессы обмена белков, жиров и углеводов взаимосвязаны на конечных этапах окислительного распада конечных продуктов. Освободившаяся в результате окисления углеводов, жиров и белков энергия аккумулируется в АТФ (60 — 70 %) и лишь 30 — 40 % ее превращается в тепловую энергию и выделяется из организма во внешнюю среду в процессе теплоотдачи.

Энергетические затраты организма определяются по количеству тепла, выделенного им в единицу времени. Принято измерять энергию в килоджоулях или килокалориях (1 ккал = 4,19 кДж).

Процесс усвоения, синтеза и накопления веществ и энергии в организме называется *ассимиляцией*. Процесс распада сложных веществ на более простые с выделением энергии называется *диссимиляцией*. Ассимиляция и диссимиляция неразрывно связаны: синтез веществ невозможен без потери той энергии, которая освобождается при их распаде, а ассимиляция сопровождается усилением диссимиляции. Нарушение любой из этих сторон жизнедеятельности организма неизбежно приводит к расстройству всего обмена веществ.

Интенсивность окислительных процессов и превращение энергии зависит от пола, возраста, массы тела, роста, характера питания, мышечной работы и др. Обмен веществ регулируется нервной системой и гормонами. Так, на бел-

ковый обмен оказывает влияние гормон щитовидной железы — тироксин, на жировой — гормоны поджелудочной и щитовидной, надпочечников и гипофиза, на углеводный — гормоны поджелудочной железы (инсулин) и надпочечников (адреналин). Все обменные процессы протекают при участии ферментов.

Обмен белков. Белки составляют около 25 % массы тела. Они состоят из аминокислот и отличаются друг от друга числом и порядком расположения последних. Различают заменимые и незаменимые аминокислоты. Первые могут синтезироваться в организме, вторые — нет и поступают только с продуктами питания. К незаменимым аминокислотам относятся валин, гистидин, метионин, триптофан, треонин, фенилаланин, лизин, лейцин и изолейцин. Белки пищи, содержащие все необходимые организму аминокислоты, называются *полноценными* — это белки молока, яиц, мяса, рыбы.

Белки входят в состав цитоплазмы, ядра клеток, гормонов, ферментов, многих специфических белков — гемоглобина, миозина и др. Резервами белка организм не обладает. Для обеспечения нормальной жизнедеятельности требуется постоянное поступление белков с пищей. Ежедневно взрослый человек должен получать с пищей не менее 80 — 100 г белка. Для растущего организма потребности в белке значительно выше. Недостаточное поступление белков ведет к задержке роста и общего развития у детей, к нарушениям ферментативных систем и т.д. Белки в пищевом рационе не могут быть заменены углеводами и жирами. В то же время излишки аминокислот, поступающие с пищей, могут превращаться в печени в жиры и углеводы.

В пищеварительном канале белки расщепляются на аминокислоты, которые доставляются кровью в клетки тканей, где вновь из них синтезируются специфические белки, свойственные данному организму. В организме наряду с непрерывным синтезом белков происходит их постоянный распад. Образующиеся продукты — вода, углекислый газ и азотсодержащие вещества (аммиак, мочевая кислота) из организма выводятся почками. Некоторые из них, например аммиак (токсическое вещество), предварительно в печени превращаются в мочевину и тем самым обезвреживаются.

Об интенсивности белкового обмена в организме судят по азотистому равновесию — количеству поступившего и выделенного из организма азота, входящего в состав белка. Если азота поступает больше, чем выделяется, то в организме наблюдается положительный азотистый баланс,

т.е. преобладает синтез белка над его распадом. Такой положительный азотистый баланс характерен для растущего организма. Если же количество выделенного азота больше поступившего, то имеет место отрицательный баланс азота, что нередко отмечается у пожилых людей.

Обмен жиров. Количество жира в организме человека в среднем составляет около 10 — 20 %. В состав жиров входят насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты. Последние не синтезируются в организме и должны обязательно поступать с пищей. Ненасыщенные жирные кислоты содержатся в растительных маслах. Взрослому человеку необходимо принимать до 80 — 100 г жиров в сутки. Синтез жиров может осуществляться и в самом организме из поступающих в избытке белков и углеводов.

Жиры в организме служат источником энергии и по этой способности превосходят все другие питательные вещества более чем в 2 раза. Они входят в состав цитоплазмы, ядра, клеточных мембран, являются источниками биологически активных веществ, растворителями ряда витаминов. Излишки жиров откладываются в так называемых жировых депо (сальник, подкожная клетчатка).

Обмен углеводов. Углеводы в организме человека в среднем составляют около 1 % массы тела. В естественных пищевых продуктах углеводы представлены в виде моно-, ди- и полисахаридов. Углеводы служат основным источником энергии, хотя используются и в качестве пластического материала (построение оболочек соединительной ткани) и в синтезе многих веществ.

В пищеварительном тракте полисахариды (крахмал, гликоген) превращаются в глюкозу, которая поступает в клетки тканей, где окисляется с образованием энергии. Продукты распада — углекислый газ и вода — удаляются из организма. Уровень глюкозы в крови относительно постоянен и составляет 0,11 %. Избыток глюкозы, поступающей с пищей, откладывается в клетках печени и мышцах в виде гликогена (животного крахмала). Гликоген интенсивно расходуется во время физической работы, когда возрастает потребность в энергии. При недостаточном поступлении углеводов с пищей они могут образовываться из белков и жиров, а при избыточном — превращаться в жиры. Суточная потребность взрослого человека в углеводах составляет 450 — 500 г.

Обмен воды и минеральных солей. Вода составляет значительную часть организма человека (в среднем 60 %

массы тела). Ее содержание в организме зависит от возраста, пола и упитанности. В детском организме воды значительно больше, чем у взрослых. В различных органах и тканях содержится неодинаковое количество воды: больше в печени, селезенке, мышцах (до 80 % массы) и значительно меньше в костной ткани (до 20 %).

Вода необходима для нормального течения физиологических процессов. Она растворяет органические и неорганические вещества, активно участвует в химических реакциях и регуляции температуры тела. В нормальных условиях человек в течение суток потребляет около 2,5 л воды: 1,2 л — в виде различных жидкостей, 1 л — с пищей, 0,3 л образуется в организме в процессе окисления пищевых веществ. Из организма вода выделяется почками, кишечником, легкими и кожей. В среднем за сутки выводится 2,5 л воды. В результате общее количество воды в организме поддерживается на постоянном уровне.

Поступление воды в организм регулируется потребностью в ней, которая зависит от пищи и температуры окружающей среды. Углеводная и жирная пища снижают эту способность, соленая пища и высокая температура повышают. Минимальные потребности человека в воде составляют около 1,5 л в сутки. При избыточном потреблении воды может развиваться водная интоксикация, характеризующаяся увеличением количества внутриклеточной воды. Недостаточное поступление воды сопровождается нарушением кровообращения, а полное лишение воды приводит к гибели организма.

Водный обмен тесно связан с минеральным (солевым) обменом. Минеральные вещества необходимы организму для построения клеток и синтеза различных физиологически активных веществ — белков, ферментов, гормонов. Они обуславливают необходимую величину осмотического давления в крови и тканевых жидкостях, участвуют в таких физиологических процессах, как нервное возбуждение, мышечное сокращение, свертывание крови и т.д. Общее количество минеральных солей в организме человека составляет около 4 % его массы. Кроме того, организм нуждается в регулярном поступлении электролитов с пищей и водой, так как они постоянно выводятся почками, кожей, кишечником и легкими. Смешанная пища содержит достаточное количество солей, кроме хлорида натрия, который необходимо добавлять в пищу при кулинарной обработке. Потребность человека в различных минеральных веществах неодинакова: одни, называ-

емые макроэлементами (Na, K, Ca, Mg, Cl, P), необходимы организму в большом количестве (в граммах и десятых долях грамма в сутки), другие — микроэлементы Fe, Cu, J, Zn — в малых количествах (в микрограммах).

Недостаток минеральных веществ приводит к различным нарушениям обмена веществ, а у детей сказывается на их росте и развитии (табл. 12.3).

Таблица 12.3. Необходимые минеральные вещества и их функции

Суточная потребность организма в элементах	Физиологические функции	Последствия недостаточного поступления
Натрий, 4 — 6 г	Участвует в поддержании кислотно-щелочного равновесия и объема воды, механизме возбуждения нервов и мышц	Слабость
Калий, 3 — 5 г	Участвует в ферментативных процессах в скелете и функциональной деятельности нервов и мышц	Слабость
Кальций, 0,7 — 0,8 г	Входит в состав костей и зубов, участвует в свертывании крови, мышечном сокращении, реакциях нервной системы	Мышечные судороги
Магний, 0,4г	Входит в состав костей и зубов, участвует в белковом и углеводном обмене	Отсутствие аппетита, тошнота
Хлор, 6,0 — 9,0г	Поддерживает объем воды и кислотно-щелочное равновесие	Нарушения не установлены
Фосфор, 1,2 — 1,5 г	Входит в состав костей, зубов, участвует в энергетическом обмене	Диминерализация костей
Железо, 10 — 18 мг	Входит в состав гемоглобина	Анемия
Медь, 2 — 5 мг	Входит в состав ферментов	Анемия
Иод, 0,2 мг	Участвует в синтезе гормонов щитовидной железы	Зоб
Фтор, 1 мг	Участвует в процессе развития зубов, формировании дентина и зубной эмали, костеобразования	Карисес

Нормы питания. Средние величины потребности человека в питательных веществах в зависимости от пола, возраста, характера труда определяют нормы питания, в основу разработки которых положены следующие принципы.

1. Учет энергетических затрат организма. В зависимости от интенсивности труда выделяют четыре группы ра-

ботников разных профессий: а) умственного труда; б) занятых легким физическим трудом; в) занятых тяжелым механизированным трудом; г) занятых тяжелым физическим трудом.

2. Качественный состав пищи. Пища должна содержать все основные питательные вещества — белки, жиры и углеводы, незаменимые аминокислоты, ненасыщенные жирные кислоты, витамины, минеральные вещества и др.

3. Количественный состав пищи. Пища должна удовлетворять минимальные физиологические потребности во всех питательных веществах, особенно в белках, жирах и углеводах.

4. Энергетическая ценность пищи. Пища должна соответствовать энергетическим затратам организма. Учет энергии, поступающей с пищей, необходим не только для того, чтобы своевременно и эффективно восполнять энергетические затраты организма, но и для предупреждения избыточного питания. Систематическое превышение калорийности употребляемого рациона неизбежно приводит к увеличению массы тела (ожирению). Особенно быстро это развивается на фоне пониженной физической активности. Напротив, снижение калорийности пищевого рациона меньше необходимых потребностей сопровождается уменьшением массы тела, понижением работоспособности, повышенной восприимчивостью к инфекционным заболеваниям.

5. Физиологические нормы питания основываются на оптимальном сбалансировании питательных веществ. В пищевом рационе между белками, жирами и углеводами должно быть следующее соотношение: 1:1,2 : 4,6. Энергетическая ценность белков должна составлять 11 — 14 %, жиров — 30 — 36 и углеводов — 53 — 56 %.

Питание поддерживает на оптимальном уровне функции всех систем организма и повышает его сопротивляемость внешним воздействиям, обеспечивает необходимый уровень обмена веществ организма. Рациональное питание способствует состоянию устойчивого здоровья и высокой работоспособности человека.

Витамины. Для обмена веществ необходимы пищевые добавки — витамины. Эти органические вещества в организме не синтезируются или синтезируются в недостаточных количествах. Впервые наличие таких веществ в пище было обнаружено русским врачом Н.И.Луниным (1880). Витамины принято обозначать буквами латинского алфавита по

Таблица 12.4. Характеристики основных витаминов

Название	Потребность в сутки	Источники содержания	Влияние	Признаки недостаточности
<i>Жирорастворимые витамины</i>				
Витамин А (ретинол)	1,5–2,5 мг	Животные жиры, мясо, рыба, яйца	Зрение, рост, размножение	Нарушение сумеречного зрения, сухость кожи, поражение роговицы глаз (ксерофтальмия)
Витамин Д (кальциферол)	2,5 мкг	Печень, рыба, икра, яйца	Обмен кальция и фосфора	Нарушение образования костей (рахит)
Витамин Е (токоферол)	10–20 мг	Зеленые овощи, семена злаков, яйца, растительные масла	Размножение, обмен веществ	Атрофия скелетных мышц, бесплодие
Витамин К (филлохинон)	0,2–0,3 мг	Шпинат, салат, томаты, печень, синтезируются микрофлорой кишечника	Свертывание крови	Кровоточивость, кровоизлияния
<i>Водорастворимые витамины</i>				
Витамин В ₁ (тиамин)	1,3–2,6 мг	Крупы, молочные продукты, яйца, фрукты	Обмен веществ, функции желудка, сердца	Поражение нервной системы (болезнь бери-бери)
Витамин В ₂ (рибофлавин)	2–3 мг	Крупы, дрожжи, овощи, молоко, мясо	Обмен веществ, зрение, кроветворение	Нарушение роста, поражение кожи
Витамин В ₁₂ (цианкобаламин)	2–3 мкг	Печень, почки, рыба, яйца, вырабатывается микроорганизмами	Обмен веществ, кроветворение	Малокровие (анемия)
Витамин С (аскорбиновая кислота)	60–100 мг	Свежие фрукты, ягоды	Обмен веществ, окислительно-восстановительные процессы	Уменьшение прочности капилляров (кровооточивость, цинга)
В ₃ , РР (никотиновая кислота)	15–25 мг	Мясо, печень, хлеб грубого помола	Обмен веществ в коже	Пеллагра

химическому строению или эффекту действия. В основу современной классификации витаминов положена их способность растворяться в воде и жире. Различают жирорастворимые (А, D, Е и К) и водорастворимые (В₁, В₂, В₆, В₁₂, С и др.) витамины.

Витамины являются составной частью ферментов и в связи с этим оказывают влияние на обмен веществ, рост и многие другие физиологические процессы. Общее количество витаминов, необходимое организму, ничтожно мало и составляет всего лишь 180 — 200 мг в сутки. Запас витаминов, за исключением некоторых (например, витамин D), ограничен и должен постоянно пополняться с пищей. Отсутствие в пище хотя бы одного из витаминов приводит к заболеванию, называемому авитаминозом. Витамины содержатся в растительной и животной пище. В настоящее время чаще встречаются гиповитаминозы, являющиеся следствием не полного, а лишь ограниченного поступления витаминов в организм вследствие неправильного питания. Гиповитаминозы могут развиваться и в случае заболеваний желудочно-кишечного тракта, когда нарушена всасываемость витаминов (табл. 12.4).

Избыточное поступление витаминов, которое может наблюдаться при бесконтрольном приеме синтетических витаминных препаратов, также может привести к серьезным нарушениям многих физиологических функций в организме, обозначаемым как гипервитаминоз.

12.8. Выделение

У высших позвоночных животных и у человека моче выделительная система состоит из двух почек с ее выводными протоками — мочеточниками, мочевого пузыря и мочеиспускательного канала (рис. 12.18, а).

Почки — основной орган выделения — расположены у задней стенки живота по обе стороны позвоночника (правая и левая почки) на уровне поясничных позвонков. Почка имеет бобовидную форму. В ней различают верхний и нижний полюсы, переднюю и заднюю поверхности. Наружный край — выпуклый, внутренний — вогнутый. Середина вогнутой части, где расположены сосуды, нервы и мочеточники, называется воротами почки. На поперечном разрезе почки видны два слоя — корковое и мозговое вещество (см. рис. 12.18, б). Массивное корко

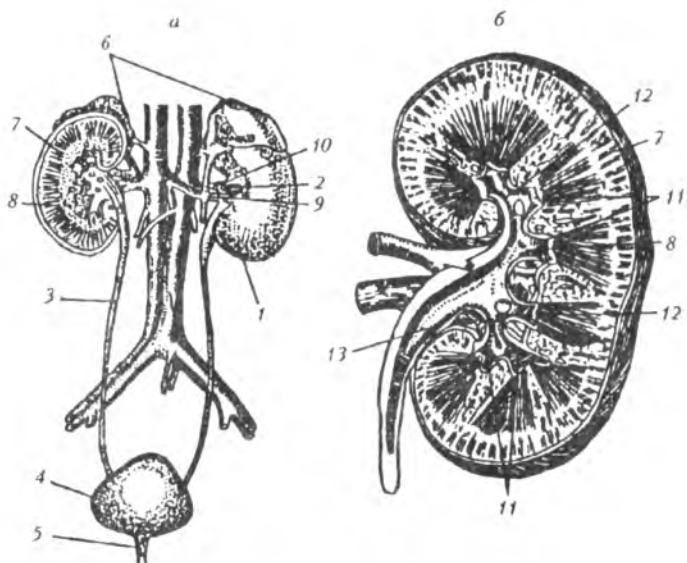


Рис. 12.18. Строение мочевыделительной системы (а) и почки (б): 1 — почка; 2 — ворота почки; 3 — мочеточник; 4 — мочевого пузыря; 5 — мочеиспускательный канал; 6 — надпочечники; 7 — корковое вещество почки; 8 — мозговое вещество почки; 9 — почечная вена; 10 — почечная артерия; 11, 12 — малые и большие почечные чашки; 13 — почечная лоханка

вое вещество занимает поверхностную зону, часть его отдельными участками вклинивается во внутренний мозговой слой. В мозговом веществе отчетливо видны так называемые почечные пирамиды, вершукми направленные к воротам почки и примыкающие к почечным чашечкам, которые, сливаясь, образуют почечную лоханку. В нее изливается образующаяся в почке моча. Лоханка суживается и переходит в мочеточник — тонкую мышечную трубку, соединяющую почку с расположенным уже в области таза мочевым пузырем. У каждой почки свой мочеточник. Мочевой пузырь представляет собой мышечный мешок, являющийся резервуаром для сбора мочи. Его вместимость у взрослого человека достигает 750 мл. Скопившаяся в мочевом пузыре моча периодически произвольно выводится из организма через мочеиспускательный канал (акт мочеиспускания).

Основным структурным и функциональным элемен-

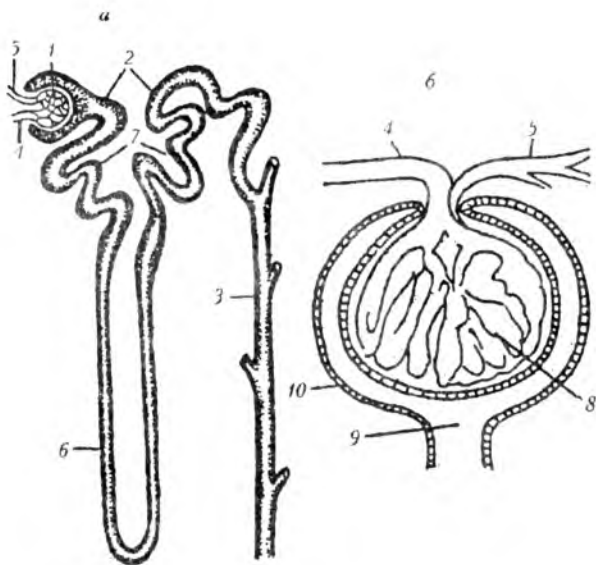


Рис. 12.19. Строение нефрона (а) и сосудистого клубочка (б):
 1 — сосудистый клубочек; 2 — мочевой канал; 3 — собирательная
 трубочка; 4, 5 — приносящая и выносящая артерии соответственно;
 6 — петля Генле; 7 — извитый каналец; 8 — капилляры; 9 — полость
 капсулы; 10 — капсула Шумлянско

том почки, в котором происходит образование мочи, является нефрон. У человека в обеих почках насчитывается более 2 млн нефронов. Нефрон состоит из кровеносных сосудов, образующих сосудистый клубочек (рис. 12.19, а, б), и почечного канальца — тонкой трубки длиной 35 — 50 см. Один слепозаканчивающийся ее конец как бы впячен внутрь просвета трубки и образует чашеобразное расширение, называемое капсулой Шумлянско (см. рис. 12.19, б). Внутри капсулы находится сосудистый клубочек — скопление капилляров, являющихся разветвлением приносящей почечной артерии. Соединяясь, капилляры клубочка образуют выносящую почечную артерию. Примыкающая к капсуле часть почечного канальца имеет извилистую форму и расположена, как и сама капсула, в корковом веществе почки. Затем каналец направляется в мозговой слой, где выпрямляется и образует петлю Генле. В последующем он делает еще несколько изгибов и петель и наконец впадает в более крупный выводной проток — собирательную трубку,

которая открывается в почечную чашечку. Мочевые канальцы опутаны густой сетью капилляров, являющихся продолжением выносящей артерии, выходящей из капсулы Шумлянского.

Образование мочи начинается с фильтрации крови через стенку капилляров сосудистого клубочка в полость капсулы Шумлянского. Этому способствуют медленное течение и высокое давление крови в капиллярах клубочка (до 70 мм рт.ст.), обусловленное тем, что почечные артерии отходят непосредственно от близко расположенной брюшной аорты, а диаметр приносящей артерии клубочка вдвое больше, чем выносящей.

Профильтрованная и поступившая в капсулу Шумлянского жидкость по составу близка к плазме крови и называется первичной мочой. В ней отсутствуют белки крови, которые имеют высокую молекулярную массу и поэтому не проникают через стенку капилляров (табл. 12.5). Первичная моча из капсулы поступает (фильтруется) в почечный каналец. Клетки, образующие стенки почечных канальцев, способны обратно всасывать из первичной мочи воду и многие растворенные в ней вещества — глюкозу и некоторые соли. До 99 % первичной мочи подвергается обратному всасыванию (реабсорбции). Благодаря этому в моче остаются только те соединения, которые подлежат удалению из организма, а все необходимые организму вещества возвращаются в кровь. Кроме того, почки обладают способностью активно секретировать такие вещества, как аммиак, креатин и др. Таким образом, окончательный состав мочи (вторичная моча) формируется тремя почечными процессами: фильтрацией, реабсорбцией и секрецией, участие которых при выведении различных веществ неодинаково. Вторичная моча отличается от первичной отсутствием сахара, аминокислот и повышенной концентрацией мочевины почти в 70 раз.

Большая суммарная поверхность почечных канальцев (до 40 — 50 м) и активная деятельность их клеток способствует тому, что из 150 — 170 л суточной первичной мочи образуется только 1,5 — 2 л вторичной. У человека за 1 ч образуется до 7200 мл первичной мочи, а выделяется 60 — 120 мл вторичной.

Непрерывно образующаяся моча по мочеточникам поступает в мочевой пузырь, из которого по мочеиспускательному каналу периодически выводится из организма.

Таблица 12.5. Содержание некоторых веществ в плазме крови, первичной и вторичной моче, %

Вещество	Плазма крови	Моча	
		первичная	вторичная
Вода	90 — 92	около 99	99 — 98
Белки, жиры, гликоген	7 — 9	—	—
Глюкоза	0,1	0,01	—
Натрий	0,3	0,3	0,4
Хлор (в виде ионов)	0,37	0,37	0,7
Калий	0,02	0,02	0,15
Сульфат	0,002	0,002	0,18
Магний	0,0025	0,0025	0,006
Мочевина	0,03	0,03	2,0
Мочевая кислота	0,004	0,004	0,05

Деятельность почек, как и всей выделительной системы, регулируется нервной системой и железами внутренней секреции — главным образом гипофизом.

Основная функция почек — это удаление из плазмы крови конечных продуктов метаболизма (мочевина, мочевая кислота и другие соединения), ненужных и вредных для организма. Почками выводятся и чужеродные вещества, поступившие в организм с пищей и в виде лекарств. Вместе с тем из организма могут удаляться и необходимые ему вещества — ионы натрия, кальция, фосфора и вода, что играет важную роль в регуляции ионного состава плазмы крови, количества воды и поддержании кислотно-щелочного равновесия, т.е. в обеспечении постоянства внутренней среды организма. Кроме того, в почках вырабатывается гормоноподобное вещество — ренин, принимающий участие в регуляции уровня кровяного давления, и эритропоэтин, стимулирующий образование эритроцитов. В выведении ненужных организму веществ участвуют многие органы:

органы выделения	выделяемые вещества
легкие	углекислый газ
почки, кишечник, легкие	лекарственные вещества, химические яды
почки, кожа, легкие	различные соли
кишечник	вода
почки, кожа (частично), кишечник	азотсодержащие вещества

12.9. Кожа

Наружным покровом тела является кожа, которая состоит из двух слоев: поверхностного — эпидермиса и внутреннего — собственно кожи (дерма).

