

**СРЕДНЕЕ
ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ
ОБРАЗОВАНИЕ**

ФГОС 3+

А.Г. МУСТАФИН, В.Б. ЗАХАРОВ

БИОЛОГИЯ

Рекомендовано ГБОУ ВПО Первый МГМУ им.И.М. Сеченова
Минздрава России в качестве учебника для специальностей
среднего профессионального образования
по дисциплине «Биология»

Министерство образования и науки Российской Федерации
ФГАУ «Федеральный институт развития образования»
Регистрационный номер рецензии № 083 от 23.03.2015

BOOK.ru
ЭЛЕКТРОННО-БИБЛИОТЕЧНАЯ СИСТЕМА
КНОРУС • МОСКВА • 2016

УДК 573(075.32)
ББК 28.0я723
М91

Рецензенты:

С.Г. Мамонтов, лауреат премии Президента РФ в области образования, проф.,
А.И. Антохин, заведующий кафедрой биологии МБФ РНИМУ, проф.

Мустафин А.Г.

Биология : учебник / А.Г. Мустафин, В.Б. Захаров. — М. : КНОРУС, М91 2016. — 424 с. — (Среднее профессиональное образование).

ISBN 978-5-406-04517-6

DOI 10.15216/978-5-406-04517-6

В краткой и доступной форме изложен фактический материал с учетом современных достижений биологических наук, сделан определенный акцент на изучении человека как биологического объекта. Значительное место уделено описанию процессов и механизмов, свойственных всем живым организмам. Большое внимание уделяется вопросам наследственности, изменчивости, индивидуального развития, экологии, включая паразитизм, учению о биосфере.

Целью учебника является формирование поэтапного усвоения отдельных тем, что позволит учащимся систематизировать конкретный материал, стимулировать самостоятельность процесса познания, развить склонность к анализу и выработать биологическое мышление.

Соответствует ФГОС СПО 3+.

Для учащихся медицинских училищ и колледжей.

УДК 573(075.32)
ББК 28.0я723

Мустафин Александр Газисович
Захаров Владимир Борисович

БИОЛОГИЯ

Сертификат соответствия № РОСС RU.АГ51.Н03820 от 08.09.2015.

Изд. № 7309. Подписано в печать 04.04.2016. Формат 60×90/16.

Гарнитура «NewtonС». Печать офсетная.

Усл. печ. л. 26,5. Уч.-изд. л. 22,0. Тираж 500 экз.

ООО «Издательство «КноРус».

117218, г. Москва, ул. Кедрова, д. 14, корп. 2.

Тел.: 8-495-741-46-28.

E-mail: office@knorus.ru <http://www.knorus.ru>

Отпечатано в ПАО «Т8 Издательские Технологии».

109316, г. Москва, Волгоградский проспект, д. 42, корп. 5.

Тел.: 8-495-221-89-80.

ISBN 978-5-406-04517-6

© Мустафин А.Г., Захаров В.Б., 2016
© ООО «Издательство «КноРус», 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	9
Введение	10
Глава 1. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА. ОБЩИЕ СВОЙСТВА И ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВЫХ СИСТЕМ	11
1.1. Свойства живого	13
1.2. Уровни организации живого	15
Глава 2. ВИРУСЫ	20
Глава 3. КЛЕТКА — ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО	24
3.1. Клеточная теория	26
3.2. Сравнительная характеристика про- и эукариотических клеток	28
Глава 4. ПРОКАРИОТЫ	31
Глава 5. ЭУКАРИОТИЧЕСКАЯ КЛЕТКА	37
5.1. Клеточные мембраны	37
5.2. Оболочка клетки	39
5.3. Цитоплазма	43
5.4. Ядро	52
Глава 6. ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТОК	59
6.1. Вода	60
6.2. Минеральные вещества	62
6.3. Органические вещества	64

6.3.1. Углеводы	65
6.3.2. Липиды	68
6.3.3. Белки.....	70
6.3.4. Нуклеиновые кислоты	76
 Глава 7. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ. ФУНКЦИИ ДНК. РЕАЛИЗАЦИЯ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ	 83
7.1. Репликация ДНК	84
7.2. Транскрипция ДНК	87
7.3. Трансляция иРНК. Синтез белка в клетке.....	91
7.4. Регуляция активности генов	95
 Глава 8. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ.....	 98
8.1. Энергетический обмен. Дыхание и брожение	102
8.2. Пластический обмен	106
8.3. Фотосинтез	107
8.4. Хемосинтез	109
 Глава 9. ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ КЛЕТОК	 111
9.1. Жизненный цикл клетки	111
9.2. Клеточный цикл	113
9.2.1. Интерфаза.....	115
9.2.2. Митоз.....	115
9.2.3. Регуляция митотического цикла	118
9.3. Мейоз.....	121
 Глава 10. РАЗМНОЖЕНИЕ ОБЕСПЕЧИВАЕТ НЕПРЕРЫВНОСТЬ И ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ ЖИЗНИ	 126
10.1. Бесполое размножение	127
10.2. Половое размножение.....	129
 Глава 11. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМА (ОНТОГЕНЕЗ).....	 132
11.1. Прогенез (предзародышевое развитие) — гаметогенез	133
11.2. Особенности половых клеток	136