Эпидермис образован многослойным эпителием, насчитывающим до 100 слоев. Толщина его неодинакова в различных частях тела (0,07 — 4,8 мм) и зависит от силы и характера воздействия на него окружающих факторов среды. Наиболее толстый эпидермис на ладонях и подошвах, которые больше всего подвергаются механическим воздействиям, самый тонкий — на веках. Поверхностный слой эпидермиса образован ороговевшими мертвыми клетками. Они непрерывно слущиваются и замещаются посредством деления клеток нижележащих слоев, относящихся к ростковой зоне эпидермиса. В протоплазме этих клеток образуется и откладывается пигмент — меланин, определяющий окраску кожи. От количества пигмента зависят различного

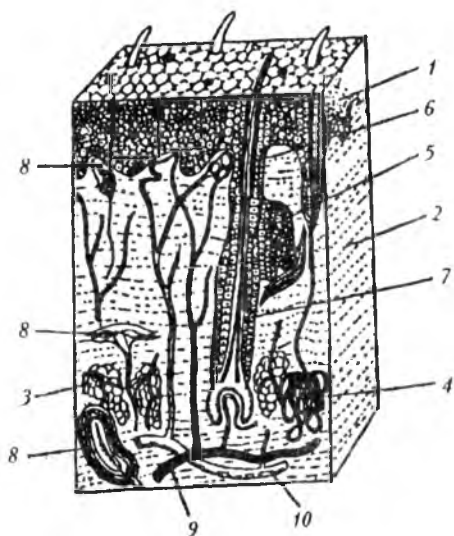


Рис. 12.20. Строение кожи человека:
1 — эпидермис; 2 — собственно кожа; 3 — жировая клетчатка; 4, 5 — потовая и сальная железы соответственно; 6 — волос; 7 — эпителиальное и корневое влагалище; 8 — нервные окончания; 9 — подкожная вена; 10 — кожная артерия

рода оттенки кожи у людей. Пигментация кожи способствует поглощению коротковолновых солнечных лучей и тем самым предохраняет внутренние органы от повреждения. Клетки ростковой зоны эпидермиса вклиниваются выступами во внутренний слой — дерму (рис. 12.20).

Слой дермы образован плотной соединительной тканью, состоящей из клеток и тесно переплетающихся волокон. Последние придают коже эластичность: она легко растягивается и смещается. Этот слой кожи намного толще эпидермиса, богато снабжен кровеносными сосудами и нервными окончаниями — рецепторами. Сосуды кожи — это депо крови и механизм регуляции теплоотдачи. Собственно кожа (дерма) переходит в глубже лежащий жировой слой — подкожную клетчатку, которая состоит из жировых клеток, расположенных в промежутках между соединительнотканью волокон. Подкожная жировая клетчатка — резерв питательного материала, который расходуется при голодании организма. Кроме того, она предохраняет глубже лежащие органы от переохлаждения и механического повреждения.

В собственно коже находятся потовые, сальные железы и корни волос. Потовые железы располагаются в более глубоких слоях и представляют собой длинные неразветвленные трубки, начальная часть которых закручена в клубочек. Мышечные волокна, окружающие железу, своими сокращениями обеспечивают выделение пота. Потовые железы распределены на поверхности тела неравномерно, их общее количество составляет 2 — 3 млн. С потом выделяются вода, растворенные в ней соли, что способствует регуляции теплоотдачи.

Сальные железы связаны с волосяным покровом. Секретом этих желез — кожным салом — обильно смазываются волосы и поверхность кожи.

Волосы покрывают значительную часть поверхности кожи. В волосе различают стержень, свободно выступающий над поверхностью кожи, и погруженный в нее корень, утолщенный в форме луковицы. Клетки соединительной ткани окружают корень, образуя волосяную сумку, в которую впадают протоки сальных желез. К каждому волоску прикреплены мышца, поднимающая и опускающая волос. При помощи корней волос питается и растет. Волосы плохо проводят тепло, ограничивая его отдачу телом.

Ногти, находящиеся на пальцах рук и ног, являются производными рогового слоя эпидермиса.

Кожа выполняет многочисленные функции, связанные с поддержанием постоянства внутренней среды. Она предохраняет организм от многих воздействий (механических, химических, физических) и создает непреодолимое препятствие для большинства микроорганизмов. Кожа вырабатывает особые вещества, способствующие ее самодезинфекции. Благодаря потовым и сальным железам она выполняет выделительную функцию: с потом из организма выводятся различные продукты (мочевина, соли и др.). За сутки у взрослого человека выделяется 700 — 1300 мл пота. Через кожу частично осуществляется газообмен (до 1,5 % от общего газообмена организма).

Кроме того, кожа является органом чувств. В ней содержится огромное количество чувствительных нервных окончаний (рецепторов), воспринимающих тепло, холод, боль и др. На 1 см² поверхности тела в среднем находится 100 — 200 болевых точек, 12 — 15 холодowych, 1 — 2 тепловых и около 25 осязательных (тактильных).

Кожа принимает участие в регуляции температуры тела. Она предохраняет организм от перегревания и охлаждения, помогает сохранять постоянную температуру тела. Около 80 % тепла, образующегося в организме, выделяется через кожу путем перераспределения крови в сосудах и испарения воды с поверхности кожи. Так, в холодную погоду кровеносные сосуды суживаются, приток крови уменьшается и потери тепла сокращаются, в теплую погоду они расширяются и избыток тепла отдается в окружающую среду.

Когда температура окружающей среды превышает температуру тела, теплоотдача может осуществляться только путем испарения. При перегревании организма обильное выделение пота способствует охлаждению тела. При испарении 1 л воды организм человека способен выделить 1/3 тепла, выработанного за целый день в условиях относительного покоя. Один литр выделенного пота у человека может понизить температуру тела на 10° С. Интенсивность отдачи тепла может меняться в зависимости от условий, в которых находится организм (температура, влажность воздуха, физическая работа).

Закаливание организма — это комплекс различных процедур, обеспечивающий повышение устойчивости организма к воздействию холода. В результате закаливания в организме вырабатываются условные рефлексy на расширение и сокращение сосудов, уменьшение и увеличение

потери тепла, повышение защитных сил организма против вредных влияний и внешних температурных колебаний. Поэтому закаленные люди менее восприимчивы к холоду и, следовательно, к простудным заболеваниям. Основные условия закаливания организма — это систематичность, непрерывность (ежедневно), постепенность и последовательность принятия процедур. Основными способами закаливания организма являются воздушные и солнечные ванны, водные процедуры, физическая культура и спорт.

Наиболее мягкой способ закаливания — воздушные ванны, применяемые во время утренней гимнастики на свежем воздухе, пешеходных прогулок, ходьбы на лыжах, катания на коньках, туристических походов, сна в комнате с открытыми окнами. Лучшее время принятия солнечных ванн с 10 до 12 ч, которые необходимо начать с 5 — 10 мин и постепенно увеличивать до 40 — 50 мин, но не более.

Особенно эффективными являются водные процедуры — умывание холодной водой, холодные ванны для ног, обтирание влажным полотенцем, обливание водой, душ, купание в водоемах. Закаливание всегда начинают с более высокой температуры воды, которую потом постепенно снижают. Наблюдаемые при этом возбуждения терморепцепторов тренируют систему терморегуляции и защитные силы организма.

Чистота кожи — это профилактика ее заболеваний. Загрязненная кожа теряет свои бактерицидные свойства. Болезнетворные микроорганизмы сохраняют жизнеспособность на загрязненной коже десятки минут, на чистой (после мытья) — быстро погибают. Необходимо часто мыть руки, ноги, тело, чтобы удалять с поверхности кожи грязь, пот, не допускать скопления микроорганизмов. Руки следует мыть несколько раз в день по мере загрязнения и обязательно перед едой и после посещения туалета, ноги — каждый вечер перед отходом ко сну, все тело — не реже одного раза в неделю (баня, ванна, душ). Хорошо ежедневно обмываться водой, хотя бы до пояса.

Для поддержания в хорошем состоянии кожных покровов и других физиологических функций необходимо предъявлять определенные гигиенические требования к одежде. Она должна быть чистой, обеспечивать свободу движений, дыхания, кровообращения, обладать и такими свойствами, как проницаемость для воздуха и влаги, способность впитывать и отдавать влагу.

12.10. Железы внутренней секреции

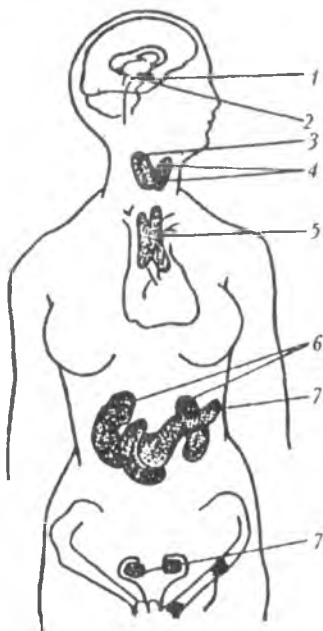
Железами внутренней секреции, или эндокринными, называются железы, не имеющие выводных протоков. Продукты своей жизнедеятельности — гормоны — они выделяют во внутреннюю среду организма — в кровь или тканевую жидкость. Гормоны обладают высокой биологической активностью, специфичностью, дистантным действием, т.е. влияют на органы и ткани, расположенные вдали от места образования. Одни гормоны довольно длительное время сохраняются в активном состоянии, другие отличаются неустойчивостью и быстро разрушаются. Поступая в кровь, они разносятся по всему организму, осуществляют гуморальную регуляцию функций и изменяют деятельность органов, возбуждая и тормозя их работу.

В отличие от желез внутренней секреции железы внешней секреции, или экзокринные, имеют выводные протоки и выделяют продукты своей секреторной деятельности во внешнюю среду (потовые железы) или в полости внутренних органов, сообщаемые с внешней средой (слюнные железы). Поджелудочная и половые железы, обладающие одновременно внешне- и внутрисекреторной функцией, относятся к смешанным.

Внутренняя секреция играет основную роль в регуляции обмена веществ, роста, умственного, физического и полового развития, процессах приспособления организма к изменяющимся условиям внешней и внутренней среды, а также в реакциях организма на стресс. Гормоны участвуют в поддержании постоянства внутренней среды.

Рис. 12.21. Расположение желез внутренней секреции:

1 — эпифиз; 2 — гипофиз; 3 — щитовидная железа; 4 — околощитовидные железы; 5 — зубная железа; 6 — надпочечники; 7 — поджелудочная железа; 8 — половые железы



К железам внутренней секреции относятся щитовидная, околотитовидные, надпочечники, гипофиз, эпифиз, вилочковая (зобная), внутрисекреторная часть поджелудочной и половых желез (рис. 12.21). Эндокринной функцией обладает гипоталамус (подбугровая область промежуточного мозга).

Надпочечники — парные железы массой 12 г, прилегающие к верхним полюсам почек. Надпочечники состоят из двух слоев: наружного — коркового и внутреннего — мозгового. Каждый из этих слоев является самостоятельным секретирующим органом, так как имеет различное происхождение, строение и выделяет гормоны, отличающиеся по строению и характеру действия.

В коре надпочечников вырабатываются гормоны, регулирующие минеральный (минералокортикоиды) и углеводный (глюкокортикоиды) обмены. Минералокортикоиды регулируют обмен натрия и калия в крови. Глюкокортикоиды поддерживают определенную концентрацию глюкозы в крови, увеличивают образование и отложение гликогена в печени и мышцах, а также влияют на обмен белков и жиров. Эти гормоны повышают сопротивляемость организма к вредным воздействиям, угнетают выработку антител и подавляют воспалительные процессы. Кроме того, в коре надпочечников секретируются небольшие количества половых гормонов.

При недостаточности функции коры надпочечников и снижении выработки гормонов развивается бронзовая, или аддисонова, болезнь. Ее характерные признаки — бронзовый оттенок кожи, мышечная слабость, повышенная утомляемость, восприимчивость к инфекции.

В мозговом веществе надпочечников вырабатывается адреналин и норадреналин. Большое количество адреналина выделяется при сильных эмоциях — гневе, испуге, боли. Увеличение количества поступающего в кровь адреналина вызывает учащенное сердцебиение, сужение кровеносных сосудов (однако сосуды мозга, сердца и почек расширяются) и повышение кровяного давления. Адреналин усиливает обмен веществ, особенно углеводов, ускоряет превращение гликогена печени и мышц в глюкозу. Под влиянием адреналина расслабляется мускулатура бронхов, угнетается перистальтика кишечника, повышается возбудимость рецепторов сетчатки, слухового и вестибулярного аппарата. Усиление образования адреналина может вызвать экстренную перестройку функций организма при действии чрезвычайных раздражителей.

Хотя гормоны коры и мозгового вещества надпочечников регулируют различные функции организма, общим для них является усиление защитных реакций организма при действии повреждающих факторов (инфекции, травмы, кровопотеря и т.д.).

Поджелудочная железа относится к числу смешанных желез. Ее внутрисекреторная функция заключается в выработке гормонов инсулина и глюкагона, которые поступают в кровь. Оба гормона регулируют углеводный обмен. Инсулин понижает содержание сахара в крови, переводя его в гликоген. Под влиянием инсулина усиливается поглощение глюкозы периферическими тканями, а гликоген депонируется в печени и мышцах. Глюкагон повышает содержание сахара в крови, вызывая распад гликогена, т.е. оказывает действие, противоположное инсулину.

Удаление или поражение железы вызывает сахарный диабет. При диабете в крови сильно возрастает количество сахара, так как отсутствие инсулина препятствует его превращению в гликоген. Избыток сахара в крови обуславливает его выделение с мочой. Расстройство углеводного обмена приводит к нарушению обмена белков и жиров, в крови накапливаются продукты неполного окисления жиров. При осложнениях заболевание может вызвать диабетическую кому, при которой возникает расстройство дыхания, ослабление сердечной деятельности, потеря сознания. Первая помощь состоит в срочном введении инсулина.

Гипофиз, или нижний придаток мозга, представляет собой железу массой 0,5 г. Он состоит из передней, средней и задней долей.

Гипофиз — важнейшая железа эндокринного аппарата, так как в нем вырабатываются гормоны, стимулирующие функции других желез внутренней секреции. Передняя доля гипофиза вырабатывает гормоны: 1) тиротропин, регулирующий функцию щитовидной железы, 2) кортикотропин, регулирующий функции коры надпочечников, 3) гонадотропины, влияющие на половые железы, 4) пролактин, возбуждающий синтез и секрецию молока. Здесь же вырабатывается гормон роста — соматотропин. При его недостаточной выработке в раннем возрасте рост ребенка тормозится и развивается заболевание гипофизарная карликовость (рост взрослого человека не превышает 130 см). Гипофизарный карлик отличается от кар-

лика-кретина (при заболевании щитовидной железы) правильными пропорциями тела и нормальным умственным развитием. Наоборот, избыточная продукция гормона роста у ребенка может привести к гигантизму: рост таких людей в 1,5 раза превышает рост нормального человека и может достичь 2,5 м. Если выработка гормона роста возрастает у взрослого человека, когда рост и формирование организма уже закончено, то развивается заболевание акрогемалия, при котором увеличиваются размеры рук, ног, лица. Одновременно растут и мягкие ткани: утолщаются губы и щеки, язык становится настолько большим, что не помещается во рту.

Средняя доля гипофиза выделяет гормон меланотропин, влияющий на окраску тела. Эта доля хорошо развита в гипофизе рыб, амфибий, рептилий. У млекопитающих, в том числе и у человека, она недоразвита.

Гормоны задней доли гипофиза вырабатываются в нервных ядрах гипоталамуса и из них поступают в заднюю долю гипофиза. Один гормон — вазопрессин уменьшает мочевыделение, а также суживает кровеносные сосуды, что обуславливает повышение кровяного давления. Другой — окситоцин — вызывает сокращение мускулатуры матки.

Понижение функции задней доли гипофиза вызывает несахарное мочеизнурение, при этом больной выделяет до 15 л мочи в сутки. Такая большая потеря воды требует ее восполнения, поэтому больные страдают от жажды и выпивают большое количество воды.

Деятельность гипофиза находится под контролем гипоталамуса, в нейросекреторных ядрах которого вырабатываются особые вещества (рилизинг-факторы), регулирующие функции гипофиза, а через него и других периферических желез (щитовидной, надпочечников, половых).

Щитовидная железа расположена у человека на шее впереди трахеи. Ее масса составляет 16 — 23 г. Гормоны щитовидной железы (тироксин и триодтиронин) в своем составе содержат йод. Поэтому одним из условий, обеспечивающих ее нормальную функцию, является регулярное поступление йода с пищей, водой и воздухом.

Гормоны щитовидной железы повышают обмен веществ, усиливают окислительные процессы и расщепление гликогена в печени, влияют на рост, развитие и дифференцировку тканей. Удаление щитовидной железы в молодом возрасте вызывает задержку роста млекопита-

ющих. Животные остаются карликами, у них замедляется дифференцировка почти всех органов. Гормоны щитовидной железы влияют на деятельность нервной системы. Их избыток усиливает возбудимость и повышает эмоциональность. Они повышают также температуру тела и частоту сердечных сокращений. При недостаточной выработке гормонов у человека наблюдается резкое отставание умственного развития.

При избыточной выработке гормонов развивается базедова болезнь. К основным признакам этого заболевания относятся разрастание ткани щитовидной железы (зоб), учащение сердцебиения (тахикардия) и пучеглазие. У больных повышается также возбудимость нервной системы, появляется дрожание рук, повышается обмен веществ, в результате чего он сильно худеет. Часто это заболевание развивается после психической травмы.

Недостаточность функции железы, появившаяся в детском возрасте, приводит к заболеванию, называемому кретинизмом. Недостаточность функции щитовидной железы у взрослого человека ведет к развитию микседемы (слизистый отек). При этом заболевании снижается обмен веществ и температура тела, масса тела увеличивается, появляется отечность, одутловатость лица и нарушается психика.

В местностях, где почва и вода содержат мало иода, у людей и животных нередко наблюдается увеличение щитовидной железы — эндемический зоб. Этот зоб является компенсаторным приспособлением организма к недостатку иода. Благодаря увеличению объема железистой ткани щитовидная железа способна вырабатывать достаточное количество гормона, несмотря на пониженное поступление иода в организм. При этом она может увеличиваться до больших размеров и достигать массы 1 кг и более. Нередко обладатель такого зоба чувствует себя совершенно здоровым, так как эндемический зоб не сопровождается изменением функции щитовидной железы. В целях профилактики эндемического зоба в местностях, где мало иода в окружающей среде, к поваренной соли добавляется иодистый калий.

Околощитовидные железы расположены на задней поверхности щитовидной железы. У человека имеется четыре железы. Их основной гормон (паратгормон) регулирует обмен кальция и фосфора в организме. Если у животного удалить эти железы, то в крови резко снизится

уровень кальция. При этом сильно повышается возбудимость нервной системы, появляются судороги всех мышц; такое состояние носит название тетании. Животное погибает от удушья вследствие судорог дыхательных мышц. При понижении функции околожитовидных желез увеличивается содержание кальция в результате разрушения костной ткани и выведения кальция в кровь. Заболевание сопровождается мышечной слабостью, кальций в виде камней откладывается в почках, мочевыводящих путях и других органах.

Половые железы — яичники у женщин и яички у мужчин — относятся к смешанным. Их внешнесекреторная функция заключается в образовании и выделении яйцеклеток и сперматозоидов, а внутрисекреторная — в продукции половых гормонов, поступающих в кровь.

Половые гормоны — андрогены (у мужчин) и эстрогены (у женщин) стимулируют развитие органов размножения (половых желез и придаточных частей полового аппарата), созревание половых клеток и формирование вторичных половых признаков. Под вторичными половыми признаками подразумеваются те особенности в строении и функциях организма, которые отличают мужчин от женщин: строение скелета, развитие мускулатуры, распределение волосяного покрова, подкожного жира, строение гортани, тембр голоса, своеобразие психики и поведения.

Действие половых гормонов на различные функции организма особенно наглядно проявляется у животных при удалении половых желез (кастрации) или их пересадке.

Большой интерес представляют опыты по пересадке половых желез: у ранее кастрированного животного появляются половые признаки того пола, железы которого пересажены. Например, если кастрированной курице пересадить половые железы петуха, то у нее появляются гребень, петушиное оперение и драчливость. Напротив, если кастрированному петуху пересадить яичник, то гребень уменьшается, исчезает петуший задор. Такие "петухи" проявляют заботу о потомстве и высиживают цыплят.

Кастрация была распространена в России в некоторых религиозных сектах. В Италии до середины XIX в. практиковалась кастрация мальчиков, певших в церковном хоре, для сохранения у них высокого тембра голоса.

Глава 13. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМА И ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

13.1. Нервная система

Нервная система регулирует деятельность всех органов и систем организма. Работа каждого органа — выделение секрета железами, сокращение скелетных мышц и сердца — происходит под влиянием нервной системы. Она согласовывает их деятельность, обеспечивая единство всего организма в целом. При изменении деятельности одного органа (или системы органов) происходят изменения в деятельности других органов (или систем). Например, во время физической работы усиливается сокращение мышц, в них повышается обмен веществ, следовательно, увеличивается потребность в питательных веществах и кислороде. В ответ на это рефлекторно усиливается работа сердца и легких и увеличивается приток крови к мышцам.

Нервная система обеспечивает связь организма с внешней средой. Все реакции организма на раздражения, поступающие из внешнего мира, обуславливаются деятельностью нервной системы. Повышение температуры окружающего воздуха вызывает усиленный приток крови к коже и потоотделение, чем предотвращается перегревание организма. Наоборот, понижение температуры приводит к сужению сосудов и уменьшению теплоотдачи. Кроме того, у человека высший отдел нервной системы — полушария головного мозга являются органом мышления и психической деятельности.

Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. *Центральная нервная* система представлена головным и спинным мозгом и состоит из серого и белого вещества. Серое вещество образовано телами и отростками нейронов. Эти скопления нервных клеток называются нервными центрами. Белое вещество — это нервные волокна (отростки нервных клеток, нейриты), покрытые миелиновой оболочкой (откуда и происходит белый цвет) и связывающие нервные центры между собой, т.е. проводящие пути. К *периферической нервной* системе относятся нервные корешки, узлы, сплетения и нервы. Нервные узлы, или ганглии, — это скопления нервных клеток за пределами спинного и головного мозга.

Спинной мозг находится в позвоночном канале и пред-

ставляет собой тяж, который сверху переходит в продолговатый мозг, а внизу заканчивается на уровне второго поясничного позвонка. Спинной мозг состоит из серого вещества, содержащего нервные клетки, и белого, образованного нервными волокнами (рис. 13.1). Серое вещество расположено внутри спинного мозга и со всех сторон окружено белым веществом. На поперечном разрезе в сером веществе различают передние и задние рога, а также соединяющую их перекладину, в центре которой находится узкий канал спинного мозга, содержащий спинномозговую жидкость. В грудном отделе выделяются боковые рога. В них заложены тела нейронов, иннервирующие внутренние органы.

Белое вещество спинного мозга образовано нервными отростками. Короткие отростки соединяют участки спинного мозга, а длинные составляют проводниковый аппарат двусторонних связей с головным мозгом. Нервные волокна группируются в пучки, различимые на препарате лишь под

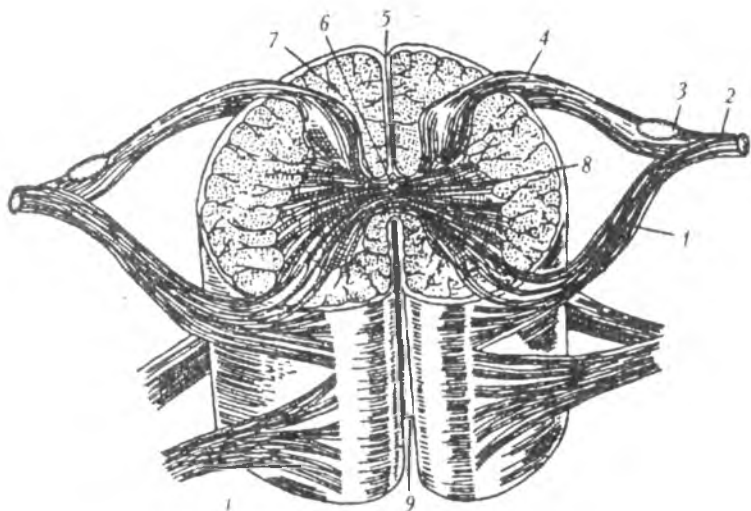


Рис. 13.1. Поперечный разрез спинного мозга:

- 1 — передний корешок спинномозгового нерва; 2 — спинномозговой нерв; 3 — спинномозговой узел; 4 — задний корешок спинномозгового нерва; 5 — задняя продольная борозда; 6 — спинномозговой канал; 7, 8 — белое и серое вещество мозга соответственно; 9 — передняя продольная борозда

микроскопом. Из пучков составляются видимые невооруженным глазом канатики — задний, боковой и передний.

Спинной мозг имеет два утолщения — шейное и поясничное, от которых отходят нервы к верхним и нижним конечностям. От спинного мозга отходит 31 пара спинномозговых нервов. Каждый нерв начинается от спинного мозга двумя корешками — передним и задним. Задние корешки — чувствительные — состоят из отростков центродвигательных нейронов. Их тела расположены в спинномозговых узлах. Передние корешки — двигательные — являются отростками центробежных нейронов, расположенных в передних рогах серого вещества спинного мозга. В результате слияния переднего и заднего корешков образуется смешанный спинномозговой нерв.

Основные функции спинного мозга — рефлекторная и проводниковая. *Рефлекторная деятельность* спинного мозга многообразна. К числу наиболее простых рефлекторных реакций относятся сухожильные рефлексы. Более сложно организованы рефлекторные ответы, связанные со сгибанием и разгибанием мышц, а также позные рефлексы, или рефлексы положения. В шейных сегментах расположены центры рефлекторных движений диафрагмы, мышц шеи, плечевого пояса и верхних конечностей, в грудных сегментах — центры межреберных мышц и мышц туловища, поясничных и крестцовых сегментах — центры мышц тазового пояса и свободных нижних конечностей. В боковых рогах серого вещества грудного и поясничного отделов спинного мозга находятся сосудодвигательные центры и потоотделения, в крестцовом — центры мочеиспускания и др.

Рефлекторный характер деятельности спинного мозга можно рассмотреть на спинальном препарате лягушки, у которой спинной мозг отделяется от головного путем перерезки. Спинальная лягушка в отличие от нормальной имеет более примитивные реакции, однако сохраняет способность реагировать на различные раздражения (отдергивает лапку при уколе, действию кислоты) и осуществлять сравнительно сложные согласованные движения. У более высокоорганизованных животных в осуществлении координации двигательных актов решающее значение приобретает головной мозг.

Проводниковая функция заключается в том, что по проводящим путям спинного мозга в головной передаются импульсы от рецепторов кожи, мышц и внутренних органов (восходящие пути), а из головного мозга — в спинной, затем на периферию к органам (нисходящие пути).



Рис. 13.2. Продольный разрез головного мозга: 1 — продолговатый мозг; 2 — варолиев мост; 3 — средний мозг; 4 — промежуточный мозг; 5 — гипофиз; 6 — четверохолмие; 7 — мозолистое тело; 8 — полушарие; 9 — мозжечок; 10 — червь

При повреждении спинного мозга указанные функции нарушаются (выпадение рефлексов, параличи, нарушения проводимости, остановка дыхания).

Деятельность спинного мозга находится под контролем головного мозга, регулирующего спинномозговые рефлексы.

В головном мозге различают пять отделов: продолговатый мозг, собственно задний (мост и мозжечок), средний, промежуточный и большие полушария (рис. 13.2). В мозге находятся четыре сообщающихся между собой полости — мозговые желудочки, заполненные спинномозговой жидкостью: I и II желудочки расположены в больших полушариях, III — в промежуточном, а IV — в продолговатом и заднем мозге.

Продолговатый мозг является непосредственным продолжением спинного мозга и в основном сохраняет его форму и строение. Как и спинной, он выполняет две функции: рефлекторную и проводниковую. Однако рефлексы продолговатого мозга более сложные.

Продолговатый мозг имеет важное значение в регуляции сердечной деятельности, сосудов и дыхания. В нем расположены центры всех этих функций. Здесь же находятся и центры жевания, сосания, глотания, отделения слюны и желудочного сока, а также защитных (кашель, чихание, рвота) рефлексов. Несмотря на малый размер (2,5

— 3 см), продолговатый мозг представляет собой жизненно важный отдел центральной нервной системы. Повреждение его может быть причиной смерти вследствие прекращения дыхания и деятельности сердца. Проводниковая функция продолговатого мозга заключается в передаче импульсов из спинного мозга в головной.

Задний мозг образован мозжечком и мостом. Мост выполняет в основном проводниковую функцию. Мозжечок находится позади продолговатого мозга. Он состоит из серого и белого вещества. Однако в отличие от спинного мозга серое вещество — кора — находится на поверхности мозжечка, а белое расположено внутри, под корой. В белом веществе имеются скопления серого вещества — ядра. Мозжечок образован двумя полушариями, соединенными червем. Он координирует движения, делает их четкими и плавными, играет важную роль в сохранении равновесия тела в пространстве, а также оказывает влияние на тонус мышц. При поражении мозжечка у человека наблюдается снижение тонуса мышц, расстройство движений, изменяется походка, замедляется речь. Однако через некоторое время движения и мышечный тонус восстанавливаются благодаря тому, что неповрежденные участки центральной нервной системы берут на себя функции мозжечка. Мозжечок принимает участие в регуляции некоторых вегетативных функций (состав крови, сосудистые рефлексы и т.д.). Деятельность мозжечка контролируется корой больших полушарий.

В *среднем мозге* расположены первичные (подкорковые) центры зрения и слуха, которые осуществляют рефлекторные ориентировочные реакции на световые и звуковые раздражения. Эти реакции проявляются в различных движениях туловища, головы и глаз в сторону раздражителей. Средний мозг регулирует и распределяет тонус мышц. В экспериментах установлено, что если у животного устранены большие полушария, но сохранен средний мозг и нижележащие отделы центральной нервной системы, то оно способно самостоятельно вставать и удерживать позу.

Промежуточный мозг расположен впереди среднего мозга. Главные его отделы — зрительные бугры и подбугровая область. Зрительные бугры — подкорковые центры всех видов чувствительности, так как здесь переключаются все чувствительные пути, проводящие импульсы от рецепторов тела к коре больших полушарий. Подбугровая область (гипоталамус) является высшим центром регуляции вегетативных функций, всех видов обмена веществ, темпе-

ратуры тела, постоянства внутренней среды (гомеостаза). Гипоталамус обладает секреторной функцией, а через гипофиз регулирует деятельность других желез внутренней секреции — щитовидной, надпочечников и половых. Продолговатый, задний, средний и промежуточный отделы головного мозга составляют ствол мозга.

Большие полушария — наиболее крупный и развитый отдел головного мозга. Серое вещество покрывает полушария снаружи и образует кору головного мозга. Кора полушарий человека имеет толщину 1,5 — 4,5 мм, состоит из шести слоев, образованных 16 млрд клеток, различных по форме, величине и выполняемым функциям. Под корой находится белое вещество. Оно состоит из нервных волокон, связывающих кору с расположенными ниже отделами центральной нервной системы и отдельные доли полушарий между собой. В белом веществе имеются скопления серого вещества, которые образуют подкорковые ядра.

Благодаря сильному развитию полушарий масса мозга человека составляет в среднем 1400 г, в то время как масса мозга высших обезьян колеблется от 400 до 600 г.

У различных животных кора головного мозга развита неодинаково. Впервые она появляется у рептилий. У более высокоразвитых животных усложняется строение коры, а следовательно, изменяются функции этого отдела мозга. На поверхности больших полушарий у рыб и амфибий нервных клеток еще нет. Поэтому удаление полушарий у лягушки не вызывает значительных изменений в поведении. Она сохраняет возможность передвигаться в воде и на суше, добывать себе пищу.

У пресмыкающихся и птиц полушария развиты значительно сильнее, чем у амфибий, на передней поверхности их появляется кора, образованная нервными клетками. После удаления полушарий голубь, например, сохраняет способность летать, реагирует на световые и звуковые раздражения. Однако у него пропадают условные рефлексы, приобретенные в течение жизни: голубь может погибнуть от голода около полной кормушки, если ему не вкладывать пищу в клюв.

Еще большие изменения в поведении вызывает удаление больших полушарий или только коры у млекопитающих. Собака, лишенная мозговой коры, хотя и ходит, однако не может преодолеть встречающиеся на пути препятствия, не отзывается на свою кличку, не реагирует на показываемую

пищу и глотает ее лишь тогда, когда она вложена в рот. Собака без коры может жить лишь при условии тщательного ухода за ней. Удаление же коры у обезьян вызывает нарушение движений и быструю гибель животного даже при хорошем уходе за ним. Повреждение небольших участков в коре полушарий у человека приводит к тяжелым последствиям.

Кора головного мозга человека имеет извилины, разделенные бороздами, которые значительно увеличивают ее поверхность. Три самые глубокие борозды делят полушария на доли. В каждом полушарии различают четыре доли: лобную, теменную, височную и затылочную.

Возбуждение от разных рецепторов поступает в соответствующие воспринимающие участки коры, называемые зонами, и отсюда передается к определенному органу, побуждая его к действию.

В коре выделяют зоны. Слуховая расположена в височной доле и воспринимает импульсы от слуховых рецепторов. Зрительная зона лежит в затылочной области, ответственной за восприятие зрительных сигналов и формирование зрительных образов. Чувствительная зона (болевой, температурной, тактильной чувствительности) расположена в теменной доле, ее поражение ведет к потере чувствительности. Двигательная зона расположена в лобной доле, в ней находятся центры движения ног, туловища, рук, шеи, языка. Повреждения этой зоны вызывают параличи мышц. В лобной доле находится центр речи. Полагают, что лобные доли ответственны за поведение и психические особенности человека.

Таким образом, полушария головного мозга — это высший отдел центральной нервной системы, контролирующей работу всех органов у млекопитающих. Значение больших полушарий заключается еще и в том, что они представляют собой материальную основу психической деятельности. И. П. Павлов показал, что в основе психической деятельности лежат физиологические процессы, происходящие в коре головного мозга.

В коре замыкаются условнорефлекторные связи, поэтому она является органом приобретения и накопления жизненного опыта и приспособливает организм к постоянно меняющимся условиям внешней среды. Мыслительная, речевая деятельность и память связаны с функцией коры.

От головного мозга отходит 12 пар черепно-мозговых

нервов. Каждая пара имеет свой порядковый номер (от I до XII) и собственное название (обонятельный, зрительный, лицевой и т.д.). По выполняемым функциям одни из них являются чувствительными (зрительный, слуховой), другие — двигательными (блоковый), третьи — смешанными (тройничный, блуждающий).

Нервная система условно подразделяется на две тесно взаимосвязанные друг с другом части — соматическую (анимальную) и вегетативную (автономную). Имеется ряд особенностей в строении и функционировании этих систем.

Соматическая нервная система иннервирует скелетную мускулатуру. Благодаря сокращению скелетных мышц совершаются двигательные реакции организма в ответ на раздражения. Эта часть нервной системы обеспечивает связь организма с окружающей средой и быструю реакцию на ее изменения. Вегетативная нервная система иннервирует гладкую мускулатуру внутренних органов, сосудов, кожи, мышцу сердца и железы. Кроме того, ее волокна оканчиваются в скелетных мышцах и стимулируют их работоспособность. Вегетативная нервная система управляет деятельностью внутренних органов, участвующих в осуществлении функций питания, дыхания, выделения, циркуляции жидкостей и приспособливает их работу к потребностям организма.

Вегетативная нервная система, так же как и соматическая, состоит из центральных и периферических образований. Центры соматической нервной системы (12 пар черепно мозговых и 31 пара спинномозговых) расположены во всех сегментах спинного мозга и во всех отделах ствола головного мозга, за исключением промежуточного. Центры же вегетативной нервной системы расположены в виде отдельных очагов в стволе головного мозга и боковых рогах грудинно-поясничного и крестцового отделов спинного мозга. Периферическая часть включает отходящие от этих центров нервы, узлы и сплетения. Вегетативные узлы находятся за пределами центральной нервной системы на пути к органам, а некоторые лежат в стенках органов.

Значительные отличия имеет рефлекторная дуга вегетативной нервной системы от дуги соматической нервной системы (рис.13.3). Двигательные волокна соматической нервной системы являются аксонами двигательных клеток передних рогов спинного мозга или двигательных ядер

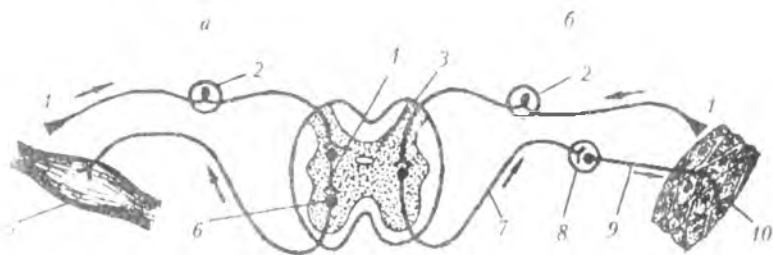


Рис. 13.3. Рефлекторная дуга соматического (а) и вегетативного (б) рефлексов:

1 — рецептор; 2 — чувствительный рецептор; 3 — центральная нервная система; 4 — вставочный нейрон; 5 — мышца; 6 — двигательный нейрон; 7 — предузловое волокно; 8 — вегетативный узел; 9 — послеузловое волокно; 10 — железа

черепно-мозговых нервов. Выйдя за пределы центральной нервной системы, они доходят непосредственно до скелетных мышц. Волокна вегетативной нервной системы после выхода из ядер боковых рогов спинного мозга не достигают рабочего органа, а прерываются в периферических вегетативных узлах и переключаются на тело второго нейрона, отросток которого доходит до рабочего органа. Таким образом, в вегетативной нервной системе путь из центральной нервной системы до иннервируемого органа всегда состоит из двух нейронов. Отросток тела первого нейрона, идущего до узла, называется предузловым, а отросток тела второго нейрона, идущий к рабочему органу, — послеузловым. Предузловые волокна покрыты миелином и обладают большей скоростью проведения, чем послеузловые.

Сплетения расположены в брюшной полости (солнечное), около внутренних органов (сердечное, легочное) и в самих внутренних органах (в стенке желудочно-кишечного тракта).

По анатомическим и функциональным особенностям вегетативная нервная система подразделяется на два отдела: симпатический и парасимпатический.

Центры (ядра) симпатической нервной системы расположены в боковых рогах спинного мозга от первого грудного до третьего поясничного сегментов. Волокна от этих ядер идут в составе передних корешков и заканчиваются в симпатических узлах. Отсюда берут начало нервы, которые

иннервируют все внутренние органы, кожу, сосуды и железы.

Таблица 13.1. Влияние вегетативной нервной системы на деятельность некоторых органов

Орган	Симпатические нервы	Парасимпатические нервы
Сердце	Учащение ритма и усиление сокращений	Урежение ритма и ослабление сокращений
Кровеносные сосуды	Сужение	Расширение
Зрачок	Расширение	Сужение
Слюнные железы	Торможение секреции	Усиление секреции
Гладкие мышцы желудка и кишечника	Торможение сокращений	Усиление сокращений

Центры парасимпатической нервной системы расположены в среднем и продолговатом мозге, а также крестцовых сегментах спинного мозга.

От ядер среднего мозга идут парасимпатические волокна к мышце, суживающей зрачок. От ядер продолговатого мозга идут волокна к слюнным железам, а также большое количество волокон идет в составе блуждающего нерва, иннервирующего большую часть органов грудной и брюшной полости (сердце, легкие, пищевод, желудок, печень, поджелудочная железа и т.д.). От ядер крестцового отдела спинного мозга парасимпатические волокна идут к толстому кишечнику, мочевому пузырю и половым органам. Как правило, органы и ткани иннервируются из обоих отделов вегетативной нервной системы. Во многом функции симпатической и парасимпатической нервной системы противоположны друг другу (табл. 13.1). Антагонизм не следует понимать как противопоставление функций двух отделов: эти системы взаимно дополняют друг друга и при определенных условиях могут быть синергистами.

Биологический смысл двойной иннервации заключается в том, что таким путем осуществляется более надежная регуляция деятельности органов. Симпатический отдел по своим функциям является трофическим. Он усиливает окислительные процессы, потребление питательных веществ, стимулирует дыхательную и сердечную деятельность. Роль парасимпатического отдела охраняющая: сужение зрачка при сильном свете, торможение сердечной деятельности, опорожнение полостных органов.

13.2. Анализаторы. Органы чувств

Анализаторами называются сложные нервные механизмы, посредством которых нервная система получает раздражения из внешней среды, а также от органов самого тела и воспринимает эти раздражения в виде ощущений. Понятие об анализаторах было введено в физиологию И.П.Павловым.

Каждый анализатор состоит из трех отделов: периферического, проводникового и центрального.

Периферический, или рецепторный, отдел анализатора представлен чувствительными нервными окончаниями — рецепторами, воспринимающими раздражения. То, что обычно называют органом чувств, есть только периферическая часть анализатора. При этом в сложных органах чувств (зрения, слуха, вкуса) кроме рецепторов есть и другие образования, выполняющие защитную, опорную и другие вспомогательные функции. Эти приспособления, обрастающие и дополняющие чувствительные клетки, т.е. рецепторы, вместе с ними образуют периферические отделы анализаторов. Например, периферическим отделом зрительного анализатора является глаз, а зрительными рецепторами — лишь чувствительные клетки сетчатки.

Рецепторы делятся на внутренние и наружные. Внутренние рецепторы сигнализируют о процессах, происходящих во внутренних органах (сердце, желудок, мочевой пузырь). Наружные рецепторы, расположенные на поверхности тела, воспринимают раздражения из внешней среды.

Проводниковый отдел анализатора состоит из нервных волокон, передающих воспринятые рецепторами раздражения в центральную нервную систему.

Центральный, или мозговой, отдел — высший отдел анализатора. Он заложен в коре головного мозга. Здесь происходит анализ поступившего возбуждения и формируется специфическое ощущение (зрительное, обонятельное и т.д.). Например, в зрительном анализаторе периферическим отделом является глаз, проводниковым — зрительный нерв и центральным — участок коры в затылочной доле полушария. В сетчатке глаза происходит восприятие световых раздражений, возникающее возбуждение передается по зрительному нерву в кору головного мозга, где осуществляется анализ световых раздражений и возникают зрительные ощущения. Выпадение функции хотя бы одного из

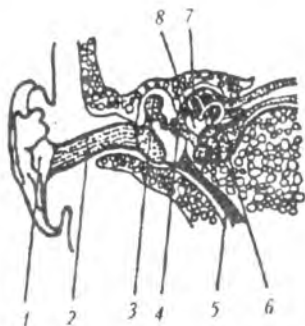


Рис. 13.4. Схема строения уха:
 1 — ушная раковина; 2 — наружный слуховой проход; 3 — барабанная перепонка; 4 — слуховые косточки; 5 — слуховая труба; 6 — улитка; 7 — полукружные каналы; 8 — преддверие

отделов приводит к нарушению деятельности всего анализатора.

Процесс познания и восприятия окружающего нас объективного мира осуществляется у человека с помощью шести органов чувств: зрения, слуха, вкуса, обоняния, осязания и равновесия. По их показаниям, поступающим в виде сигналов в головной мозг, человек ориентируется в окружающей среде и приспосабливается к ее изменениям.

Орган слуха разделяется на три отдела: наружное, среднее и внутреннее ухо (рис. 13.4).

Наружное ухо включает ушную раковину и наружный слуховой проход. Ушная раковина улавливает звуки и определяет их направление. У некоторых животных она подвижна (собака, лошадь), что облегчает восприятие звука. Наружный слуховой проход имеет длину 2,5 см и заканчивается эластичной барабанной перепонкой, которая отделяет наружное ухо от среднего.

Среднее ухо представлено барабанной полостью объемом около 1 см^3 , в которой помещаются слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко. Колебания барабанной перепонки передаются молоточку, от него через наковальню — стремечку, от стремечка — во внутреннее ухо.

Полость среднего уха при помощи слуховой, или евстахиевой, трубы сообщается с носоглоткой. По слуховой трубе в барабанную полость попадает воздух, благодаря чему давление на барабанную перепонку со стороны барабанной полости выравнивается. Если же разница в давлении по обе стороны перепонки большая, то перепонка может разорваться.

Во внутренней стенке барабанной полости, отделяющей среднее ухо от внутреннего, имеется два отверстия — круглое и овальное, затянутые перепонкой.

Основная функция среднего уха — проведение звуков от барабанной перепонки через слуховые косточки к овальному окну, ведущему в преддверие.

Внутреннее ухо расположено в височной кости и состоит из костного и перепончатого лабиринтов. Перепончатый лабиринт расположен внутри костного, между ними имеется пространство, заполненное перилимфой. Внутри перепончатого лабиринта находится жидкость, называемая эндолимфой.

В лабиринте расположено два органа — улитка — орган слуха, и вестибулярный аппарат — орган равновесия.

Улитка — спирально извитой костный канал, имеющий 2,5 оборота. Перепончатой перегородкой (основная мембрана) он делится на две части — верхнюю и нижнюю лестницы, сообщающиеся у верхушки улитки. На основной мембране расположен звуковоспринимающий аппарат — кортиев орган. Основная мембрана содержит большое количество (24 тыс.) эластических волокон различной длины, натянутых, как струны, причем каждая струна резонирует на определенный звук. Сам кортиев орган состоит из нескольких рядов клеток, среди которых имеются волосковые клетки, являющиеся слуховыми рецепторами.

Таким образом, с функциональной точки зрения орган слуха делится на две части: звуковоспринимающий аппарат — внутреннее ухо и звукопроводящий — наружное и среднее ухо.

Звуковые волны, улавливаемые ушной раковиной, направляются в наружный слуховой проход и достигают барабанной перепонки. Колебания последней по системе слуховых косточек передаются на перепонку овального окна, ведущего в полость внутреннего уха. Механические колебания перепонки овального отверстия вызывают колебания перилимфы в улитке. Однако колебания в замкнутой полости возможны лишь при наличии отдачи. Роль такой отдачи выполняет перепонка круглого окна. С перилимфы звуковые колебания передаются эндолимфе, которая вызывает колебания волоконца основной мембраны. Колебясь, волоконца раздражают волосковые клетки кортиева органа. Эти клетки трансформируют звуковые колебания в процесс нервного возбуждения, которое по слуховому нерву передается в височную долю коры.

Человеческое ухо воспринимает звуковые волны с частотой колебаний от 16 до 20 тыс. в секунду. У некоторых животных границы слуха значительно шире. Например, собака воспринимает 35 тыс., кошка 70 тыс., а летучая мышь до 100 тыс. колебаний в секунду.

Гигиена слуха. Для предохранения органа слуха от вредных воздействий и проникновения инфекций следует соблюдать некоторые гигиенические меры. Избыток ушной серы, выделяемый железами в наружном слуховом проходе и защищающий ухо от проникновения микробов и пыли, может привести к образованию серной пробки и вызвать ослабление слуха. Поэтому необходимо постоянно следить за чистотой ушей. Если скопилось много серы, следует обратиться к врачу, чтобы он удалил пробки.

При инфекционных заболеваниях (грипп, ангина, корь) микробы из носоглотки могут проникнуть через слуховую трубу в полость среднего уха и вызвать воспаление.