11.3.	Оплодотворение	138
11.4.	Эмбриональный период.....	140
11.5.	Постэмбриональный период развития.....	146
11.6.	Регенерация	149
Глава 12.	ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ. ЗАКОНЫ Г. МЕНДЕЛЯ	153
12.1.	Основные термины генетики	153
12.2.	Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя	155
12.3.	Цитологические основы наследования Правило «чистоты гамет»	156
12.4.	Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя (закон независимого комбинирования)	158
12.5.	Анализирующее скрещивание.....	159
Глава 13.	ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ. СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ.....	163
13.1.	Хромосомное определение пола. Сцепленное с полом наследование.....	165
13.2.	Взаимодействие генов.....	170
13.3.	Цитоплазматическая наследственность.....	175
Глава 14.	ИЗМЕНЧИВОСТЬ.....	178
14.1.	Мутационная изменчивость	178
14.2.	Комбинативная изменчивость	183
14.3.	Модификационная изменчивость.....	183
Глава 15.	ЗНАЧЕНИЕ ГЕНЕТИКИ ДЛЯ МЕДИЦИНЫ И ЗДРАВООХРАНЕНИЯ.....	187
15.1.	Генеалогический метод.....	187
15.2.	Популяционно-статистический метод.....	191
15.3.	Близнецовый метод.....	192
15.4.	Цитогенетический метод	193
15.5.	Биохимический метод.....	194
15.6.	Медико-генетическое консультирование	195

Глава 16. ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ	197
16.1. Создание пород животных и сортов растений.....	197
16.2. Методы селекции растений и животных.....	202
16.3. Селекция микроорганизмов	207
16.4. Достижения селекции к концу XX века	209
Глава 17. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА.....	212
17.1. История представлений о развитии жизни на Земле	213
17.2. Система органической природы К. Линнея	215
17.3. Развитие эволюционных идей. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка	217
Глава 18. ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ Ч. ДАРВИНА.....	223
18.1. Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе.....	227
18.2. Учение Ч. Дарвина о естественном отборе	232
Глава 19. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МЕХАНИЗМАХ И ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЭВОЛЮЦИИ. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ	240
19.1. Вид. Критерии и структура	240
19.2. Материал для естественного отбора. Эволюционная роль мутаций.....	243
19.3. Генетические процессы в популяциях	247
19.4. Формы естественного отбора	249
19.5. Приспособленность организмов к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора.....	256
19.6. Видообразование как результат микроэволюции.....	267
Глава 20. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ	272
Главные направления биологической эволюции	272
20.1. Пути достижения биологического прогресса (главные направления прогрессивной эволюции).....	274
20.2. Основные закономерности биологической эволюции.....	280
20.3. Правила эволюции	285
Глава 21. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ	287
21.1. История представлений о возникновении жизни	287
21.2. Современные представления о возникновении жизни.....	293

21.3.	Теории происхождения протобиополимеров	298
21.4.	Эволюция протобионтов	311
21.5.	Начальные этапы биологической эволюции	314
Глава 22.	РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ.....	320
22.1.	Развитие жизни в архейской эре.....	323
22.2.	Развитие жизни в протерозойской и палеозойской эрах	325
22.3.	Развитие жизни в мезозойской эре	331
22.4.	Развитие жизни в кайнозойской эре	334
Глава 23.	ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА.....	339
23.1.	Положение человека в системе животного мира	340
23.2.	Эволюция приматов	341
23.3.	Стадии эволюции человека.....	345
23.4.	Современный этап эволюции человека	351
Глава 24.	БИОСФЕРА, ЕЕ СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ	356
24.1.	Структура биосферы	357
24.1.1.	Косное вещество биосферы.....	357
24.1.2.	Живые организмы (живое вещество)	359
24.2.	Круговорот веществ в природе	360
Глава 25.	ЖИЗНЬ В СООБЩЕСТВАХ. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ	365
25.1.	История формирования сообществ живых организмов.....	365
25.2.	Взаимоотношения организма и среды	368
25.2.1.	Естественные сообщества живых организмов. Биогеоценозы.....	369
25.2.2.	Абиотические факторы среды	371
25.2.3.	Взаимодействие факторов среды. Ограничивающий фактор.....	380
25.2.4.	Биотические факторы среды	382
25.2.5.	Смена биоценозов.....	390
25.3.	Взаимоотношения между организмами	391
25.4.	Антибиотические отношения	396