Большой вред здоровью наносят сильные шумы, постоянно действующие на организм. Они могут приводить не только к ослаблению слуха или его полной потере, но и снижать работоспособность, повышать утомляемость, а также могут быть причиной возникновения ряда заболеваний (язва, гастрит, гипертония и др.). Для борьбы с производственными шумами используются различные средства защиты — звукопоглощающие материалы, звуконепропускаемые наушники и т.д.

Органом зрения является глаз, состоящий из глазного яблока и вспомогательного аппарата. Глазное яблоко имеет ядро и три оболочки (рис. 13.5). Наружная плотная оболочка называется белочной. Она защищает глаз от физических и химических повреждений. Ее передний отдел переходит в прозрачную роговицу — единственное место в белочной оболочке, через которое

внутрь глазного яблока проходят лучи света. Помутнение роговицы (при образовании бельма) сильно ослабляет зрение и может привести к слепоте.

Под белочной оболочкой расположена сосудистая. Она

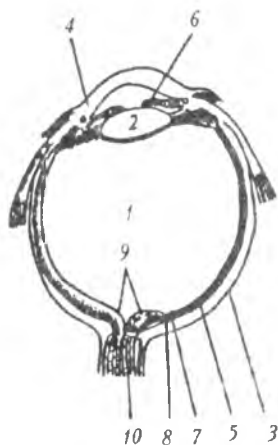


Рис. 13.5. Схематический разрез глазного яблока: 1 — стекловидное тело; 2 — хрусталик; 3 — белочная оболочка; 4 — роговица; 5, 6 — сосудистая и радужная оболочки; 7 — сетчатка; 8, 9 — желтое и слепое пятно; 10 — зрительный нерв

обильно снабжена кровеносными сосудами и выполняет питательную функцию. Внутренняя поверхность ее покрыта слоем пигментных клеток, поглощающих лучи света. Сосудистая оболочка делится на три отдела: собственно сосудистую, ресничное тело и радужную. В ресничном теле находится ресничный мускул, сокращение которого изменяет кривизну хрусталика, т.е. участвует в аккомодации глаза, приспособливает глаз к ясному видению предмета на различном расстоянии. Передний отдел сосудистой оболочки, называемой радужной (радужка), имеет форму диска с отверстием посередине — зрачок. Находящийся в ней пигмент обуславливает цвет глаз: при полном отсутствии его глаза красные, так как просвечивают кровеносные сосуды (белые мыши, крысы, кролики). В радужке расположены мышечные волокна двух типов: радиальные — расширяют зрачок и круговые — сужают его. При ярком освещении зрачок может суживаться до 2 мм, а при слабом — расширяться до 8 мм, регулируя количество поступающего в глаз света.

Сетчатка представляет собой третью, внутреннюю оболочку. Она имеет сложное строение и содержит светочувствительный аппарат — колбочки и палочки. Наружный слой сетчатки покрыт пигментом черного цвета, который поглощает свет, препятствуя его отражению и рассеиванию, что способствует четкости зрительного восприятия. Колбочки функционируют при ярком освещении и различают цвета и детали предметов. Благодаря палочковому аппарату человек видит в сумерках.

Нарушения нормальной деятельности палочек в сетчатке вызывает заболевание, известное под названием "куриная слепота". Больной хорошо видит днем, но с наступлением сумерек зрение ухудшается и он почти перестает видеть.

Нарушение колбочек может привести к частичной или полной потере восприятия цвета. Такое заболевание названо цветовой слепотой. Одним из видов нарушения цветового зрения является дальтонизм — неспособность различать красный и зеленый цвета.

У человека в сетчатке насчитывается 130 млн палочек и 7 млн колбочек. На свету происходит распад светочувствительного вещества — родопсина в палочках и иодопсина в колбочках. В результате распада образуются вещества, которые, действуя на окончание зрительного нерва, вызывают в нем возбуждение. Это возбуждение по зрительному нерву передается в головной мозг. В нем происходит вос-

приятие световых раздражений — возникают зрительные ощущения.

В сетчатке имеются желтое и слепое пятна. Желтое пятно содержит большое количество колбочек и служит местом наилучшего видения. Слепое пятно — это место выхода зрительного нерва, палочки и колбочки в нем отсутствуют, вследствие чего данный участок не воспринимает лучи света.

В состав ядра глазного яблока входят хрусталик, стекловидное тело и водянистая влага.

Хрусталик расположен позади зрачка. Он состоит из прозрачного бесцветного вещества, имеет форму двояковыпуклой линзы. Хрусталик преломляет лучи света и собирает их в фокусе на сетчатке. Благодаря изменению кривизны хрусталика (аккомодация) глаз способен видеть предметы на различном расстоянии.

Вся полость глазного яблока заполнена стекловидным телом, состоящим из прозрачного студенистого вещества. Преломляющая способность его равна 1,33.

Водянистая влага заполняет переднюю камеру глаза, расположенную между роговицей и радужкой, и заднюю — между радужкой и хрусталиком. Обе камеры сообщаются через зрачок, и водянистая влага омывает радужку, ресничное тело и хрусталик.

Вспомогательный аппарат глаза выполняет двигательную и защитную функции. Двигательная функция осуществляется шестью мышцами (верхняя, нижняя, латеральная и медиальная прямые, верхняя и нижняя косые), от сокращения которых зависят движения глаз.

Защитную функцию выполняет слезный аппарат, состоящий из слезной железы и слезовыводящих путей. К защитному аппарату относятся также брови, веки и ресницы. Веки представляют собой кожные складки, при смыкании они полностью покрывают глазное яблоко. Края век снабжены ресницами, позади них видны отверстия сальных желез, в которых вырабатывается жировой секрет для смазки краев век. Брови имеют вид валиков. Они покрыты волосами и предохраняют глаза сверху.

Световые лучи проходят через светопреломляющие среды глаза и попадают на сетчатку. Наибольшее преломление лучей происходит в роговице и хрусталике. На сетчатке получается уменьшенное, обратное изображение предметов.

Для предупреждения нарушения зрения необходимо соблюдать ряд гигиенических правил: хорошая освещенность рабочего места, источник света должен находиться

слева. При работе с мелкими предметами расстояние от предмета до глаз должно быть не менее 30 — 35 см. Не рекомендуется читать лежа, в движущемся транспорте, так как постоянное изменение кривизны хрусталика ослабляет ресничную мышцу и нарушает зрение.

13.3. Высшая нервная деятельность

Деятельность коры больших полушарий И.П.Павлов назвал высшей нервной деятельностью. Эта деятельность обеспечивает отношение организма к изменяющимся условиям внешней среды.

В отличие от нее нервная деятельность, осуществляемая другими отделами центральной нервной системы, включает реакции, направленные на объединение функций внутри организма.

Деятельность головного мозга, как и других отделов нервной системы, носит рефлекторный характер.

Вопрос о рефлекторной деятельности коры впервые был поставлен основоположником отечественной физиологии И.М.Сеченовым в книге "Рефлексы головного мозга" (1863). Он полагал, что вся деятельность человека, в том числе и психическая (умственная), осуществляется рефлекторным путем с участием головного мозга. Справедливость взглядов И.М.Сеченова в последующем была подтверждена экспериментальными исследованиями И.П.Павлова. Он открыл условные рефлексы — основу высшей нервной деятельности.

Все условные реакции организма на различные раздражители И.П.Павлов разделил на две группы: безусловные и условные.

Безусловные рефлексы — это рефлексы врожденные, передающиеся по наследству. Безусловные рефлексы являются видовыми, т.е. свойственны всем представителям данного вида. Эти рефлексы относительно постоянны. Осуществляются они низшими отделами центральной нервной системы — спинным мозгом, стволом и подкорковыми ядрами головного мозга. Безусловные рефлексы сохраняются у животных, лишенных больших полушарий.

Врожденные формы поведения, называемые инстинктами, являются по существу совокупностью сложных безусловных рефлексов (постройка сот пчелами, гнезд птицами).

Однако при помощи безусловных рефлексов организм не может приспособиться к изменяющимся условиям окру-

жающей среды. Сохранение жизнедеятельности и приспособление к условиям внешней среды осуществляются благодаря образованию в коре головного мозга условных рефлексов.

Условные рефлексы — это рефлексы, приобретенные организмом в процессе индивидуального развития на основе жизненного опыта. Например, показ ребенку лимона, никогда не пробовавшему его, не вызывает пищевой реакции. Но достаточно ребенку попробовать лимон, чтобы в дальнейшем один его вид вызвал обильное слюноотделение.

Условные рефлексы в отличие от безусловных индивидуальны (у одних особей вида могут быть, у других нет) и непостоянны, т.е. могут исчезать и вновь появляться.

У животных, обладающих развитой корой больших полушарий, условные рефлексы являются функцией мозговой коры. После ее удаления выработанные условные рефлексы исчезают и остаются только безусловные. Однако условный рефлекс можно выработать и у животных, у которых кора головного мозга отсутствует или развита слабо. У этих животных рефлекторная дуга условного рефлекса замыкается в высшем отделе центральной нервной системы. Уже низшие черви, обладающие примитивной нервной системой, могут образовывать примитивные условные рефлексы. Например, если на планарию периодически направлять пучок света и сопровождать его ударами электрического тока, то после ряда таких сочетаний один только световой сигнал вызывает условную оборонительную реакцию продольного сокращения тела.

Для образования условного рефлекса не требуется специфический раздражитель. Условные рефлексы возникают на любые условные раздражители. Безусловный же рефлекс может быть вызван в том случае, когда наносится специфическое для данных рецепторов раздражение. Например, если раздражителем при безусловном пищевом рефлексе будет только действие пищи на вкусовые сосочки, то условный пищевой рефлекс возникает при виде и запахе пищи, а также при любом другом раздражителе, ранее совпадающем по времени с приемом пищи.

Для образования условных рефлексов необходимы следующие три условия.

Во-первых, поскольку образование условных рефлексов происходит на базе безусловных, действие условного раздражителя должно обязательно совпадать по времени с действием безусловного. Например, у собаки, никогда не

получавшей мяса и хлеба, вид и запах их не вызывает слюноотделения, оно начинается лишь при еде — проявление безусловного рефлекса. Но вид и запах этих продуктов вызывает обильное выделение слюны, если показ их несколько раз сочетался с едой, — условный рефлекс.

Во-вторых, необходимо, чтобы начало действия условного раздражителя несколько раз предшествовало действию безусловного. Например, для образования у собаки условного слюноотделительного рефлекса на звонок необходимо, чтобы звонок начал звонить за 5 — 30 с до подачи корма и некоторое время сопровождал еду. При одновременном действии условного и безусловного раздражителей или опережении действия безусловного раздражителя условный рефлекс обычно не вырабатывается или выражен слабо.

В-третьих, условный рефлекс образуется в том случае, если совпадение в действии условного и безусловного раздражителей повторяется несколько раз. Так, после нескольких сочетаний звонка с приемом пищи у собаки будет наблюдаться выделение слюны при одном звуке звонка без пищевого подкрепления. Это и будет условный рефлекс.

Образование условного рефлекса основано на установлении временной связи между двумя группами клеток коры, воспринимающими безусловное и условное раздражения. Схематично принцип образования условных рефлексов сводится к следующему. При действии условного раздражителя в коре возникает очаг возбуждения. Последующее действие безусловного раздражителя сопровождается появлением другого очага возбуждения. Между этими двумя очагами возбуждения происходит замыкание, т.е. устанавливается временная связь. После нескольких сочетаний условного и безусловного раздражителей она становится более прочной. Благодаря наличию такой связи действие условного раздражителя без подкрепления безусловным вызывает возникновение двух очагов возбуждения и ответную реакцию, соответствующую безусловному рефлексу.

И.П. Павлов писал, что временная условная связь есть универсальнейшее явление в животном мире и в нас самих. Это связано с огромным значением временных связей в нормальном осуществлении всех функций организма. Условные рефлексы обеспечивают приспособление организма к внешней среде. Они необходимы также для более совершенной ориентировки его в непрерывно изменяющихся условиях существования, способствуют нахождению воды,

пищи животными, избеганию опасности, устранению вредных воздействий.

Условные рефлексы могут вырабатываться в первые дни жизни новорожденных, однако, чем старше становится организм, тем больше условных рефлексов образуется у него. Особенно быстро образуются временные связи на биологически значимые сигналы. Например, у бобра — треск сучьев, у уток — плеск воды легко вызывают образование условных рефлексов.

В коре головного мозга, как и в других отделах центральной нервной системы, наряду с процессами возбуждения протекают и процессы торможения. Различают два вида торможения: внешнее и внутреннее.

Внешнее торможение условного рефлекса наступает в результате действия нового раздражителя. В коре головного мозга при этом возникает новый очаг возбуждения, который вызывает торможение существующего очага. Это торможение характерно не только для коры, но и для низших отделов центральной нервной системы, поэтому его называют также безусловным торможением. Например, выработанный у животного условный рефлекс на свет не проявляется при внезапном шуме или резком звонке. Характерная особенность внешнего торможения — его немедленное развитие при действии сильного постороннего раздражителя.

Внутреннее торможение развивается постепенно и только в коре. Поэтому этот вид торможения называется условным. Непременным условием, определяющим возникновение внутреннего торможения, служит неподкрепление условного раздражителя безусловным. Например, если выработанный у животного рефлекс на свет не подкреплять кормлением, то свет перестает быть условным раздражителем, вследствие чего рефлекс постепенно угасает и, наконец, исчезает. Угасание условного рефлекса — один из видов внутреннего торможения.

В природных условиях у организмов все неподкрепляемые условные рефлексы тормозятся, а взамен их образуются другие, соответствующие новой обстановке.

Другой вид внутреннего торможения — дифференцировка. Если один из раздражителей подкреплять безусловным, а другой, близкий к нему, не подкреплять, то в результате условнорефлекторная реакция возникает только на подкрепляемый раздражитель. Благодаря дифференцировке животное, обитающее в сложных условиях окружающей среды, при большом количестве сходных внешних раздражителей

может отличать одни раздражители (не опасные для него) от других (опасных). Благодаря внутреннему торможению у животного угасают биологически нецелесообразные реакции в ответ на различные раздражения, переставшие подкрепляться безусловными раздражителями. Чем больше подвижность нервных процессов возбуждения и торможения, тем быстрее идет угасание старых условных рефлексов и укрепление новых, тем лучше организм приспосабливается к изменяющимся условиям окружающей среды.

Общие закономерности высшей нервной деятельности, установленные в опытах на животных, свойственны также и человеку. Вместе с тем высшая нервная деятельность человека по сравнению с высшей нервной деятельностью животных имеет качественные особенности. Кора больших полушарий человека обладает большей способностью к синтезу, обобщению, более полному и сознательному восприятию явлений внешнего мира. Главное отличие высшей нервной деятельности людей связано с наличием у них речи. Основываясь на этом отличии, И. П. Павлов создал учение о первой и второй сигнальных системах.

Деятельность коры головного мозга, связанную с восприятием непосредственных раздражений (сигналов) внешнего мира, он назвал первой сигнальной системой. По Павлову, эта система человека сходна с системой животных. Наряду с первой сигнальной системой у человека существует вторая сигнальная система. Она связана с функцией речи, со словом, слышимым и видимым. У человека раздражителями, вызывающими условные рефлексы, служат не только сами предметы и явления действительности, но и слова, обозначающие эти предметы. Следовательно, слова являются сигналами сигналов первой системы. По определению Павлова, слово для человека есть такой же реальный раздражитель, как и все остальные. Оно составляет вторую, "специально нашу сигнальную систему действительности, будучи сигналом первых сигналов".

Сигнальное значение слова связано не с простым звукосочетанием, а с его смысловым содержанием. "Слово, — писал И. П. Павлов, — сделало нас людьми". Речь является внешним выражением второй сигнальной системы, и возникла она в процессе коллективного труда как средство общения между людьми.

Сознание — высшая форма отражения действительности, свойственная человеку. В отличие от животных, которые познают и оценивают окружающий мир за счет чувств-

венных ощущений, у человека познание мира происходит с помощью второй сигнальной системы (слов, математических символов), а также более сложных форм отражения, вплоть до абстрактного мышления. Сознание — главная характеристика человеческого индивидуума.

С использованием слова и речи у человека появляется способность к обобщению понятий и представлений, к логическому мышлению.

Мышление — процесс познавательной деятельности, характеризующийся обобщенным и опосредованным отражением действительности. Оно является результатом функции всей коры мозга. Благодаря отвлеченному человеческому мышлению человек познает законы природы и использует их в своей практической деятельности.

Гигиена труда. Различные, особенно немеханизированные, формы физического труда характеризуются активизацией нервно-мышечной системы и сопровождаются высоким уровнем энергозатрат. Тяжелый физический труд неэффективен вследствие быстрого развития утомления. Повышение производительности физического труда достигается путем механизации и автоматизации производства и уменьшения доли физической работы. Однако и выполнение рабочим на протяжении всей смены однообразных монотонных движений, не связанных со значительным мышечным усилием, но обеспечиваемых небольшим количеством мышц, также сопровождается развитием утомления нервных центров. Чтобы избежать быстрого наступления утомления, необходимо делать перерывы в работе, а также менять производственные операции на протяжении рабочей смены. При этом в работу будут включаться новые центры, а утомленные — быстрее восстанавливать работоспособность. Работа на конвейере или работа оператора за пультом управления характеризуется также стационарной рабочей позой, что вызывает длительное напряжение определенных групп мышц и тоже приводит к быстрому утомлению. Для его снятия рекомендуется производственная гимнастика. При ее выполнении в работу включаются другие группы мышц и возбуждаются центры, регулирующие их деятельность.

Умственная работа не связана со значительной нагрузкой на двигательный аппарат и характеризуется низким уровнем энергозатрат. Но в результате продолжительной и интенсивной умственной работы наступает утомление, которое снижает продуктивность умственного труда, внимание, ослабляет память и способность сосредоточения. По-

следствия утомления при мышечной работе ликвидируются дольше, чем при физической, а работоспособность восстанавливается медленнее.

Для профилактики умственного и физического утомления необходима рациональная организация трудового процесса, повышение физической тренированности организма, оптимизация умственной и эмоциональной активности, а также активный отдых и переключение на другие виды деятельности. Следует помнить, что утомление — естественная реакция организма на работу, проявляющаяся в снижении работоспособности. Однако не рекомендуется тотчас же прекращать работу при первых признаках усталости, продолжение работы повышает выносливость человека, тренирует его волю, упорство, трудолюбие. Высокий уровень общей физической тренированности обеспечивает улучшение умственной работоспособности.

Рациональный режим труда и отдыха подразумевает такое чередование периодов труда и отдыха, при котором достигается высокая производительность труда на протяжении рабочего дня с наименьшим напряжением физиологических функций человека, сохранение его здоровья и длительной трудоспособности.

Исследования состояния физиологических функций и динамики работоспособности показывают, что в начале работы наблюдается фаза вработываемости, затем фаза устойчивой работоспособности и, наконец, фаза снижения работоспособности, наступающая в результате развивающегося утомления. Научно обоснованный режим труда и отдыха предусматривает, чтобы процесс вработывания происходил быстро, большую часть рабочего времени составлял период устойчивой работоспособности, а спад работоспособности был отодвинут к концу смены. Одним из основных средств борьбы с утомлением при работе являются регламентированные перерывы на отдых. В зависимости от характера труда они должны быть различными по продолжительности: чем тяжелее работа, тем длиннее должны быть перерывы на отдых. Так, при легкой работе длительность перерывов может составлять 5 — 7 мин, а при тяжелой физической работе — до 30 мин в час.

Отдых по содержанию должен быть противоположным характеру выполняемой работы, обеспечивающим переключение нагрузки с утомленных нервных центров и органов на бездействующие или менее загруженные в процессе труда. Во время отдыха необходимо сменить позу, обеспечивая отдых

уставшим мышцам. Для людей умственного труда отдых должен включать элементы физической нагрузки.

Сон — периодически повторяющееся функциональное состояние организма, которое является жизненной потребностью. Он занимает у человека около одной трети жизни. Состояние сна характеризуется у человека прекращением двигательной активности, более или менее полным отключением сознания, снижением интенсивности физиологических процессов (снижаются обмен веществ, температура тела, частота сердечных сокращений и дыхания). Наиболее постоянным и существенным признаком сна является снижение активности нервной системы, особенно коры головного мозга, а также промежуточного и среднего мозга. Во время сна клетки мозга накапливают энергию и восстанавливают работоспособность. Центр сна находится в ядрах гипоталамуса промежуточного мозга.

Продолжительность сна зависит от возраста и индивидуальных особенностей человека: школьники должны спать около 9 ч, а взрослые 7 — 8 ч в сутки.

Различают период медленного сна, характерный для глубокого сна и сопровождающийся появлением в коре головного мозга медленных и крупных электрических волн, а также период быстрого сна, когда в коре появляются мелкие и быстрые электрические волны. В этот период, длящийся 1,5 — 2 ч сна, возникают быстрые движения глаз, мышц лица и конечностей, усиливается обмен, учащается пульс и дыхание. В период быстрого сна возникают сновидения — образные представления, субъективно воспринимаемые как реальность. И.М. Сеченов называл сновидения небывальными комбинациями бывалых впечатлений. Сон является важным защитным приспособлением организма от переутомления нервной системы и истощения нервных клеток.

13.4. Размножение и развитие человеческого организма

Отличительная черта всех живых организмов, в том числе и человека, — их способность к половому размножению, обеспечивающему непрерывное возобновление отдельных организмов, сохранение их видов и самой жизни на Земле. При половом размножении наследуются признаки как материнского, так и отцовского организмов. Начало новому организму дает оплодотворенное яйцо, или зигота,

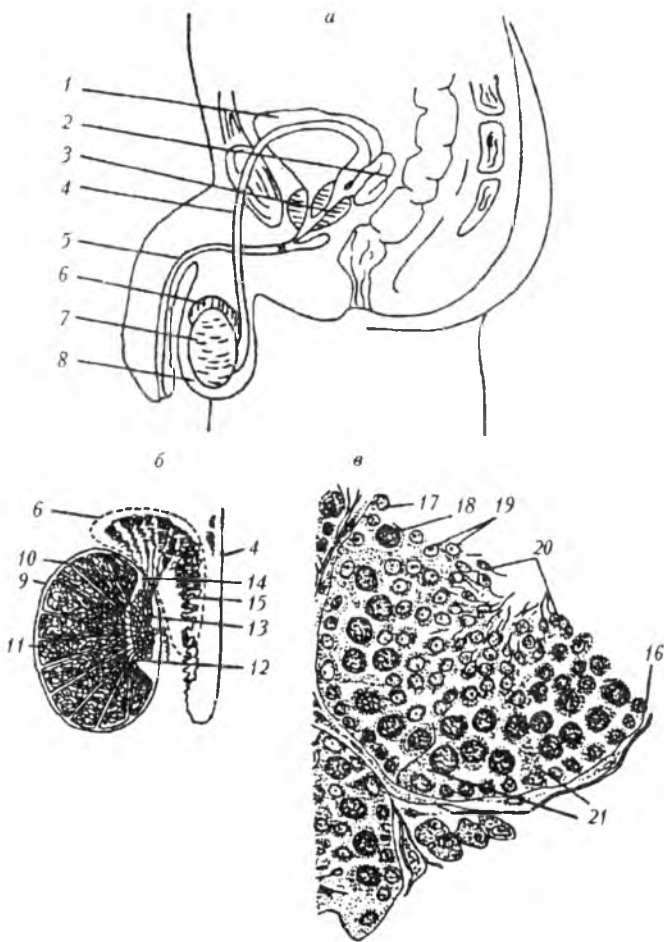


Рис. 13.6. Продольный разрез мужских половых органов (а), яичка (б) и микроскопическое строение извитого канальца семенника (в):

1 — мочевой пузырь; 2 — семенной пузырь; 3 — предстательная железа; 4 — семявыносящий проток; 5 — мочеиспускательный канал; 6 — придаток семенника; 7 — семенник; 8 — мошонка; 9 — оболочка семенника; 10 — перегородки яичка; 11 — извитые канальцы; 12 — прямые семенные канальцы; 13 — средостение; 14 — выносящие канальцы яичка; 15 — проток придатка; 16 — оболочка извитого канальца; 17 — сперматогонии; 18 — сперматоциты первого порядка; 19 — сперматоциты второго порядка и сперматиды; 20 — сперматозоиды; 21 — опорно-трофические клетки Сертоли

образующаяся в результате слияния двух половых клеток: женской — яйцеклетки и мужской — сперматозоида. В результате длительного и сложного развития зигота постепенно превращается в новый многоклеточный организм.

У человека половые клетки формируются в специализированных органах — половых железах (гонадах): у мужчин в семенниках, у женщин в яичниках.

Семенники (яички) представляют собой парные эллипсоидной формы образования длиной 4 — 6 см (рис. 13.6). Они расположены в специальном свисающем кожно-мышечном мешочке — мошонке, положение которого обеспечивает оптимальную температуру для развития половых клеток. Семенники покрыты плотной соединительнотканной оболочкой, которая на заднем крае образует небольшое утолщение, называемое средостением. От него внутрь семенника радиально отходят соединительнотканые перегородки, делящие яичко на дольки. Каждая долька состоит из извитых семенных канальцев, в которых происходит развитие сперматозоидов. Между извитыми канальцами расположены прослойки тканей с многочисленными капиллярами и эндокринными клетками, вырабатывающими половые гормоны. Гормоны играют основную роль в развитии вторичных половых признаков. Под их влиянием у мужчин в определенный возрастной период специфически изменяется телосложение, грубеет голос, начинается рост бороды и оволосение подмышечных впадин, лобка, увеличиваются размеры наружных половых органов.

Извитые канальцы изнутри выстланы половыми и опорно-трофическими клетками (рис. 13.6). Половые клетки проходят сложный путь развития, включая мейотическое деление, прежде чем превратиться в зрелые сперматозоиды. Сперматозоиды по системе канальцев транспортируются в семявыносящий проток. Здесь они смешиваются с семенной жидкостью, вырабатываемой придаточными структурами яичек — предстательной железой и семенными пузырьками, а затем поступают в мочеиспускательный канал, идущий от мочевого пузыря и принимающий в себя половые протоки. Семенная жидкость (сперма), содержащая сперматозоиды, во время копуляции по мочеиспускательному каналу за счет сокращения соответствующих мышц вносится в наружные половые органы (влагалище) женского организма.

Яичники — это парные образования размером 3,5x2 см, симметрично расположенные в глубине тазовой области (рис. 13.7). В них происходит развитие яйцеклеток и синтез

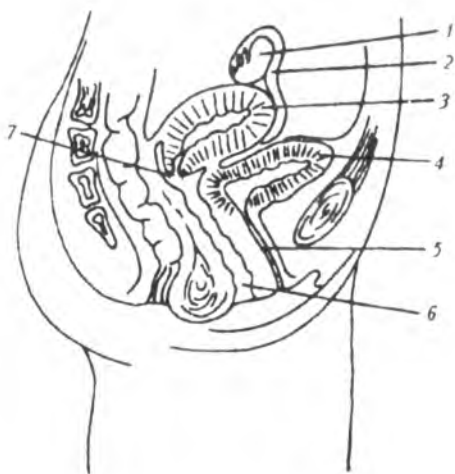


Рис. 13.7. Схема строения женских половых органов:
 1 — яичник; 2 — яйцевод; 3 — матка; 4 — мочевой пузырь; 5 — мочеиспускательный канал; 6 — влагалище; 7 — шейка матки

половых гормонов, оказывающих специфическое действие на развитие вторичных половых признаков в женском организме.

В яичнике различают периферическую часть — корковое вещество и центральную — мозговое вещество (рис. 13.8). В мозговом веществе проходят многочисленные кровеносные сосуды и нервы. В корковом слое расположены яйцеклетки разной стадии развития. Каждая яйцеклетка окружена эпителиальными (фолликулярными) клетками. Яйцеклетка вместе с окружающими ее клеточными слоями называется фолликулом. По мере роста яйцеклетки размеры фолликула увеличиваются, в нем появляется полость, заполненная жидкостью, и он продвигается к поверхности яичника. После созревания яйцеклетки оболочки фолликула и яичника (в месте прилегания фолликула) разрываются. Яйцеклетка покидает яичник. Циклический процесс выхода яйцеклетки из фолликула повторяется приблизительно через 28 дней и называется *овуляцией* (рис. 13.8). Обычно овулирует одна яйцеклетка. На месте лопнувшего фолликула образуется желтое тело, называемое так за желтую окраску. Оно быстро увеличивается в размерах и приобретает свойства эндокринной железы. Главной функцией вырабатываемых желтым

телом гормонов является подготовка слизистой оболочки матки к приему и имплантации оплодотворенного яйца.

Выделившаяся из фолликула яйцеклетка попадает, как правило, в расширенную воронку яйцевода — маточную трубу, соединяющую соответствующий (правый или левый) яичник с маткой. *Матка* — полый мышечный орган треугольной формы длиной 6 — 8 см. Полость матки выстлана слизистой оболочкой, имеющей богатое кровоснабжение. Во время беременности полость увеличивается в 500 раз. Внизу матка соединяется с влагалищем через небольшой канал, называемый шейкой матки. Слизистая оболочка матки с определенного возраста (12 — 14 лет) начинает

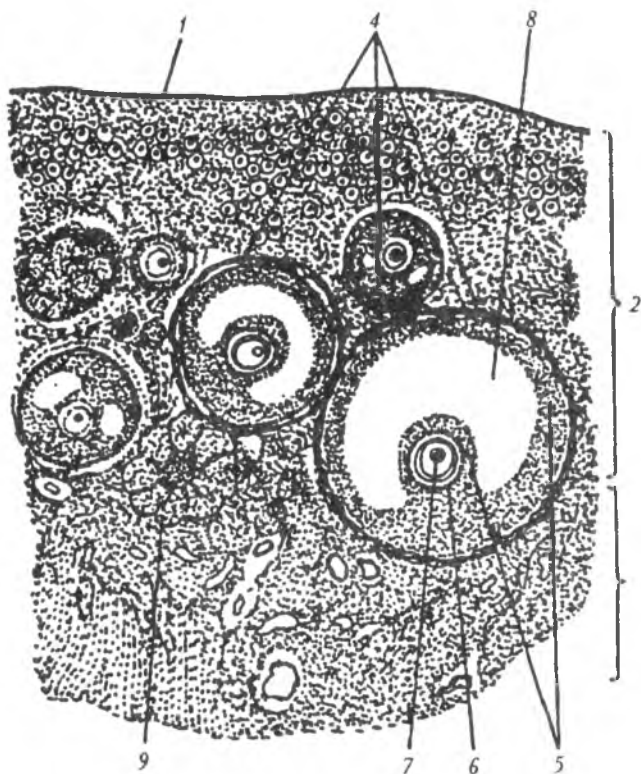


Рис. 13.8. Микроскопическое строение яичника:
 1 — оболочка; 2 — корковая часть яичника; 3 — мозговая часть яичника; 4 — фолликулы; 5 — фолликулярные клетки; 6 — яйцеклетка; 7 — ядро яйцеклетки; 8 — полость фолликула; 9 — желтое тело

претерпевать циклические изменения: к моменту овуляции, происходящей через каждые 28 дней, и в дни, непосредственно следующие за ней, она разрастается, становится толще, увеличивается кровоснабжение. Оплодотворение яйцеклетки наиболее часто происходит в яйцевом. Благодаря перистальтическим сокращениям мышечной стенки яйцевода яйцеклетка перемещается в матку. Этот процесс у женщин занимает около 4 — 6 дней, в течение которых оплодотворенная яйцеклетка (зигота) проходит первые стадии развития. Поступающая в матку оплодотворенная яйцеклетка внедряется в слизистую оболочку, где и продолжается дальнейшее развитие зародыша. Если оплодотворение или внедрение не состоялось, слизистая оболочка матки разрушается (отторгается) и вместе с неоплодотворенной яйцеклеткой выделяется из организма через влагалище. Этот процесс получил название менструации.

В эмбриогенезе человека переплетаются черты, унаследованные от его предков, с особенностями, присущими только ему. Слияние мужских и женских половых клеток, последовательность основных этапов эмбрионального развития (дробление, гаструляция, органогенез) свойственны как для развития всех многоклеточных животных, так и для человека. На первых стадиях развития зародыш человека сходен с зародышами всех позвоночных животных, что отражает общность их эволюционного развития. Особенностью эмбриогенеза человека является раннее появление внезародышевых органов (оболочек), которые функционируют только в течение внутриутробного периода и обеспечивают нормальные условия для развития зародыша.

Сразу же после оплодотворения начинается митотическое деление (стадия дробления) зиготы на клетки (бластомеры). Бластомеры дробятся с неодинаковой скоростью. В результате нескольких клеточных делений зигота превращается в многоклеточный шар — морулу (рис. 13.9). В нем различают две группы клеток: мелкие светлые, расположенные на поверхности, и более крупные темные — в центре. Поверхностный слой клеток называется трофобластом. Он участвует в образовании плаценты. Центральные бластомеры — эмбриобласт, из которого развиваются органы будущего организма и другие защитные оболочки. По мере продвижения по яйцевому в моруле накапливается жидкость, за счет которой формируется центральная полость. Постепенно полость увеличивается и растягивает наружный слой трофобласта, эмбриобласт же оттесняется к одно-

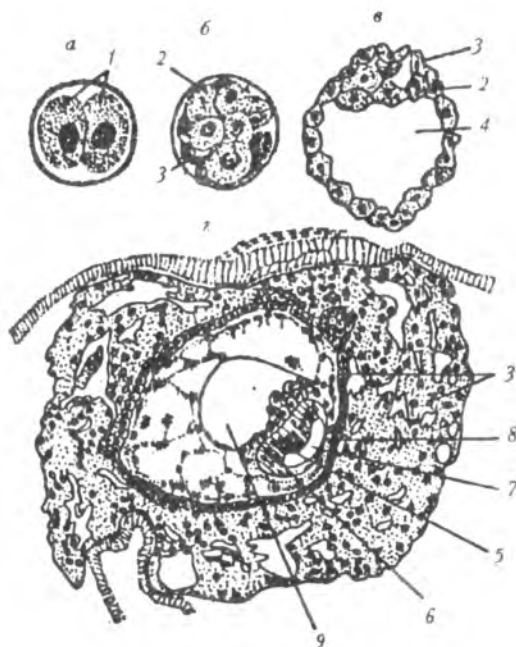


Рис. 13.9. Ранние стадии развития зародыша человека:

а — стадия дробления (два blastomera); *б* — морула; *в* — blastocysta; *г* — эмбрион человека на стадии гаструляции (11-е сутки развития); 1 — blastomeres; 2 — embryoblast; 3 — trophoblast; 4 — полость blastocysty; 5 — ectoderm зародыша; 6 — endoderm зародыша; 7 — амниотический пузырек; 8 — ectoderm амниона; 9 — желточный мешок

му из полюсов образовавшегося пузырька. На этой стадии зародыш называется blastodermическим пузырьком (blastocystой), или плодовым пузырем. Blastocysta начинает внедряться в слизистую оболочку матки. Это происходит на 6 — 7-е сутки после оплодотворения. К концу второй недели на trophoblaste образуются пальцеобразные выросты — ворсинки, которые способствуют интенсивному разрушению слизистой оболочки матки и погружению в нее зародыша. Этот процесс называется имплантацией. На ранних стадиях развития эмбрион с помощью ворсинок из материнской крови в стенке матки получает питательные вещества и кислород.

На 11 — 12-й день бластоциста полностью погружается в стенку матки. Трофобласт (хорион) разрастается и прочно укрепляется в окружающих тканях. Вместе с тканями стенки матки он формирует детское место, или плаценту, через которую осуществляется связь зародыша с организмом матери. Внедряясь в слизистую оболочку матки, ворсинки трофобласта разрушают ее кровеносные сосуды. В местах таких разрушений образуются лакуны — небольшие полости, заполненные материнской кровью, в которые погружены ворсинки. Впоследствии в ворсинки вырастают кровеносные сосуды плода. Кровь матери и плода никогда и нигде не смешивается. Плацента выполняет дыхательную, питательную и выделительную функции, предохраняет зародыш от вредных веществ, попадающих в организм матери.

В первые дни после имплантации зародыша в эмбриобласте появляются две щелевидные полости: одна прилегающая к трофобласту, — зачаток амниона, другая, граничащая с полостью бластоцисты, — желточный мешок.

Амнион (водная оболочка) представляет собой мешок, заполненный жидкостью, в которую погружен зародыш. Он обеспечивает водную среду для развития зародыша и его защиту от механических воздействий. Желточный мешок не содержит запасов желтка (питательного материала). В его стенках появляются первые клетки крови и кровеносные сосуды. Возникает желточный круг кровообращения. В последующем он уменьшается в размерах и исчезает.

От амниотического и желточного пузырьков отходит тяж клеток, который затем превращается в плотный тяж — пуповину, длиной около 40 см, связывающий тело зародыша с плацентой.

По нему проходит одна пупочная вена, несущая артериальную кровь к организму зародыша, и две пупочные артерии, транспортирующие кровь от зародыша к плаценте. Эти сосуды образуются в аллантоисе — выросте задней кишки зародыша. Дно амниотического пузырька и крыша желточного мешка образуют двухслойную пластинку — зародышевый щиток, из которого развивается зародыш.

К середине второй недели из зародышевого щитка (соприкасающиеся участки амниотического и желточного пузырьков) в процессе гастрულიции образуются зародышевые листки — эктодерма, мезодерма и энтодерма.

С помощью туловищных складок (кольцевидного пере-

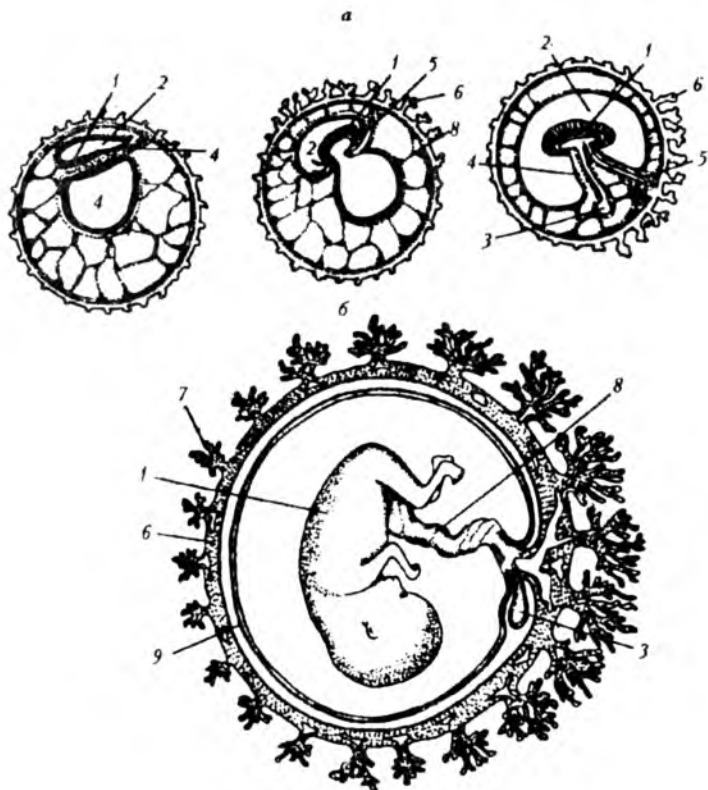


Рис. 13.10. Ранние (а) и поздняя (б) стадии развития внезародышевых оболочек:

1 — тело зародыша; 2 — амниотическая полость; 3 — желточный мешок; 4 — амниотическая ножка; 5 — вырост аллантаиса; 6 — хорион; 7 — ворсинки хориона; 8 — пупочный канатик; 9 — амниотическая оболочка

хвата) формирующееся тело зародыша приподнимается над дном амниотической полости и отделяется от зародышевых оболочек (желточного мешка и др.) (рис. 13.10).

К концу третьей недели развития формируются основные системы органов: нервная, кровеносная, пищеварительная, выделительная и др. В этот период зародыш крайне чувствителен к различным химическим веществам, принимаемым матерью (лекарственные препараты, алкоголь, никотин и др.), а также и к инфекционным заболева-

ниям. Результатом этих воздействий может быть неправильное развитие, всевозможные аномалии и уродства.

К концу второго месяца внутриутробного развития зародыш принимает черты, характерные для организма человека. С этого времени его называют плодом. Последующие месяцы он интенсивно растет. Продолжают развиваться все физиологические системы, но плод еще не способен существовать вне материнского организма. Период внутриутробного развития (от оплодотворения до рождения) у человека составляет около 280 дней. Ко дню рождения длина плода достигает 48 — 50 см и его масса составляет 3200 — 4000 г.

Рождение ребенка начинается с сокращения мышц матки (родовые схватки) и брюшной стенки, благодаря которым плод выталкивается сначала во влагалище, а затем наружу. В этот же период происходит разрыв амниотического мешка и отхождение околоплодных вод. У новорожденного появляется самостоятельное дыхание. Пуповину, связывающую его с матерью, перевязывают и перерезают. Через некоторое время (10 — 45 мин) из матки выделяется плацента, остатки разорванного амниона, пуповины.

После рождения в развитии человека выделяют следующие периоды:

новорожденный	1 — 10 дней
грудной возраст	11 дней — 1 год
раннее детство (предшкольный возраст)	1 — 3 года
первое детство (дошкольный возраст)	4 — 7 лет
второе детство	8 — 11 лет (девочки) 8 — 12 лет (мальчики)
подростковый возраст	12 — 15 лет (девочки) 13 — 16 лет (мальчики)
юношеский возраст	16 — 20 лет (девушки) 17 — 21 год (юноши)
зрелый возраст	21 — 55 лет (женщины) 22 — 60 лет (мужчины)
пожилой возраст	56 — 74 лет (женщины) 61 — 74 лет (мужчины)
старческий возраст	75 — 90 лет (мужчины и женщины)
долгожители	90 лет и более

Приведенная схема достаточно условна, так как на развитие человека значительное влияние оказывают наслед-

ственность, условия жизни и многие другие факторы. Так, в 60 — 70 е гг. во всех экономически развитых странах отмечалось ускорение темпов физического, психического и полового развития детей и подростков, получившее название акселерации.

Для выработки наиболее оптимальных методов воспитания и обучения, сохранения и укрепления здоровья развивающегося организма особенно важно знание анатомических и физиологических особенностей для трех возрастных периодов: детского, подросткового и юношеского.

Детский возраст — это период развития и совершенствования всех физиологических функций. У детей продолжается развитие скелета, его окостенение, рост мышечной массы, совершенствуются процессы координации движений. За 10 лет рост детей увеличивается на 40 — 50 см, масса тела — более чем на 30 кг. Однако изменения размеров тела и его формы осуществляются неравномерно. Позвоночник сохраняет в грудном отделе большую гибкость, что может приводить при неправильном физическом воспитании к серьезным и необратимым его деформациям. Происходит смена молочных зубов на постоянные. Отмечается высокий уровень обмена веществ и энергии. Органы чувств достигают значительного совершенства.

Нервные процессы характеризуются достаточной силой и уравновешенностью, хорошо выражены все виды внутреннего торможения. Однако дети затрудняются в выполнении мелких и точных движений, у них недостаточно развиты механизмы, определяющие активное внимание и сосредоточенность, быстро развивается утомление, сопровождающееся иногда невротическими нарушениями. Недостатком систем регуляции функций детского организма является незрелость эндокринной системы.

Подростковый возраст — период бурного преобразования организма. Специфика этого возраста определяется процессом полового созревания, которое обеспечивается активностью гипоталамо-гипофизарной системы и половых желез. В это время происходит интенсивное развитие всех физиологических систем организма, формирование вторичных половых признаков, возрастание темпов физического развития. Завершается развитие скелета, совершенствуется координация движений, двигательные качества (сила, ловкость и быстрота движений) достигают уровня взрослого организма. Однако подростки не способны к длительным мышечным нагрузкам. Существенно изменяется обмен ве-

ществ. В возрасте 14, — 15 лет у девочек увеличивается отложение жира в подкожной клетчатке.

Ослабляется регулирующая деятельность коры мозга, а вместе с тем и второй сигнальной системы. Усиливаются подкорковые влияния. Увеличивается функциональная нагрузка на все органы и системы и прежде всего на центральную нервную и сердечно-сосудистую систему. Происходящие в организме гормональные сдвиги и несовершенство нервной регуляции могут быть причиной различных вегетативных нарушений. Происходит становление характера и формирование личности. Подростки отличаются чрезмерной эмоциональностью, возбудимостью, вспыльчивостью, неуравновешенностью, сниженной работоспособностью и быстрой утомляемостью. Это переходный период от детства к взрослому состоянию.

В юношеском возрасте завершается формирование всех органов и физиологических систем организма, которые достигают уровня взрослого человека. В организме устанавливается гормональный баланс, свойственный взрослому человеку, что благоприятствует деятельности нервной системы. Возрастает роль коры больших полушарий в регуляции деятельности всех функций и поведения, усиливаются процессы торможения. Завершается формирование высших эмоций — эстетических, этических, интеллектуальных, так же как и самосознания. Возрастает физическая и умственная работоспособность. Прекращается рост человека. Наступает период половой зрелости — детородный период.

Г л а в а 14. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ И КОНЦЕПЦИИ ЭКОЛОГИИ

14.1. Экология как биологическая наука

Термин "экология" был предложен в 1866 г. немецким зоологом Э. Геккелем для обозначения биологической науки, изучающей взаимоотношения организмов с окружающей их средой обитания. Однако более четкое и краткое ее определение было дано английским биохимиком Х. Кребсом, определившим основное содержание экологии как изучение "распространения и динамики численности организмов". Современному определению экологии больше соответствует ее понимание как науки о структуре и функциях живой природы.

Все разделы биологической науки изучают жизнь на молекулярном, клеточном или организменном уровнях, так как индивидуум является самой крупной единицей исследования (гены → клетки → органы → организмы). Однако имеются и более сложные формы организации живого. Группы сходных индивидуумов одного вида объединяются в популяции, которые создают многовидовые сообщества — *биоценозы*. Биоценозы в свою очередь образуют биологические макросистемы более высокого ранга — *биогеоценозы (экосистемы)* и в целом биосферу нашей планеты. Следовательно, современная экология изучает жизнь, интегрированную в биологические системы более высокого ранга, чем организм. Этим экология отличается от других областей биологии, которые она обогащает, но ни в коем случае не растворяется в них и не исчезает как самостоятельная наука.

Экология исследует три основных уровня организации живой материи: отдельные особи, популяции и сообщества. В зависимости от изучаемого уровня меняются и задачи экологии. Изучая особи, она исследует, как влияют на организм абиотические и биотические факторы и наоборот.

На уровне популяций экология решает вопросы, связанные со степенью обилия отдельных видов, с изменениями и колебаниями численности популяций. Экология сообщества рассматривает состав и структуру сообществ и закономерности их функционирования (круговорот веществ и

энергии). Но все же основными объектами исследования экологии являются те процессы, которые влияют на распространение и численность организмов, т. е. процессы воспроизводства особей, их гибели и миграции.

Итак, предметом исследования экологии являются биологические макросистемы: популяции, сообщества, экосистемы и их динамика во времени и пространстве. Из содержания и предмета исследований вытекают и основные задачи экологии: изучение динамики популяций и биогеоценозов во времени и пространстве. Поэтому главная теоретическая и практическая задача экологии заключается в том, чтобы вскрыть закономерности этих процессов и научиться управлять ими в условиях все возрастающего влияния человека на окружающую среду.

На современном уровне развития общества экология превратилась в одну из ведущих биологических наук. Это в значительной степени обусловлено тем, что решение проблем, связанных с рациональным использованием природных ресурсов биосферы, возможно только с экологических позиций.

Экология как наука является теоретической основой охраны природы. Однако между понятиями "экология" и "охрана природы" ставить знак равенства нельзя, так как задачи экологии гораздо шире. Она изучает принципы и законы, определяющие временные и пространственные типы объединения организмов, потоки вещества и энергии через отдельные трофические уровни, закономерности функционирования экосистем и биосферы в целом.

Успехи мероприятий, направленных на охрану природы, возможны только тогда, когда они опираются на прочный теоретический фундамент. В свою очередь развитие экологии тесно связано с развитием смежных биологических наук — ботаники, зоологии, микробиологии и т. д.