Глава 26. БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК. НООСФЕРА.....	408
26.1. Воздействие человека на природу в процессе становления общества	408
26.2. Природные ресурсы и их использование	410
26.3. Последствия хозяйственной деятельности человека для окружающей среды	413
26.4. Охрана природы и перспективы рационального природопользования.....	420

Предисловие

Учебник написан в соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом по специальностям СПО 060501 «Сестринское дело», квалификация — медсестра/медбрат, 060301 «Фармация», квалификация — фармацевт. Цель данной книги — дать представление о структуре живой материи, наиболее общих ее законах, познакомить с многообразием жизни и историей ее развития на Земле.

В XX столетии и в начале XXI в. отмечается активный рост фундаментальных открытий во всем комплексе наук о жизни. С помощью биотехнологий, основанных на использовании генной инженерии, стволовых клеток, а также таких фундаментальных биологических механизмов, как фотосинтез, фиксация растениями атмосферного азота, синтез гормонов и др., уже в недалеком будущем удастся решить многие важные проблемы в медицине, в обеспечении человечества пищевыми продуктами, необходимыми биологически активными веществами и энергией в достаточном количестве, несмотря на рост народонаселения, сокращение природных ресурсов.

При написании этой книги авторы старались приблизить уровень знаний обучающихся к уровню, необходимому для продолжения дальнейшего образования в области медицины, осуществить преемственность среднего и вузовского преподавания биологических дисциплин. Предлагаемая книга делает определенный акцент на изучении человека как биологического объекта. Авторы использовали многолетний опыт преподавания биологии в Российском национальном исследовательском медицинском университете им Н.И. Пирогова и стремились в краткой и доступной форме изложить фактический материал с учетом современных достижений биологических наук. В настоящем учебнике значительное место уделено описанию процессов и механизмов, свойственных всем живым организмам. Авторы старались подобрать факты, которые показывали бы действие этих закономерностей в организме человека.

Целью настоящего учебника является формирование поэтапного усвоения отдельных тем, что позволит учащимся систематизировать конкретный материал, стимулировать самостоятельность процесса познания, развить склонность к анализу и выработать биологическое мышление. В книге большое внимание уделяется вопросам наследственности, изменчивости, индивидуального развития, экологии, включая паразитизм, учению о биосфере.

Авторы с благодарностью примут и учтут все замечания и пожелания, касающиеся формы и содержания учебника.

Введение

Значение биологии как науки о жизни определяется тем, что она служит теоретической базой многих наук. Особое место принадлежит биологической подготовке в системе медицинского образования. Основные закономерности биологических процессов, имеющих универсальное значение в природе, в полной мере приложимы и к человеку, который представляет собой часть биосферы и является продуктом ее эволюции. Между биологией и медициной существует тесная связь. На всех этапах развития медицины уровень представлений о причинах и сущности заболеваний человека определялся уровнем знаний о сущности живой материи. Поступательное развитие биологических наук с закономерной неизбежностью ведет к новым этапам развития медицины. Благодаря этому появляются возможности объяснить самые сложные процессы жизнедеятельности, а стало быть, и природу различных болезней человека, связанных с нарушением этих процессов.

Биология располагает огромным фактическим материалом, овладение которым является необходимым условием научного познания мира. Теоретические достижения биологических наук широко применяются в медицине и сельском хозяйстве. Многие биологические принципы и положения используют в технике; они являются основой ряда производств пищевой, легкой, микробиологической и других отраслей промышленности. Только на основе биологических исследований возможно решение глобальных проблем современного человечества — разработки новых лекарственных средств, новых методик поддержания здоровья, повышения продуктивности сельского хозяйства, рационального использования и возобновления биологических ресурсов, охраны природы и окружающей среды. Задача состоит не только в выявлении и устранении отрицательного воздействия человечества на окружающую среду, но и в научном определении режимов рационального использования резервов природы. Биологические науки лежат в основе возможности сохранения биосферы Земли с целью создания оптимальных условий для жизни людей на планете.

МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА. ОБЩИЕ СВОЙСТВА И ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВЫХ СИСТЕМ

Жизнь — это форма существования саморегулирующихся самовоспроизводящихся макромолекулярных систем, характеризующихся иерархической организацией, обменом веществ, регулируемым потоком информации и энергии.

Биологические системы возникли на Земле при определенных условиях и являются одной из форм существования материи. Первые живые существа появились на нашей планете более 3,6—3,8 млрд лет назад (рис. 1.1). От этих ранних форм образовалось множество видов организмов. В ходе длительного эволюционного процесса на Земле возникло около 30 тыс. видов простейших, 2,5 млн видов животных, более 600 тыс. видов растений, более 100 тыс. видов грибов и множество микроорганизмов. Их классификацией — объединением в группы по сходству строения и жизнедеятельности — занимается биологическая дисциплина, называемая систематикой. В настоящее время ученые выделяют неклеточные и клеточные формы жизни.

- Неклеточные формы жизни — вирусы;
- Клеточные формы жизни включают:
 - Надцарство Прокариоты:
 - Царство Археобактерии,
 - Царство Истинные бактерии (Эубактерии);
 - Надцарство Эукариоты:
 - Царство Грибы,
 - Царство Растения,
 - Царство Животные.

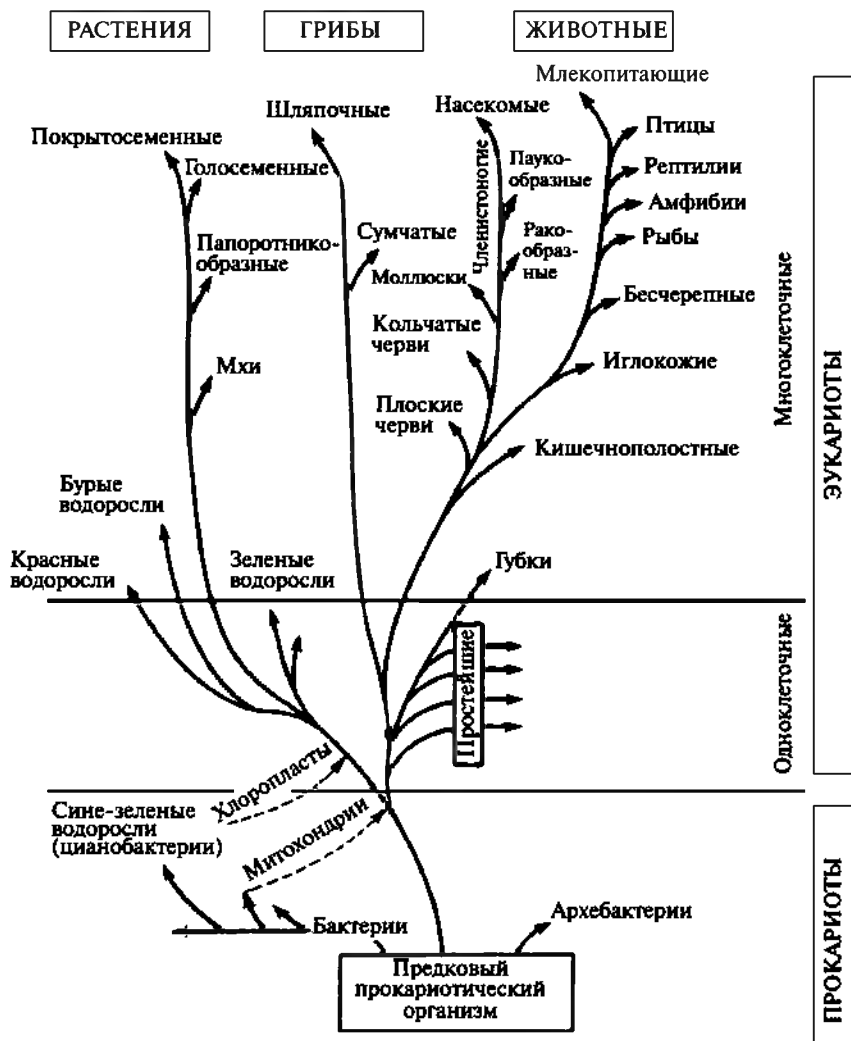


Рис. 1.1. Эволюция основных групп организмов

В отличие от неживой природы жизнь представляет собой особую форму существования материи — биологическую. Всем живым организмам присущи определенные свойства, которые также называют критериями живых систем.