Каковы же основные методы экологических исследований? Первостепенное значение для эколога имеют полевые исследования, т. е. изучение популяций видов и их сообществ в естественной обстановке. Полевые методы позволяют установить результаты влияния на организм определенного комплекса факторов окружающей среды, выяснить общую картину развития вида в конкретных условиях. Однако полевые наблюдения не всегда могут дать точный ответ на поставленные вопросы. Например, на вопрос, какой из факторов среды определяет характер жизнедеятельности особи, вида, популяции или сообщества, можно ответить только с помощью

эксперимента, главной задачей которого является выяснение причин установленных взаимоотношений. Экспериментальные методы позволяют вычлнить и проанализировать роль отдельных факторов при постоянстве всех остальных в искусственно созданных и контролируемых условиях.

В последнее время широкое распространение получило моделирование биологических явлений, т.е. воспроизведение в искусственных системах различных процессов, происходящих в живой природе. При описании биологических явлений применяются методы математического моделирования. Первыми математическими моделями простейших экологических систем хищник — жертва и паразит — хозяин были теоретические разработки Вольтерра — Лотки, выполненные в 1931 г. и послужившие основой для построения более сложных моделей. Методы математического моделирования используются для экологического прогнозирования. В условиях научно-технического прогресса, в значительной мере зависящего от использования природных ресурсов, воздействие человека на природу неизбежно. Составление экологического прогноза является сложной и ответственной задачей и невозможно без всестороннего математического анализа всех аспектов взаимоотношений живых организмов и многочисленных факторов внешней среды. Глубокое знание этих вопросов позволит не только прогнозировать, но и управлять экосистемами.

14.2. Основные экологические факторы среды

Все, что окружает организм и прямо или косвенно влияет на его состояние, развитие, размножение, выживаемость и т.д., является средой обитания. Элементы среды, влияющие на форму и функции организмов, без которых они не могут существовать, называются экологическими факторами. Оказывая на живые организмы или их сообщества прямое или косвенное воздействие, факторы вызывают у них приспособительные реакции. В природе эти факторы действуют не изолированно, а комплексно.

Жизнь организма любой популяции проходит под воздействием множества экологических факторов, среди которых выделяют абиотические, биотические и антропогенные.

К *абиотическим факторам* относятся элементы неживой природы: свет, тепло, влага, воздух, почва, рельеф местности и т.д.

Абиотические факторы прямо или косвенно воздействуют на организмы через обмен веществ. Некоторые из них, не влияя непосредственно на метаболизм организмов, являются сигнальными факторами. Их восприятие может подготовить организм к изменению состояния среды. Примером служит сезонная динамика длины дня, определяющая адаптивные перестройки в организме. Следует отметить, что действие всех абиотических факторов односторонне. Организм может к ним приспособиться, но, как правило, не в состоянии оказать на них обратное влияние.

Биотические факторы включают влияние всех живых организмов друг на друга и оказывают совершенно иной эффект, чем абиотические. Каждый организм постоянно испытывает на себе прямое или косвенное влияние других существ, зависит от них и сам оказывает на них воздействие. Такие взаимные связи организмов являются основой существования биоценозов и популяций.

Антропогенные факторы среды — это совокупность различных воздействий человека на окружающий его мир. По мере становления человеческого общества и возникновения специфических, присущих только ему закономерностей развития природа обогатилась качественно новым явлением — антропогенными факторами. Человек, по мнению В.И. Вернадского, в наше время превратился в мощную геологическую силу, оказывающую преобразующее влияние на окружающую среду.

Характер воздействия на организм и реакции на него во многом определяются его качественной спецификой и интенсивностью ("дозировкой"). Ряд факторов, такие как температура, кислород, влажность и др., в той или иной дозе необходимы для нормальной жизнедеятельности организма, а их избыток или недостаток тормозят развитие.

Специфические адаптивные механизмы, свойственные виду, дают ему возможность переносить определенный размах колебаний фактора без заметных нарушений его жизнедеятельности. Рассмотрим принципиальную схему влияния фактора среды на жизнедеятельность организма (рис. 14.1). Количественное выражение фактора, обеспечивающее благоприятные условия для его жизни, называется *оптимумом*. Дозы фактора, уменьшающиеся или увеличивающиеся по отношению к оптимуму, но не нарушающие жизнедеятельность организмов, определяются как *зоны нормы*. Обычно их две: одна связана с отклонением фактора от оптимума в сторону недостатка, другая — его избытка. Дальнейшее

изменение дозы фактора может привести к нарушению жизнедеятельности организма (приостановка роста, нарушение размножения и т.д.). Это зона *пессимума*, или *зона угнетения*. За пределами зон угнетения действие фактора таково, что даже полная адаптация всех приспособительных систем неэффективна и наступает гибель организмов. Пределы выносливости организмов по отношению к одним факторам среды могут быть широкими, а к другим — узкими.

Как правило, свойственный виду диапазон переносимых колебаний данного фактора эволюционно формируется как приспособление к изменениям, которые наблюдаются в естественных местообитаниях. Так, обитатели континентального климата выдерживают более широкие колебания температуры, чем обитатели приэкваториальных муссонных районов, животные устьев рек, впадающих в моря (эстуарий), — большие колебания солености, чем обитатели глубин океана.

В естественных условиях организм всегда подвержен влиянию комплекса факторов, каждый из них в отдельности в разной степени отклоняется от своего оптимального значения. Поэтому экологический оптимум — это благоприятное сочетание всех (или хотя бы ведущих) факторов, каждый из которых чаще всего отклоняется от физиологического оптимума, а зоны угнетения — наименее удачное сочетание факторов, хотя некоторые из них могут выражаться в дозах, благоприятных для организмов. При комплексном воздействии между отдельными факторами устанавливаются особые взаимоотношения: действие одного фактора в какой-то степени изменяет (усиливает или ослабляет) характер воздействия другого. Так, реакция животных на температуру зависит от влажности воздуха. Воздействие высоких температур легче переносится в сухом воздухе, поскольку высокая влажность ограничивает испарение с поверхности тела и как бы выключает этот эффективный механизм приспособления к высокой температуре.

Некоторые факторы среды, не оказывая прямого влияния на физиологические процессы, существенно изменяют характер воздействия других факторов. Например, осадки влияют на влажность воздуха, питьевой режим животных, вегетацию растений и т.д.

Из многих факторов, влияющих на тот или иной физиологические процессы и их результаты (рост, размножение, продуктивность, размер популяции), ограничивающим становится тот, который находится ниже или выше определенного уровня. Так, в середине XIX в. было установлено, что

урожай зерна часто ограничивается не теми питательными веществами, которые необходимы в больших количествах (вода, диоксид углерода и т.д.), а теми, которые требуются в малых (например, бор), но в почве их немного. Такая дозировка фактора получила название *лимитирующей (ограничивающей)*. Следует иметь в виду, что лимитирующим может быть как минимум какого-либо фактора, так и его максимум. Лимитирующий эффект максимума четко проявляется в сильно загрязненных водоемах с чрезвычайно высокой концентрацией биогенных элементов. В богатых органикой водах резко сокращается видовое разнообразие гидробионтов, но организмы, способные переносить эти условия, достигают чрезвычайно высоких биомасс, которые не наблюдаются в естественных водоемах.

Температура окружающей среды является одним из важнейших и часто лимитирующих факторов жизни и развития водных и наземных организмов. Она ограничивает распространение животных и определяет уровень их активности. Диапазон температур на Земле значительно шире тех границ, в пределах которых возможна активная жизнь. Температура поверхностных слоев воды в открытом океане варьирует в пределах от $-3,3$ до $+30^{\circ}\text{C}$, а в воздухе — от -70 до $+85^{\circ}\text{C}$.

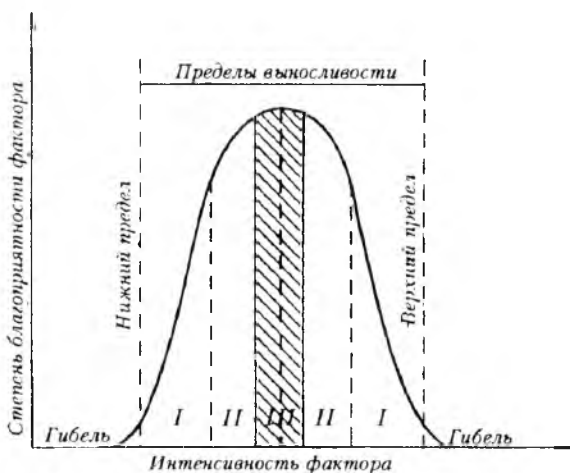


Рис. 14.1. Влияние количественного выражения фактора среды на жизнедеятельность организма:
I, II, III — зоны угнетения, нормы и оптимума соответственно

Процессы жизнедеятельности возможны при температуре от 0 до + 40 °С. Однако для большинства животных температурные границы намного уже. Одни организмы выживают в неактивном состоянии и при температуре ниже 0 °С, другие выдерживают замораживание. Ряд животных обитает в горячих источниках при температуре, достигающей до +70 °С (например, в гейзерах Камчатки). Размножение животных возможно в более узком диапазоне температур, чем выживание взрослых особей. Диапазон колебаний температуры в воде обычно меньше, чем на суше, и поэтому пределы устойчивости к температуре у водных организмов обычно уже, чем у наземных. В зависимости от механизмов поддержания постоянной температуры тела различают *пойкилотермных (холоднокровных)* и *гомойотермных (теплокровных)* животных. Температура тела у пойкилотермных животных изменяется при изменении температуры внешней среды. Гомойотермные животные благодаря наличию таких ароморфозов, как четырехкамерное сердце, механизмы терморегуляции (перьевой и волосяной покровы и др.), способны поддерживать постоянную температуру тела даже при ее сильных колебаниях.

Действие высоких температур приводит к сильному обезвоживанию и иссушению растений, ожогам, разрушению хлорофилла, нарушению равновесия между дыханием и продукцией органических веществ, в результате чего растения расходуют на дыхание больше, чем создают в процессе фотосинтеза.

Адаптациями к засушливым условиям служат уменьшение потери воды (листья превращены в колючки, толстый стебель, сбрасывание листьев при засухе и др.), увеличение поглощения воды (обширная поверхностная корневая система и глубоко проникающие корни), запасание воды (в слизистых клетках и клеточных стенках), физиологическая устойчивость к потере воды (переживание неблагоприятного периода в виде луковиц и клубней).

При низких температурах происходит замерзание воды в тканях растений, что приводит к коагуляции белков, разрушению цитоплазмы кристаллами льда. Холод тормозит рост растений, процесс фотосинтеза, образование хлорофилла.

Многие растения при температуре уже около 10⁰ С могут подвергаться холодовым повреждениям. Их вероятная причина -- нарушение структуры клеточных мембран, но нередко оно выражается и в нарушении водообмена растений. Чтобы охлаждение вызвало какие-либо повреж-

дения, оно должно быть продолжительным (в отличие от промораживания). Пониженная температура и время ее воздействия влияют на растения совокупно.

Основными приспособлениями растений к холодным местообитаниям служат небольшие размеры и особые формы роста. Например, карликовые березы, ивы, а также стелющиеся формы можжевельника, рябины. Растения зимуют под снежным покровом и тем самым защищены от замерзания.

Некоторые пойкилотермные животные в определенной мере также способны регулировать температуру своего тела, но механизм регуляции у них иной. Она может осуществляться через поведенческие реакции, которые по энергетическим затратам уступают более совершенным механизмам теплокровных животных. Так, ящерицы, перемещаясь в большом диапазоне экспериментальных температур (от 25 до 40 °С), собираются в зоне около 37 °С.

На живые организмы неоднозначно действует свет. С одной стороны, его прямое воздействие губительно для организма, а с другой — свет является первичным источником энергии, без которого невозможна жизнь. Таким образом, свет не только жизненно необходимый, но и лимитирующий фактор как на его максимальном, так и на минимальном уровне.

Солнечная радиация — практически единственный источник тепла для нашей планеты. Она представляет собой электромагнитное излучение в широком диапазоне волн, составляющих непрерывный спектр от 0,17 до 30 000 нм.

Излучение, достигающее растительного покрова Земли, состоит из коротко- (290 — 380 нм) и длинноволновой (более 380 нм) радиации. Для жизнедеятельности организмов преобладающее значение имеет коротковолновая радиация, которая в свою очередь условно делится на ультрафиолетовую (менее 380 нм), видимую (390 — 710 нм) и инфракрасную (более 710 нм).

Ультрафиолетовые лучи, имеющие длину волны менее 290 нм, губительные для живых организмов, поглощаются гонким слоем тропосферы и не доходят до поверхности Земли. При прохождении через земную атмосферу солнечное излучение заметно ослабляется. Более трети его отражается облаками или отбрасывается в виде рассеянного излучения в мировое пространство. Доходящая до поверхности Земли радиация состоит из прямых солнечных лучей (27 %) и рассеяной (диффузной) радиации (16 %) — лучей, рассеянных капельками водяных паров, кристалликами

льда, частицами пыли и г.д. Общую сумму прямой и рассеянной радиации называют *суммарной* радиацией. Суммарная радиация создает световой режим, который изменяется в зависимости от географической широты, рельефа местности, времени года и т.д.

В зависимости от способности расти в условиях освещения или затенения различают *светолюбивые*, или *гелиофиты*, — растения открытых, хорошо освещенных, местообитаний (степные, луговые травы, большинство лиственных деревьев, культурных растений открытого грунта и сорняков) и *тенелюбивые*, или *сциофиты*, — растения, предпочитающие затененные места обитания (водные глубины, пещеры, нижние затененные ярусы сложных фитоценозов, многие комнатные и оранжерейные растения). Способность к существованию в разных световых условиях обуславливает пространственную структуру биоценоза, в частности его ярусность или вертикальное расслоение на разновысокие структурные части.

Важнейшими качественными характеристиками света являются длина волны, интенсивность и продолжительность его воздействия. Интенсивность света влияет на величину первичной продукции, которая создается в процессе фотосинтеза. Например, у наземных и водных растений фотосинтез связан с интенсивностью света линейной зависимостью до оптимального уровня светового насыщения. При дальнейшем увеличении интенсивности света во многих случаях следует падение фотосинтеза (лимитирующий эффект максимума).

Реакции организмов на суточный режим освещения, т.е. на соотношение светлого (длина дня) и темного (длина ночи) периодов, в результате чего изменяются процессы роста и развития, получили название *фотопериодизма*. Сущность фотопериодизма заключается в ритмичных изменениях морфологических, биохимических и физиологических свойств и функций организмов под влиянием чередования и длительности периодов освещения и темноты.

Продолжительность освещения, или фотопериод, представляет собой некое реле времени или пусковой механизм, включающий последовательность физиологических процессов, приводящих к росту и цветению многих растений, линьке и накоплению жира, миграции и размножению птиц и млекопитающих и наступлению диапаузы (стадии покоя) у насекомых.

Фотопериодичность связана с широко известным механизмом биологических часов. Основное проявление этого

механизма — способность организмов отсчитывать время и претерпевать строго циклические изменения функций примерно через 24-часовые интервалы. Биологические часы позволяют приводить физиологические ритмы в соответствие с окружающей средой и дают возможность организмам как бы предвидеть суточные, сезонные и другие периодические колебания освещенности, температуры и т.д. Примером суточной ритмичности у растений является изменение интенсивности и характера физиологических процессов: в ночные часы не происходит фотосинтез, у ряда растений цветки раскрываются только ночью и опыляются ночными животными, другие же приспособляются к опылению днем.

Более существенные изменения наблюдаются в жизнедеятельности при сезонной динамике. Они обусловлены биологическими циклами организмов, зависящими от сезонной цикличности природных явлений. Смена времен года значительно влияет на жизнедеятельность растений и животных (периоды цветения, плодоношения, активного роста, зимний сон, диапауза и миграция у животных).

В связи с тем, что характер суточных и сезонных изменений более или менее постоянен в течение длительного времени, выработались механизмы, приводящие сообщество в целом в соответствие с периодикой изменений условий обитания.

Необходимым условием существования всех организмов на Земле является наличие воды, так как с участием воды протекают все физиологические процессы. С экологической точки зрения вода служит лимитирующим фактором как в наземных системах, где ее количество подвержено сильным колебаниям, так и в водных, где высокая соленость способствует потере организмами воды путем осмоса.

Вода чаще других экологических факторов лимитирует рост и развитие растений. Повышенная или пониженная увлажненность накладывает отпечаток на внешний облик и внутреннюю структуру организмов. Так, в условиях недостаточного увлажнения (степи, полупустыни, пустыни) распространены *ксерофиты*. Это растения, переносящие временное увядание с потерей до 50 % влаги или способные жить в аридной местности. У ксерофитов прекрасно развита корневая система. По общей массе корневые системы ксерофитов в 5—10 раз, а иногда и в 300—400 раз превышают надземные части. Длина корней может достигать 10—15 м, а у саксаула черного — 30—40 м, что позволяет им эффективно добывать воду в засушливых местах обитания.

Экономное расходование воды ксерофитами обеспечивается тем, что листья у них плотные, твердые, жесткие, с толстой кутикулой, с многослойным толстостенным эпидермисом. Листья у них часто мелкие, узкие, иногда в виде колючек, чешуек. Клетки листа отличаются мелкими размерами и плотной упаковкой, т.е. малым развитием межклетников, благодаря чему сильно сокращается испаряющая поверхность листа. Кроме того, у ксерофитов повышенное осмотическое давление клеточного сока, позволяющее всасывать воду даже при больших водоотнимающих силах почвы.

Гигрофиты — это растения избыточно увлажненных местообитаний с высокой влажностью почвы и воздуха (болота, берега рек и озер, сырых и влажных лесов и лугов). Черты гигрофитов имеют травянистые растения еловых лесов — кислица обыкновенная, майник двулистный, прибрежные виды — калужница болотная, плакунтрава, а из культурных растений — рис.

Характерные структурные черты гигрофитов — тонкие листовые пластинки с небольшим числом устьиц, рыхлое сложение тканей листа с крупными межклетниками, слабое развитие ксилемы, тонкие, слабо разветвленные корни, отсутствуют корневые волоски. Благодаря этому гигрофиты могут регулировать водный режим, особенно за счет высокой транспирации.

Фактор влажности — необходимое условие существования и животных. Способы регуляции водного баланса у них разнообразнее, чем у растений, и подразделяются на поведенческие, морфологические и физиологические.

К поведенческим способам регуляции относятся поиски водоемов, выбор более благоприятных мест обитания, рытье нор и др. Морфологические способы поддержания нормального водного баланса — образования, способствующие задержанию воды (раковины наземных моллюсков, ороговевшие покровы рептилий, кутикула насекомых). К физиологическим следует относить способность некоторых видов к образованию метаболической воды и эффективному использованию адсорбированной кормами влаги (многие насекомые, мелкие пустынные грызуны), а также к экономии влаги в пищеварительном тракте. Это достигается путем всасывания воды из кишечника и образования высококонцентрированной мочи (овцы, тушканчики). Кроме того, многие виды могут переносить кратковременное или длительное обезвоживание благодаря особенностям крове-

носной системы, эффективной терморегуляции и потоотделения (верблюды, овцы, собаки).

Таким образом, регуляция водного режима у различных групп осуществляется по-разному. Активное противодействие иссушающему влиянию оказывают растения-ксерофиты, многие насекомые и крупные гомойотермные животные аридных районов. Пассивное противодействие свойственно организмам, которые не обладают способностью регулировать свой водный баланс (лишайники, водоросли, некоторые виды грызунов, впадающих в летнюю спячку). Самой распространенной формой приспособления к недостатку влаги является избегание многими организмами условий с недостаточной увлажненностью.

Биотические факторы имеют самый разнообразный характер и проявляются во взаимоотношениях организмов при совместном обитании. Так, растения представляют собой биотический фактор для растительноядных животных — фитофагов, от количества которых зависят численность и распространение последних. В свою очередь фитофаги оказывают влияние на растения: снижают продуктивность и создают неблагоприятные условия для их размножения. В то же время важным биотическим фактором для ряда цветковых растений являются животные-опылители. Взаимные приспособления цветков и животных, опыляющих их, выработались в процессе длительной эволюции. Не менее поразительны взаимные приспособления у плодов растений и животных, способствующих их расселению.

Взаимоотношения организмов часто проявляются через химическое воздействие друг на друга. Выделяемые растениями фитонциды и другие биологически активные вещества оказывают либо угнетающее, либо стимулирующее действие на различные организмы. В свою очередь вырабатываемые микроорганизмами антибиотики также изменяют условия жизни многих организмов.

Кроме того, организмы могут воздействовать друг на друга и механически (например, вытаптывание животными травяного покрова и др.).

Каждая популяция в природе существует во взаимодействии с другими. Различные формы контактов между ними в конечном итоге определяют благополучие организмов.

Действие многих факторов зависит от увеличения плотности популяции. Такие факторы получили название зависящих от плотности. Это прежде всего конкуренция, которая обостряется при возрастании численности популяций,

а также деятельности паразитов и хищников. Плотность популяции имеет определенный оптимум. При любом отклонении от оптимума начинают действовать механизмы внутривидовой регуляции. Важнейшими из них являются эмиграции (выселение части особей в менее предпочитаемые места обитания), каннибализм (поедание особей своего вида), снижение плодовитости, повышение смертности, возрастание доли диапаузирующих особей, т.е. особей, характеризующихся временной приостановкой роста и резким снижением обмена веществ.

В природе между живыми организмами существует множество различных типов межвидовых взаимодействий. Рассмотрим некоторые из них.

Под *конкуренцией* понимают такие отношения, при которых для двух особей или видовых популяций не имеется достаточного количества ресурса среды. Использование ресурса одной особью или одним видом уменьшает потребление его другим, рост и выживание которого определяются его недостатком. Межвидовая конкуренция может привести либо к замещению одного вида другим, либо к тому, что один вид будет вынужден переселиться в иное место или перейти к использованию другой пищи.

Паразитизм — межвидовые отношения, при которых один вид живет за счет другого, поселяясь внутри или на поверхности его тела. Паразитизм возник в процессе тесного контакта различных видов организмов на базе пищевых и пространственных связей и характерен для многих организмов, но наиболее широко распространен среди вирусов, бактерий, грибов, простейших, червей, в меньшей степени членистоногих. Все паразиты делятся на эктопаразитов — наружные паразиты, обитающие на теле хозяина (клещи, блохи), и эндопаразитов — внутренние паразиты, живущие внутри тела хозяина (большинство гельминтов, вирусов, бактерий и т.д.).

Паразит в отличие от хищника не убивает своего хозяина, а длительное время питается за его счет. У животных и растений, ведущих паразитический образ жизни, выработались многочисленные приспособления в виде анатомо-морфологических и физиологических особенностей. Одна из форм приспособления к паразитизму — упрощение организации паразита по сравнению со свободноживущими организмами. У ряда паразитических червей из класса ленточных редуцируются органы пищеварения и чувств в связи с тем, что они буквально "купаются" в пищевом

бульоне и всасывают пищу всей поверхностью тела. У некоторых растений-паразитов сокращается количество зеленых частей, а у отдельных хлорофиллоносные органы исчезают полностью. Так, у раффлезии — паразита лианы циссус — сохраняется лишь цветок, а все остальные органы превратились в нити, которые внедряются в промежутки между клетками хозяина и напоминают мицелий гриба.

В природе чрезвычайно широко распространено *хищничество*, когда одни виды поедают другие. Хищничество и паразитизм принципиально не различаются между собой и провести четкую границу между этими двумя типами взаимоотношений довольно сложно. В отличие от паразита, который потребляет хозяина по частям, хищник уничтожает жертву сразу. Возможно ли полное уничтожение жертв хищниками? В естественных условиях длительное время (миллионы лет) взаимодействуют хищники и жертвы. С одной стороны, хищники выступают как естественные регуляторы численности жертвы, с другой — жертвы благодаря своей плотности, изменению численности в пространстве способны противостоять хищнику. При определенной плотности хищнику может быть энергетически невыгодно нападать на жертву, так как в данном случае расход энергии больше, чем ее поступление с пищей. Например, киты прекращают питание, если плотность рачков, которыми они питаются, меньше 3 г/м^3 , другими словами, энергия рациона не компенсирует энергетических затрат на движение и поимку пищи. В отличие от естественных условий в изолированном пространстве происходит быстрое уничтожение одного вида другим.

Симбиозом называется совместное существование многих видов. Пример симбиоза — микориза — соединение корня высших растений с мицелием гриба, т.е. представителей разных царств. Они так тесно сжились между собой, что отдельно в природе не встречаются. Сюда же следует отнести и взаимосвязь между раком-отшельником и актинией.

14.3. Вид, популяция и сообщество

Вид — основная структурная и функциональная единица живых организмов — растений, животных, микроорганизмов. Один вид отличается от другого, и это отличие можно установить по ряду критериев (см. § 4).

Организмы, выполняющие одни и те же функции в разных экологических условиях, называются экологиче-

скими эквивалентами. Так, растительоядные животные кенгуру в Австралии являются экологическими эквивалентами бизона и вилорогой антилопы в Северной Америке.

Популяция — совокупность организмов одного вида, населяющих определенное пространство, в пределах которого не существует барьеров, препятствующих свободному общению организмов между собой. Это определение близко к определению генетической популяции как элементарной единицы эволюционного процесса. Но если генетика в первую очередь рассматривает степень неоднородности организмов в пределах популяции, отклонения и мутации, то экология оперирует особями в пределах популяции как статическими единицами, равнозначными друг другу.

Популяция обладает многими признаками, которые характеризуют ее как единое целое. Это плотность, рождаемость, смертность, распределение организмов по возрастам, тип роста и др. Плотность популяции обычно выражается числом особей или биомассой на единицу площади или объема (например, 100 деревьев на один гектар, 200 кг рыбы на 1 га, 5 млн водорослей на 1 м³ воды).

Подобно другим популяционным характеристикам плотность популяции довольно изменчива, хотя всегда существуют определенные верхние и нижние пределы. Верхний предел зависит от продуктивности трофического уровня, к которому относится организм, и интенсивности его метаболизма, нижний четко определить невозможно.

Численность популяций зависит от многих факторов окружающей среды. Улучшение условий питания, как правило, приводит к росту плодовитости и рождаемости. Увеличение численности организмов способствует снижению конкуренции и ослаблению хищничества и паразитизма. Напротив, снижение кормовой базы, увеличение пресса хищников и паразитов, обострение конкуренции снижают плодовитость и повышают смертность в популяции.

На продолжительность жизни, плодовитость и другие свойства популяции большое влияние оказывают температура, освещенность и влажность. Причем на пойкилотермных животных климатические факторы воздействуют непосредственно и более сильно, чем на гомойотермных. Последние обладают более совершенными физиологическими механизмами и менее зависят от внешней среды. Однако действие многих факторов становится более жестким с увеличением плотности популяций: конкуренция, обостряющаяся при возрастании численности популяций, парази-

тизм, хищничество, заболеваемость и трофические условия. Такие зависимые от плотности факторы действуют, как правило, на скорость роста популяции.

Изменение численности организмов во времени называют *динамикой популяции*. Существует два ее основных типа — периодическая и непериодическая. Периодические колебания происходят главным образом под влиянием закономерно изменяющихся факторов среды. У некоторых видов млекопитающих, птиц, рыб, насекомых наблюдаются четкие периодические изменения численности, т.е. ее вспьшки чередуются со спадами. Такие колебания принято называть *осцилляциями*. Однако под влиянием динамики абиотических факторов в течение сезона или по другим причинам численность особей в популяции не остается постоянной и колеблется во времени, хотя и без определенной периодичности. В таких случаях говорят о *флуктуациях* численности.

Популяции животных, растений и микроорганизмов обладают способностью к естественному регулированию плотности, т.е. при более или менее значительных колебаниях они остаются в состоянии динамического равновесия, на каком-то уровне между верхним и нижним пределами. Это обеспечивается действием специфических приспособительных механизмов, основанных на том, что поступление энергии, необходимой для выживания популяции, не превышает некоторого уровня и обеспечивает, таким образом, размеры данной популяции. Такая способность популяции к саморегулированию через собственные регулирующие механизмы называется *гомеостазом* (рис. 14.2).

Рост численности популяции приводит к истощению запасов пищи, за которым следует снижение рождаемости организмов, увеличение их смертности (отрицательные связи), а следовательно, и снижение численности. Последнее в свою очередь увеличивает запасы пищи, что вызывает рост рождаемости и численности популяции (положительные связи). Таким образом, равновесное состояние популяции (состояние динамического равновесия) является кратковременным и достигается за счет быстрого чередования положительных и отрицательных обратных связей.

Человек может искусственно регулировать численность популяции животных путем, например, запрещения охоты или ограничения ее сроков на некоторые виды, ввода лицензий и т.д. Это уже дало положительные результаты — предотвратило от истребления ряд видов, в частности лося, бобра, зубра.



Рис. 14.2. Гомеостаз в популяции животных, регулируемый доступностью пищевых ресурсов

Изменение окружающего нас мира стало источником тревоги за будущее человечества и потребовало нового мышления не только в области социальных, но и естественнонаучных исследований.

Скорость исчезновения видов возрастает. Так, если в начале века ежегодно исчезал один вид, то теперь он исчезает ежедневно. Считают, что к концу нашего столетия каждую минуту будут исчезать по одному виду. Только за последнюю четверть века Земля лишилась $1/5$ всех видов флоры и фауны.

Охрана животного и растительного фондов биосферы необходима по многим причинам. Одна из основных причин заключается в следующем. Поскольку культурные растения и домашние животные в свое время отделились от

550

диких генотипов, они требуют улучшения своих качеств, для чего необходимо их дополнительное скрещивание с дикими сородичами. Это позволит восстановить многие утраченные ими свойства. Создание мирового генетического банка потребует сохранения не отдельных видов, а популяций довольно близких многочисленных видов, так как ценность каждого гена определяется числом популяций, между которыми может осуществляться скрещивание. Сказанное можно проиллюстрировать на следующем примере. В настоящее время вызывает беспокойство уничтожение тропического леса (уничтожен почти на 40 %), который является одним из основных поставщиков кислорода на нашей планете и содержит большое число видов растений и животных. Так, если в средней полосе СНГ большие площади занимает обыкновенная береза, то на 1 га тропического леса можно встретить несколько сот разных видов деревьев, которые представлены небольшим количеством экземпляров. Поэтому хозяйственная деятельность человека в тропическом лесу приводит к резкому сокращению генофонда растений. Сохранить же большое видовое разнообразие организмов позволит только коренное изменение взаимоотношений между человеком и природой. В этом залог выживания всего человечества.

Биоценоз — совокупность живых существ (микроорганизмов, растений, животных), взаимно зависимых и размножающихся в каком-то определенном месте. Это высший уровень организации живого, рассматриваемый биологическими науками.

Каждому биоценозу свойственно видовое разнообразие, т.е. определенное число видов, характерное для данного местообитания. Например, биоценоз тундры включает 250—270 видов, а биоценоз влажного тропического леса Амазонки — 5—7 тыс. видов. Сообщество растений называется *фитоценозом*, животных — *зооценозом*.

В зависимости от численности вида в биоценозе различают комплексы доминант, субдоминант, второстепенных, редких и случайных элементов биоценоза. Доминанты представлены большим количеством особей, субдоминанты — небольшим и второстепенные элементы — единичными экземплярами. Степень преобладания особей или видовых популяций в сообществе называется доминированием.

Каждый биоценоз имеет определенную структуру. Это связано с ярусным расположением атмосферы, горных

пород, почв и грунтовых вод, что накладывает отпечаток на распределение организмов. Вертикальное расслоение на разновысокие части называется ярусностью, которая наиболее выражена в растительных сообществах.

В 1934 г. английский ботаник А.Тэнсли (1934) предложил термин *экологическая система*, или *экосистема*, для обозначения исторически сложившегося единства растений, животных и микроорганизмов (биоценоза) и неживой среды их обитания (биотопа). По его мнению, эта система является величиной безразмерной, начиная от капли воды, аквариума, водоема до глобальной экосистемы — планета Земля.

Немного позднее русский ученый В.Н.Сукачев (1942) ввел понятие "*биогеоценоз*", которое от экосистемы отличается определенностью своих границ. Биогеоценоз — это экологическая система ранга растительной ассоциации. Между биогеоценозом и экосистемой многими учеными ставится знак равенства. Понятие "экосистема" сузилось, и под экосистемой редко понимают биосферу. Под биогеоценозом понимается четко ограниченная единица в структуре биосферы подобно тому, как биологи у многоклеточного организма выделяют отдельные клетки.

Биогеоценоз (экосистема) — самостоятельный уровень организации экологической структуры. Это открытые системы в плане энергетическом, т.е. для их существования необходимо постоянное поступление энергии. В пределах каждой отдельно взятой экосистемы осуществляется непрерывный круговорот веществ и приток энергии извне как движущая сила круговорота.

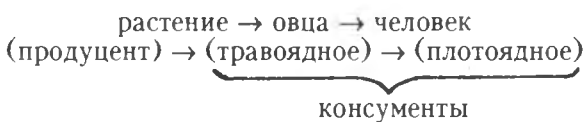
Все видовое разнообразие организмов экосистем основано на трех основных блоках — продуценты, консументы и редуценты. *Продуценты* — это хлорофиллоносные организмы (главным образом растения), образующие в процессе фотосинтеза органические вещества. *Консументы* — это гетеротрофы, потребляющие готовые органические вещества. Консументы бывают разных размеров: мелкие и крупные. Мелких консументов, потребляющих мертвое органическое вещество, выделяют в *редуценты* (восстановители). Они минерализуют органическое вещество до простых соединений, которые могут потребляться растениями и вступать в новый цикл. Таким образом, редуценты заканчивают и как бы снова начинают круговорот вещества. К редуцентам относятся бактерии, грибы, лишайники и др., к крупным консументам — все животные.

Любой уровень биологической организации (от субкле-

точного до биоценотического) для длительного существования нуждается в обмене веществ с окружающей средой.

В биогеоценозах постоянно происходит перенос вещества и энергии, которые заключены в пищу, созданной преимущественно зелеными растениями. Перенос этот осуществляется путем поедания одних организмов или продуктов их жизнедеятельности другими. *Пищевые цепи (цепи питания)* — ряд организмов (растений, животных, микроорганизмов), в которых предыдущее звено служит пищей для последующего.

Обычно цепь питания (на суше) состоит из трех-четырёх звеньев: дерево → гусеницы → синицы → ястреб. В водной среде пищевые цепи всегда длиннее, чем в наземных условиях: фитопланктон (мелкие растения) → зоопланктон (мельчайшие животные в толще воды) → мелкие рыбы → хищные рыбы → человек. Одна из простейших пищевых цепей имеет вид



При каждом очередном переносе энергии большая часть ее (80–90 %) теряется, переходя в тепло. Это ограничивает возможное число звеньев цепи. Их количество не должно превышать 4–5 (рис. 14.3).

При схематическом изображении пищевой цепи отдельные звенья показываются в виде прямоугольников, длина или площадь которых соответствует численным значениям звеньев. Располагая их в определенной последовательности, получают так называемую *экологическую пирамиду*. Установлено основное правило, согласно которому в любой экосистеме больше растений, чем животных, травоядных, чем плотоядных, насекомых, чем птиц. Различают три типа экологических пирамид: 1) чисел (на каждом уровне откладывается численность отдельных организмов); 2) биомасс (характеризует общую сухую или сырую массу организмов разных уровней); 3) энергии (показывает величину потока энергии или продуктивности на последовательных уровнях).

Экологическая пирамида обычно имеет вид треугольника с широким основанием, суживающимся кверху.

Пирамиды биомасс более наглядны, чем пирамиды чи-

сел, так как они показывают количественные соотношения отдельных уровней. Если организмов низших уровней в среднем меньше чем высших, то получим обращенную пирамиду биомасс. В целом для наземных биогеоценозов, где продуценты крупные и живут сравнительно долго, характерны относительно устойчивые пирамиды с широким основанием. В водных же экосистемах, где продуценты невелики по размеру и имеют короткие жизненные циклы, пирамида биомасс может быть обращенной, или перевернутой (острием направлена вниз). Так, в озерах и морях масса растений превышает массу потребителей только в период цветения (весной), а в остальное время года может создаться обратное положение.

При передаче энергии с одного трофического уровня на другой происходит ее потеря. В любой цепи питания не вся пища используется на рост. Большая ее часть расходуется на удовлетворение энергетических затрат организма — дыхание, движение, размножение, поддержание температуры своего тела. При этом биомасса предыдущего звена не может быть полностью переработана последующим. В противном случае исчезли бы ресурсы для развития живой материи.



Рис. 14.3. Упрощенная пирамида чисел

Итак, если на первом трофическом уровне в процессе фотосинтеза растения запасают 1 000 000 единиц условной энергии, то на пятом остается только 100 единиц (рис. 14.4).

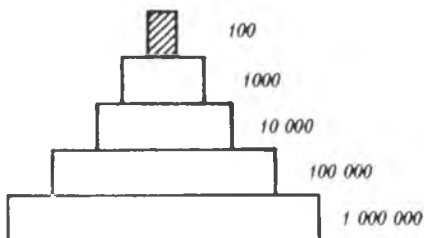


Рис. 14.4. Передача энергии с одного трофического уровня на другой

В экосистемах пищевые цепи обычно не изолированы, а тесно переплетаются между собой, образуя трофические сети. Организмы, получающие пищу через одинаковое число этапов, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню.

Итак, зеленые растения занимают первый трофический уровень (уровень продуцентов), травоядные — второй (уровень первичных консументов), хищники, поедающие травоядных, — третий (уровень вторичных консументов), а вторичные хищники — четвертый уровень (уровень третичных консументов). Конечным, пятым трофическим уровнем являются потребители мертвого органического вещества и продуктов жизнедеятельности — редуценты. Таким образом, трофическая классификация основана на типах жизнедеятельности организма.

Биогеоценозы формируются в течение длительной эволюции, в процессе которой происходит приспособление организмов к среде обитания и друг к другу. Каждый живой организм в результате своей жизнедеятельности изменяет среду вокруг себя, изымая из нее часть веществ и выделяя в нее продукты своего метаболизма. Поэтому длительное существование популяции на одном месте изменяет среду ее обитания таким образом, что она становится малопригодной для одних видов и пригодной для других. Вследствие этого на новом месте развивается другой, более приспособленный к новым условиям биоценоз. Поэтому с течением времени происходит развитие биоценоза, изменение его видовой структуры и протекающих в нем процессов.

Последовательность сообществ, сменяющих друг друга во времени, носит название *сукцессий*, а их переходные состояния — последовательных стадий (стадии развития).

По мере усложнения сообщества усложняются и связи между популяциями. Высшей точкой, или кульминацией, развития является стабилизированная система, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится максимальная биомасса организмов. Развитие биогеоценозов (экосистем) во многом аналогично развитию отдельного организма.

Формирование фитоценозов зачастую начинается на лишенных жизни местах и неактивных субстратах: скалах, песчаных дюнах и т. д. При их заселении происходят необратимые изменения местообитания, что обуславливает смену биоценозов. Постепенное накопление органических остатков растительного происхождения приводит к формированию почвы. Образование почвы может происходить в результате эрозии поверхности материнской породы под воздействием кислот, выделяемых лишайниками, или же замерзания и оттаивания воды, скапливающейся в расщелинах, что вызывает разрушение породы. Отмирающие лишайники в образующуюся почву вносят органическое вещество, а мхи могут закрепиться даже на очень тонком слое остатков лишайников и минеральной пыли. По мере отмирания мхов они обогащают почву органическими остатками, в результате чего становится возможным прорастание и рост мелких укореняющихся однолетних травянистых растений, затем многолетних трав, кустарников и деревьев. Так постепенно происходит нарастание видового многообразия фитоценозов и усложнение их ярусности.

Одной из разновидностей биогеоценозов являются агроценозы, которые составляют примерно 10 % всей поверхности суши, что дает около 90 % пищевой энергии. Развитие сельского хозяйства с древних времен сопровождалось полным уничтожением растительного покрова на огромных площадях для того, чтобы освободить место для небольшого количества отобранных человеком видов, наиболее пригодных для питания. Однако первоначально агроэкосистема имела высокий уровень гомеостаза, так как деятельность человека в сельскохозяйственном обществе вписывалась в биохимический круговорот и не изменяла притока энергии в биосфере.

В современном сельскохозяйственном производстве резко возросло использование синтезированной энергии

при механической обработке земли, использовании удобрений и пестицидов. Это нарушает общий энергетический баланс биосферы, что может привести к непредсказуемым последствиям.

Естественные экосистемы отличаются большой стабильностью. Созданная в них биомасса и питательные вещества остаются и используются в пределах биоценозов, обогащая их ресурсы. Напротив, в агроценозах значительная часть нужной человеку массы и связанной с ней потенциальной энергии изымается, поэтому снижается плодородие почв. Чтобы этого не происходило, в почву необходимо постоянно вносить удобрения, отбирать соответствующие культуры для севооборота. Агроценозы нельзя считать стабильными, так как они в гораздо большей степени, чем естественные ценозы (лес, луг, пастбища), подвержены эрозии, выщелачиванию, засолению и нашествию вредителей. Без участия человека агроценозы зерновых и овощных культур существуют не более года, ягодных растений — 3—4, плодовых культур — 20—30 лет. Затем они распадаются или отмирают.

Преимуществом агроценозов перед естественными биогеоценозами является производство необходимых для человека продуктов питания и большие возможности увеличения продуктивности. Однако они реализуются только при постоянной заботе о плодородии земли, обеспечении растений влагой, охране культурных популяций сортов и пород растений и животных от неблагоприятных воздействий естественной флоры и фауны.

Одним из путей повышения продуктивности агроценозов служит мелиорация почв. Мелиорация — это коренное улучшение земель. Она повышает плодородие почвы, улучшает ее водный и тепловой режим, регулирует микроклимат в приземном слое воздуха, создает благоприятные условия для роста, развития растений и получения устойчивых и высоких урожаев. В отличие от обычных агротехнических приемов (вспашка, боронование и т. д.), которые проводятся ежегодно, мелиорация оказывает длительное, коренное воздействие на землю и представляет собой целую систему организационно-хозяйственных, технических и других мероприятий.

Основные цели сельскохозяйственной мелиорации — улучшение сельскохозяйственных угодий, повышение урожайности, устойчивости сельскохозяйственного производства, уменьшение зависимости урожайности от явлений

природы. На осушаемых и других землях применяют культурно-техническую мелиорацию: очистку земли от камней, деревьев и кустарников, кочек и мха, выравнивание поверхности с засыпкой ям, вспашку и разделку пласта. Для окультуривания почв проводят химическую мелиорацию — известкование кислых почв, внесение удобрений. Засоленные почвы промывают, вносят в них гипс для нейтрализации наиболее вредных солей.

В борьбе с эрозией помогает агролесомелиорация: посадка лесных полос по границам полей и вдоль каналов для снижения скорости ветра, устройство прудов и других водоемов, задерживающих стекание воды. Современная мелиорация включает также природоохранные мероприятия (устройство водоемов и переходов через каналы для диких животных, сохранение лесов и др.).

К сожалению, в большинстве случаев мелиорация сводится к осушению переувлажненных земель, что часто приводит к нежелательным последствиям, примером чего является мелиорация Белорусского Полесья.

С целью повышения продуктивности агроценоза используются новые технологии выращивания растений, внедряются вновь созданные урожайные сорта и осуществляются другие мероприятия.

Так, в Международном институте риса (на Филиппинах) для тропических и субтропических районов созданы высокоурожайные сорта риса и пшеницы, созревающие за 120 суток (вместо 150 — 180 суток как прежде). Это позволяет получать 2 — 4 урожая этих культур в год.

Г л а в а 15. ОСНОВЫ УЧЕНИЯ О БИОСФЕРЕ

15.1. Строение и эволюция биосферы

Термин "биосфера" впервые введен в науку австрийским натуралистом Э.Зюссом в 1875 г. для обозначения общего облика поверхности Земли, обусловленного наличием на планете живых организмов. Целостное учение о биосфере и протекающих в ней процессах, ее строении и функциях развито в 30-е гг. XX в. советским геохимиком В.И.Вернадским. Он рассматривал совокупность живых организмов Земли как единый всеобщий фактор, который вовлекает в круговорот косную материю планеты, аккумулируя энергию Космоса и преобразуя ее в энергию земных процессов.

Под биосферой необходимо понимать специфическую оболочку небесного тела, в пределах которой существует жизнь, т.е. обитают и размножаются живые существа. Согласно данному определению, биосфера включает твердую оболочку Земли (литосфера), водную (гидросфера) и газовую (тропосфера) оболочки.

Что же характерно для биосферы как особой оболочки земного шара? Во первых, это область, в которой в значительном количестве имеется жидкая вода, во-вторых, на нее падает мощный поток энергии Солнца, в-третьих, в биосфере существуют поверхности раздела между веществами, находящимися в жидком, твердом и газообразном состоянии. И наконец, в биосфере жизнь защищена озоновым экраном от жесткого ультрафиолетового излучения.

Литосфера — верхний каменный твердый слой Земли — составляет нижнюю сферу географической оболочки. На равнинах она имеет мощность 30 — 40 км, в горах — 50 — 60, а в пределах морей и океанов — 3 — 10 км. Литосфера состоит из слоя осадочных пород, ниже которых лежат гранитный и базальтовый слои. На суше плотно заселен только тонкий слой: от десятков сантиметров до нескольких метров, но по трещинам, кавернам, пустотам жизнь распространилась в толщу земной коры до глубины 5 — 7 км (предел глубин, где обнаруживаются жизнеспособные формы), где есть жидкая вода.

Атмосфера — воздушная оболочка — достигает мощности до 20 тыс. км. Она состоит из пяти слоев. Сфера жизни охватывает первый слой атмосферы — тропосферу — и частично заходит в стратосферу.

В пределах тропосферы ограничивающими факторами служат излучение, недостаток влаги, кислорода и низкое парциальное давление.

Вероятно, на высоте более 6200 м над уровнем моря хлорофиллоносные растения существовать не могут, хотя отдельные организмы встречаются и на большой высоте. По видимому, они питаются ногохвостками и клещами (на пример, пауки), а те в свою очередь довольствуются зернами пыльцы и другими органическими частицами, заносимыми сюда ветрами. В покоящемся состоянии (в виде спор, цист, грибов и бактерий) организмы могут встречаться на высоте до 12 — 15 км. В жидкой среде (гидросфере) ограничивающими факторами могут служить большое давление и отсутствие света, начиная с глубины 200 м. Несмотря на это, жизнь обнаруживается на глубинах до 11 тыс. м.

Между земной корой, гидросферой и атмосферой происходит взаимообмен веществом и энергией, который находит свое выражение, например, в тектонических движениях (землетрясение, вулканизм). Общая мощность географических оболочек меняется от 80 – 90 км в горных системах до 25 – 30 км в океанах.

Самой активной формой материи во Вселенной является *живое вещество*. По сравнению с массой Земли масса живого вещества незначительна. Если собрать все население биосферы и гомогенизировать (размельчить) его, то получим слой толщиной в лист бумаги. По расчетам специалистов в сырой массе это будет примерно 240 г/м². Если вещество высушить, то его масса будет еще меньше, так как 75 – 80 % приходится на долю воды. Несмотря на малую массу, живое вещество, выполняя наиболее существенные функции, является самой важной энергетической частью биосферы.

В целом общая биомасса живого вещества на планете оценивается в 2423,2 млрд т сухой массы (табл. 15.1).

Таблица 15.1. Биомасса организмов Земли (млрд т сухой массы)

Организмы	Сухое вещество				Всего
	на континентах		в океанах		
	т · 10 ⁹	%	т · 10 ⁹	%	
Зеленые растения	2400	99,2	0,2	6,3	
Животные и микроорганизмы	20	0,8	3,0	93,7	2423,2
Итого	2420	100,0	3,2	100,0	

Несмотря на то, что гидросфера составляет около 71 % всей поверхности земного шара, основная масса живого вещества биосферы сосредоточена на континентах (свыше 99,8 %). Вклад океаносферы составляет только 0,13 %.

На континентах преобладают растения (99,2 %), в океанах – животные (93,7 %). Живое вещество сосредоточено преимущественно в зеленых растениях суши. Организмы, не способные к фотосинтезу, составляют 1 %.

Кроме того, биомасса наземных растений по абсолютной величине на четыре порядка больше, чем водных (см. табл. 15.1).

Вместе с тем по своим функциональным особенностям наземные и водные растения вполне сопоставимы.

Приблизительно половина кислорода на Земле образуется в процессе фотосинтеза растениями суши (главным образом влажных тропических лесов), вторая половина –

мельчайшими растениями гидросферы (фитопланктоном), хотя биомасса тех и других несопоставима между собой. Такое явление объясняется тем, что скорость продуцирования микроскопическими растениями во много раз выше, чем крупными наземными формами. В этом проявляется одна из общих биологических закономерностей: интенсивность процессов жизнедеятельности (питание, рост, обмен веществ) выше у более мелких организмов. Поэтому при сравнительно небольшой биомассе (0,2 млрд т) величина их продуктивности близка величине продуктивности растений (биомасса 2400 млрд т).

Под *живым веществом* понимают совокупность массы всех организмов, населявших в тот или иной момент нашу планету.

По Вернадскому, живые организмы участвуют в круговороте многих химических элементов. Проявление жизни коренным образом изменяет течение всех химических реакций в земной коре, и чуть ли не каждый из элементов проходит в общей цепи превращений через биогеохимическое звено. Таким образом, жизнедеятельность организмов — это глубокий и мощный геологический процесс. Масштабы работы живого вещества таковы, что в течение короткого промежутка времени через живые организмы может пройти все вещество биосферы. Так, весь кислород атмосферы, являясь продуктом процесса фотосинтеза, обновляется благодаря жизнедеятельности зеленых хлорофиллоносных растений каждые 2 тыс. лет, а все молекулы CO_2 , участвующие в процессе фотосинтеза, — каждые 300 лет.

Мощь геологического и геохимического воздействия живого вещества на поверхностные оболочки планеты целиком и полностью определяется его особыми специфическими функциями.

Живое вещество в биосфере выполняет следующие основные функции: газовую, концентрационную и окислительно-восстановительную.

Одной из важнейших функций живого вещества является *газовая*, заключающаяся в динамике и трансформации газов в биосфере. Известно, что в процессе фотосинтеза выделяется кислород, который обогащает нашу планету. В настоящее время весь кислород в свободном и связанном состоянии биогенного происхождения. В процессе дыхания и брожения происходит поглощение кислорода и выделение углекислого газа как конечного продукта окислительного процесса, присущего живой системе. В большом количестве

выдыхаются азот и пары воды. В процессе газового метаболизма могут выделяться сероводород (при неполном окислении органических веществ), метан и др.

Концентрированная функция проявляется в способности живых организмов аккумулировать разные химические элементы, в том числе микроэлементы, из внешней среды (почвы, воды, атмосферы). Некоторые виды являются специфическими концентраторами химических элементов в количествах, в десятки и даже тысячи раз превышающих их содержание в среде. Так, бурые водоросли концентрируют иод, диатомовые водоросли и злаки — кремний, фиалки — цинк, моллюски и ракообразные — медь и т.п. Следствием концентрационной функции живых организмов являются геохимические аномалии многих участков земной поверхности, локальные скопления некоторых химических элементов. Результат этой функции в масштабах биосферы — накопление залежей полезных ископаемых, например известняка, торфа, каменного угля и др.

Окислительно-восстановительная функция выражается в химических превращениях веществ в процессе жизнедеятельности организмов. В почве, водной и воздушной средах образуются соли, оксиды, новые вещества как результат окислительно-восстановительных реакций.

Окислительно-восстановительные функции и реакции лежат в основе всякого биологического метаболизма. Если в одних процессах преобладает одна, то в других — другая функция, которые балансируются в масштабе биосферы.

Жизнь и прокариот и эукариот — это непрекращающийся синтез и распад органических веществ, объединяющих все живые организмы на Земле. На разных этапах развития биосферы соотношение этих процессов менялось. В частности, в момент возникновения биосферы, когда природа была молода, созидание преобладало над разрушением, что имело для нее определенные последствия. Из первичной атмосферы в большом количестве были изъяты метан, сероводород и диоксид углерода, а концентрация свободного кислорода, отсутствовавшего в ней прежде, была доведена до нынешней — 21 %.

При достижении расцвета теплокровных животных в биосфере это неравенство перешло в относительное равновесие. В этот период времени появился человек. С момента расцвета промышленности до настоящего времени процессы разрушения стали преобладать над созиданием, причем наблюдается тенденция к их увеличению.

Для того чтобы биосфера существовала и на Земле не прекращалось развитие жизни, в природе должен происходить непрерывный круговорот органического вещества и химических элементов. Единственный способ придать ограниченному количеству вещества свойство бесконечного — это, как считал В.В. Вильямс, заставить его вращаться по замкнутой кривой.

Единственный источник энергии на Земле, от которого зависит жизнь, — Солнце. Поверхность Земли ежегодно получает около $1,2 \cdot 10^{20}$ кДж солнечной энергии. Примерно половина этого количества идет на испарение воды. На синтез органического вещества в процессе фотосинтеза тратится в среднем 0,1–0,2 % от приходящей энергии Солнца. Благодаря этому суммарная первичная продукция Земли за год составляет около 232,5 млрд т сухого вещества. В целом растения ежегодно продуцируют массу органического вещества, равную 10 % от их биомассы, а деструкторы, составляющие примерно 1 % от суммарной биомассы организмов планеты, вынуждены перерабатывать массу органического вещества, в 10 раз превосходящую их собственную. Эти ориентировочные сравнения показывают исключительно тесную связь главных компонентов биотического круговорота.

Запасание солнечной энергии на Земле, используемой на жизнедеятельность всех живых организмов, происходит только на первом трофическом уровне, на уровне продуцентов. Во всех остальных звеньях пищевой цепи происходит только ее потребление и расходование с разной эффективностью, сопровождающейся потерей энергии в виде тепла. Чем выше трофический уровень организма, тем больше эти потери. После отмирания организмов и их полной минерализации органические и минеральные вещества вступают в новый круговорот. Они вновь используются в процессе новообразования органического вещества и его расходования по цепям питания.

С возникновением на Земле жизни стала возможной непрерывная циркуляция между гидросферой, литосферой и атмосферой химических элементов (P, N, C, O₂, S и др.), которые в своих превращениях проходят через живое вещество: они поступают из внешней среды в организмы, а после их отмирания возвращаются обратно. Такая циркуляция получила название биогеохимического круговорота (или циклов). Если не учитывать поступающего в биосферу космического вещества в виде метеоритов, пыли, то можно считать, что количество вещества, вовлекаемого в биосфер-

ные процессы, остается постоянным в течение геологических периодов.

Однако часть вещества в результате геологических изменений может надолго исключаться из этого круговорота. Это биогенные отложения: известняки, каменный уголь, нефть и др., которые многие тысячелетия лежат в земной коре, хотя и не исключено их повторное включение в биосферный круговорот.

Итак, между неорганической и органической материей на Земле существует неразрывная связь, постоянный круговорот веществ и превращение энергии из одной формы в другую. *Круговорот веществ* подчиняется закону сохранения вещества и энергии, так как каждый живой организм благодаря существующим цепям питания после окончания жизненного цикла возвращает в окружающую среду все, что взял из нее в течение жизни. Большая часть составляющих неживую природу атомов вновь возвращается в живое вещество, и лишь незначительная выбывает из жизненного цикла за пределы биосферы. Миграция атомов из организма в среду и наоборот не прекращается ни на секунду и была бы невозможна, если бы элементарный химический состав организмов не был бы близок к химическому составу земной коры. Благодаря круговороту веществ и потоку энергии обеспечивается длительное существование жизни. В противном случае запасы необходимых веществ на Земле очень быстро были бы исчерпаны. Таким образом, круговорот является необходимым условием существования экологической системы планетарных масштабов — биосферы.

15.2. Возникновение биосферы

К концепции биосферы В. И. Вернадский подошел после того, как установил роль и значение организмов в процессах геохимической миграции атомов. Это в свою очередь привело ученого к идее биогеохимических циклов элементов и связи планеты Земля с Космосом.

Жизнь на Земле возникла на основе круговорота органического вещества вследствие того, что из него выделился биотический круговорот. Живое вещество, которое образовалось на Земле, вовлекало в грандиозный круговорот все элементы ее поверхности. Так называемая "сфера жизни" явилась гигантским аккумулятором и уникальным трансформатором солнечной энергии. Благодаря ей осуществля-

ется активная связь Земли с Космосом. Если бы на Земле не было жизни, не было биосферы, то работа солнечного луча сводилась бы лишь к перемещению газообразных, жидких и твердых тел по поверхности планеты и их временному накапливанию. Солнечная энергия не совершала бы на Земле созидательной деятельности, так как она не могла бы ни удерживаться на ней, ни преобразовываться в необходимую для этого форму.

Процесс фотосинтеза, т.е. преобразования простых неорганических соединений в сложное органическое вещество, обладающее большими запасами заключенной в них энергии, осуществляют зеленые хлорофиллоносные растения. Процесс фотосинтеза, его биологическая сущность были раскрыты задолго до Вернадского, но именно он показал, что благодаря фотосинтезу меняется лик Земли. Преобразуя солнечную энергию в свободную (химическую, механическую, тепловую, электрическую и др.), живое вещество постоянно нарушает относительное химическое спокойствие, которое присуще планете самой по себе.

С момента своего возникновения биосфера претерпевает постоянные изменения, проявляющиеся в увеличении разнообразия видов, усложнении их организации и росте биомассы. Благодаря деятельности хлорофиллоносных растений в атмосфере появился свободный кислород. При достижении им определенной концентрации (1 % от содержания в современной атмосфере) возник озоновый экран, защищающий живое вещество от жесткого ультрафиолетового излучения. При такой концентрации некоторые микроорганизмы выработали механизмы окислительного метаболизма. На этой стадии развития Земли возник окислительный обмен веществ и появились многоклеточные организмы.

В геологических масштабах времени и истории Земли происходили значительные изменения: жаркий климат сменился холодным (период оледенения), чередовались подъемы и опускания суши, менялись очертания и размеры материков и океанов. Но, несмотря на это, жизнь продолжала существовать и развиваться. И именно благодаря ей изменился облик планеты Земля.

15.3. Биосфера и научно-технический прогресс

В начале XVIII в. был сделан ряд крупных научных открытий, которые вызвали расцвет современного промышленно развитого общества. Начиная с этого времени эконо-

мическая структура основных европейских стран быстро менялась, так как изобретались паровые машины, использовалась новая техника. Это способствовало росту промышленных предприятий.

Успехи научно-технической революции к началу 70-х гг. XX в. сделали ощутимым влияние на информационные процессы в природе новой сферы производственной деятельности человека — биотехносферы. Основным направлением сегодняшних поисков автоматизации является перенос на автоматы информационной деятельности человека. Появилась необходимость создания машин, способных воспринимать окружающую обстановку, ставить цели и принимать правильные решения, находить кратчайшие пути их достижения. Суммарное воздействие таких машин на биосферу и человека может быть сравнимо, а в ближайшем будущем, очевидно, и превзойдет мощь взаимного влияния человека и биосферы.

Более широкое привлечение машин к деятельности человеческого общества является жизненно необходимым в переживаемый нами период развития, отмеченный так называемым информационным взрывом.

Уже теперь есть машины, способные размышлять, принимать решения. Дальнейшее их совершенствование — дело будущего. Для их построения необходимо познание основных законов работы человеческого мозга.

Но уже сейчас ясно, что в большинстве случаев замена человека машиной либо невыгодна, либо невозможна и основным направлением развития должно стать создание сложных человеко-машин. Они объединят огромные скорости обработки информации с гибкостью человеческого здравого смысла, его интуицией.

В результате мощной техногенной деятельности человека биосфера Земли коренным образом преобразуется и становится, по определению В.И.Вернадского, "*ноосферой*" — "*сферой разума*". В.И.Вернадский писал: "Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом, ставится вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера". По мнению В.И.Вернадского, ноосфера, зародившись на Земле, по мере освоения человеком околозвездного пространства должна превратиться в особый структурный элемент Космоса. Элементы ноосферы прослеживаются сегодня в современном использовании че-

ловечеством околоземного космического пространства в мирных, научных целях, принятии коллективных мер различными государствами по предотвращению загрязнения атмосферного воздуха, Мирового океана и т.д.

С появлением современной индустрии пресс человечества на окружающую среду резко возрос. Все больше сокращается разнообразие биоценозов в средах, эксплуатируемых человеком. Строятся города, унифицируются сельские районы путем разведения на больших пространствах технических монокультур, разрушаются последние остатки дикорастущей растительности, уничтожаются леса и болота, бесполезные с точки зрения современного человека. На рубеже 50—60-х гг. лес занимал более 30 % суши, а к 1965 г. его доля уменьшилась до 22 %. Безжалостно и стремительно вырубаются леса Африки и Южной Америки, русского Северо-Запада и Сибири. Из недр Земли добывают 20 млрд т полезных ископаемых, из которых только 2 % используются человеком, а 98 % уходят в отходы, загрязняя окружающую среду.

Что касается диких животных, то они почти полностью вытеснены из так называемых развитых районов земного шара. Поэтому так необходимо создание и сохранение эталонов природы: ландшафтов, заповедников, заказников, национальных парков, редких объектов и достопримечательностей. Сейчас они занимают в сумме только 3 % всей поверхности Земли. В настоящее время на территории СНГ общая площадь заповедников составляет 0,3 % нашей территории, в то время как в Кении — 15,5 %, в Англии — 8,8, в Танзании — 7, США — 2,5 %.

Кроме уменьшения разнообразия естественной среды, что является одной из причин нарушения равновесия в природе, есть еще два фактора, оказывающих пагубное влияние на экосистемы.

1. Нарушен круговорот веществ, т.е. отходы человеческого общества полностью уже не минерализуются деструкторами. Деятельность микроорганизмов в воде и почве часто затормаживается токсическими загрязняющими веществами. Кроме того, в процессе промышленного производства создается большое количество веществ, которые невозможно разрушить биологическим путем (например, многие пластмассы). Подобные непрекращающиеся накопления различных остатков в будущем могут иметь пагубные последствия.

2. Приток энергии сильно изменен в современном промышленном обществе. Из пищи человек получает часть энергии (солнечной), трансформированной в процессе фотосин-

теза, а дополнительное количество ее поступает при использовании солнечной энергии, накопленной в течение сотен тысяч лет ископаемыми растениями (нефть, торф, каменный уголь). Происходит истощение невозобновляемых природных ресурсов биосферы. Необходимо четко представлять, что никакой живой организм не может жить, пренебрегая законами круговорота в такой степени, чтобы потреблять больше, чем производят экосистемы. Нарушение законов природы может привести к гибели цивилизации, что в региональном масштабе неоднократно случалось в древние времена.

Загрязнение среды приобретает все больший размер. В последние годы резко возросло загрязнение продуктов биологически активными веществами — пестицидами. Циркулируя по пищевым цепям экологических систем, они накапливаются до токсических концентраций и оказывают отравляющее воздействие на организмы. Особенно уязвима по отношению к ним функция воспроизводства. Так, у лососевых рыб формируется нежизнеспособная икра, у птиц нарушается кальциевый обмен и яйца образуются с утонченной скорлупой.

Способы содержания животных в неволе (зоопарке) дают возможность спасти редкие виды. Так было с зубрами, которые после 1921 г. остались только в зоопарке. Одним из важнейших природоохранных мероприятий является осознание того, насколько это важно — сохранять природу. С этой целью создаются генетические банки, в которых хранятся половые клетки, зародыши диких и лабораторных животных в замороженном состоянии. Никогда нельзя предсказать, какой именно ген и когда пригодится человеку в его практической деятельности, в его борьбе за сохранение собственного здоровья. Например, животные, несущие ген альбинизма, дают возможность изучить тончайшие механизмы развития, что поможет предупреждать и лечить наследственные заболевания человека, груз которых все более увеличивается.

Замораживание половых клеток и зародышей редких и исчезающих видов животных позволит сохранить полную генетическую информацию, которая может быть впоследствии использована для пополнения генофонда и восстановления вида, если он исчезнет.

В последние десятилетие колоссальный размах приобрело движение по охране природы (партия "зеленых" во многих странах мира). Создан Международный союз по охране природы, усилиями которого ведется Красная кни-

га. Запрещена или строго регламентирована торговля растениями и животными.

Охрана природы стала одной из частей межгосударственной и международной политики. К руководству отдельными странами приходят люди с обостренным чувством экологической ответственности. На средства международных фондов предпринимаются усилия по спасению многих видов ландшафтов тех государств, у которых собственных средств для этого нет.

Выделившись из природы, человечество приобрело потенциальную возможность управлять ее развитием. Но возможности такого управления будут всегда ограничены тем, что человек остается частью природы. Поэтому ее охрана оказывается неременным условием успешного развития человечества.

Понимание важности сохранения биосферы должно занимать ведущее место в системе любых ценностных установок, при принятии любых решений на разных уровнях.

Литература

- Артамонов В.И.* Занимательная физиология растений. М.: Агропромиздат, 1991. — 336 с.
- Богданов А.А., Медников Б.М.* Власть над геном: М.: Просвещение, 1989. — 208 с.
- Воронцов Н.Н., Сухорукова Л.Н.* Эволюция органического мира: Факультативный курс: М.: Просвещение, 1991. — 223 с.
- Ганты Т.* Жизнь и ее происхождение: /Пер. с венг. М.: Просвещение, 1984. — 143 с.
- Грин Н., Статут У., Тейлор Д.* Биология: В 3-х т. /Пер. с англ. М.: Мир, 1990.
- Де Дюв К.* Путешествие в мир живой клетки /Пер. с англ. М.: Мир, 1987 — 256 с.
- Зверев И.Д.* Книга для чтения по анатомии, физиологии и гигиене человека: М.: Просвещение, 1989. — 238 с.
- Кемп П., Армс К.* Введение в биологию /Пер. с англ. М.: Мир, 1988. — 671 с.
- Комаров О.С., Терентьев А.А.* Химия белка: М.: Просвещение, 1984. — 144 с. — (Мир знаний).
- Кочергин Б.Н., Кочергина Н.А.* Задачи по молекулярной биологии и генетике. Мн.: Нар. асвета, 1982. — 80 с.
- Муртазин Г.М.* Задачи и упражнения по общей биологии. М.: Просвещение, 1972. — 315 с.
- По страницам красной книги: Животные: Энцикл. справ. — Мн.: БелСЭ, 1987. — 359 с.
- Шерстнев М.П., Комаров О.С.* Химия и биология нуклеиновых кислот. М.: Просвещение, 1990. — 160 с.
- Энциклопедический словарь юного биолога /Сост. М.Е. Аспиз. М.: Просвещение, 1986. — 352 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От авторов	3
Введение	4
В.1. Предмет, методы и задачи биологии.....	4
В.2. Возникновение жизни на Земле.....	7
Раздел 1. ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ	19
Глава 1. Учение о клетке	19
1.1. Клетка – структурная и функциональная единица жизни	19
1.2. Химический состав клетки.....	21
1.3. Структурные компоненты клетки	40
1.4. Обмен веществ и энергии в клетке.....	58
1.5. Деление клетки	77
Глава 2. Размножение и индивидуальное развитие организмов	84
2.1. Размножение организмов	84
2.2. Индивидуальное развитие организмов.....	89
Глава 3. Основы генетики и селекции	93
3.1. Основные закономерности наследования признаков.....	94
3.2. Генотип как целостная исторически сложившаяся система.....	104
3.3. Хромосомная теория наследственности	114
3.4. Основные закономерности изменчивости	122
3.5. Генетика и теория эволюции	131
3.6. Значение генетики для медицины и здравоохранения	135
3.7. Селекция растений, животных и микроорганизмов	138
3.8. Основные направления биотехнологии.....	150
Глава 4. Эволюционное учение	154
4.1. Развитие биологии в додарвиновский период	154
4.2. Предпосылки возникновения эволюционной теории Ч. Дарвина	160
4.3. Основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина	165
4.4. Современные представления об эволюции органического мира.....	180
4.5. Вид и видообразование	187
4.6. Направления и пути эволюции.....	191
4.7. Краткая история развития органического мира	195
4.8. Происхождение и эволюция человека	201
Раздел 2. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА	210
Глава 5. Доядерные организмы (Прокариоты)	211
5.1. Царство Дробянки. Отдел Бактерии и Цианобактерии	211
5.2. Царство Вирусы.....	218
Глава 6. Ядерные организмы (Эукариоты)	221
6.1. Царство Грибы.....	221

Глава 7. Царство Растения. Низшие растения	228
7.1. Группа отделов Водорослей.....	228
7.2. Отдел Лишайники.....	238
Глава 8. Высшие растения (Строение и размножение)	242
8.1. Ткани растений.....	243
8.2. Органы растений.....	249
8.3. Размножение растений.....	269
Глава 9. Высшие растения (Классификация)	287
9.1. Отдел Моховидные.....	287
9.2. Отдел Плауновидные.....	291
9.3. Отдел Хвощевидные.....	292
9.4. Отдел Папоротниковидные.....	293
9.5. Отдел Голосеменные.....	296
9.6. Отдел Покрытосеменные, или Цветковые.....	299
9.7. Растительные сообщества.....	311
Глава 10. Царство Животные. Одноклеточные	318
10.1. Тип Саркомастигофоры.....	320
10.2. Тип Инфузории.....	324
Глава 11. Царство Животные. Многоклеточные	327
11.1. Тип Кишечнополостные.....	328
11.2. Тип Плоские черви.....	332
11.3. Тип Круглые, или Первичнополостные, черви.....	338
11.4. Тип Кольчатые черви.....	342
11.5. Тип Моллюски.....	346
11.6. Тип Членистоногие.....	352
11.7. Тип Хордовые.....	370
Раздел 3. АНАТОМИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ГИГИЕНА ЧЕЛОВЕКА	418
Глава 12. Структура человеческого тела	418
12.1. Общий обзор организма человека.....	418
12.2. Опорно-двигательная система.....	421
12.3. Кровь.....	436
12.4. Кровообращение.....	446
12.5. Дыхание.....	455
12.6. Пищеварение.....	465
12.7. Обмен веществ.....	477
12.8. Выделение.....	484
12.9. Кожа.....	489
12.10. Железы внутренней секреции.....	493
Глава 13. Взаимоотношения организма и окружающей среды. Размножение и развитие	499
13.1. Нервная система.....	499
13.2. Анализаторы. Органы чувств.....	509
13.3. Высшая нервная деятельность.....	515
13.4. Размножение и развитие человеческого организма.....	522

Раздел 4. БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК.....	534
Глава 14. Основные принципы и концепции экологии.....	534
14.1. Экология как биологическая наука	534
14.2. Основные экологические факторы среды.....	536
14.3. Вид, популяция и сообщество	547
Глава 15. Основы учения о биосфере.....	558
15.1. Структура и эволюция биосферы	558
15.2. Возникновение биосферы	564
15.3. Биосфера и научно-технический прогресс.....	565
Литература.....	570

Учебное издание

Лемеза Николай Алексеевич
Морозик Михаил Сергеевич
Морозов Евгений Иванович и др.

Пособие по биологии
для поступающих в вузы

Редактор *Р. В. Михлювец*
Художник *И. П. Дивина*
Художественный редактор *Р. В. Кондрат*
Технический редактор *В. П. Безбородова*

Подписано в печать 24.09.99. Формат 84x108/32
Печать офсетная. Бумага офсетная. Гарнитура Кудряшовская
Усл. печ. л. 29,4. Уч.-изд. л. 31,69.
Тираж 5000 экз. Заказ 2452

Издательское предприятие "Экоперспектива"
Лицензия № 65 от 5.11.97 г.
220672, г. Минск 70, пр. Партизанский, 12а

Отпечатано с оригинал макета ИП "Экоперспектива"
в типографии издательства "Белорусский Дом печати"
220013, г. Минск, пр. Ф. Скорины, 79.



ISBN 985-6102-63-4



9 789856 102632