1.1. Свойства живого

Особенности химического состава. Живые существа состоят из тех же атомов, что и неживая природа, однако эти элементы образуют в организме сложные молекулы, не встречающиеся в неживой природе. В живых организмах 98% химического состава приходится на четыре элемента: углерод, кислород, азот и водород. Эти элементы участвуют в образовании сложных органических молекул. Подавляющее большинство органических молекул окружающей среды представляют собой продукты жизнедеятельности организмов.

Клеточный принцип строения характеризует единство строения и развития мира растений и животных и остальных живых организмов (за исключением вирусов). Клетка рассматривается в качестве единого структурного и функционального элемента организмов.

Обмен веществ между компонентами биологической системы и окружающей средой лежит в основе существования живого. Организмы поглощают энергию и вещества из окружающей среды и используют их для обеспечения химических реакций, а затем возвращают в среду вещества и эквивалентное количество энергии в другой форме, менее пригодной для них. Причем скорость поступления веществ и энергии из среды уравнивается скоростью переноса веществ и энергии из организма. Таким образом, организмы представляют собой открытые для поступления энергии системы. Живые организмы существуют до тех пор, пока в них поступают энергия и вещества из окружающей среды. Следует отметить, что организмы, в отличие от объектов неживой природы, отграничены от окружающей среды оболочками (наружная клеточная мембрана одноклеточных, покровная ткань многоклеточных животных и растений). Эти структуры регулируют обмен веществ между организмом и внешней средой, сводят к минимуму потери вещества и поддерживают пространственное единство системы.

Существование биологических систем в меняющихся условиях окружающей среды обеспечивается внутренним регулированием — **саморегуляцией** различных процессов, соподчинением их единому порядку поддержания постоянства внутренней среды — **гомеостазу**. Саморегуляция основана на *принципе обратной связи*, согласно которому сигналом для включения того или иного регулируемого процесса может быть изменение состояния какой-либо системы организма, изменение концентрации веществ и т.д. В клетке такие системы построены на химических принципах (процессы обмен веществ регули-

руются на основе биологического катализа). В животном многоклеточном организме — на основе клеточных взаимодействий, гуморальной и нервной регуляции. В сообществах организмов — в зависимости от разнообразия внутри- и межвидовых взаимодействий.

Новый организм возникает в большинстве случаев из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) в ходе процессов **роста и развития**. Взаимосвязь между поколениями осуществляется в процессе передачи наследственного материала через половые клетки и последующего на основе этой информации индивидуального развития — **онтогенеза**.

Живые существа способны к **самовоспроизведению** с сохранением у потомков строения и функций родительских форм — **наследственности**. В основе наследственности лежит матричный принцип репликации и синтеза молекул нуклеиновых кислот.

Репликация и передача молекул ДНК в поколениях делает возможным не только сохранение у потомков наследственных особенностей родителей, но и отклонение от них, т.е. **изменчивость**. При смене многочисленных поколений происходит накопление адаптаций и на их основе изменение видов, или историческое развитие — **филогенез**. Способность передавать в поколениях изменения наследственного материала лежит в основе выработки *адаптаций* к среде, эволюционного развития живой природы.

Организмы обладают также свойством избирательно реагировать на воздействия внешней среды — **раздражимостью**. Раздражимость проявляется в способности организма отвечать на определенные воздействия специфическими реакциями. Наиболее демонстративной формой проявления раздражимости является движение. У растений это *тропизмы, ростовые движения*, у примитивных животных — *таксисы*. Реакции многоклеточных на раздражение осуществляются с помощью нервной системы и называются *рефлексами*. Сочетания раздражитель — реакция могут накапливаться в виде опыта, т.е. научения и памяти, и (по крайней мере, у животных) использоваться в последующей деятельности.

Иерархичность организации. Живые системы резко отличаются от неживых объектов своей исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. В то же время любой компонент биологической системы дискретен и целостен, т.е. состоит из отдельных, тесно связанных взаимодействующих частей, образующих структурно-функциональное единство. Структурная сложность живого начинается с гигантских полимерных молекул и продолжается на уровне клеток многоклеточных организмов и надорганизменных сообществ. Тем не менее основные свойства живого

проявляются на каждом уровне организации, причем их осуществление на менее сложном уровне организации является необходимой посылкой функционирования процессов на более высокоорганизованном уровне (например, самовоспроизведение на уровне многоклеточного организма невозможно без репликации молекул ДНК, деления клеток и т.д.). Такая взаимосвязь нижележащих и вышележащих уровней организации живого отражает *иерархичность* (соподчиненность) организации живого и лежит в основе биологической формы движения материи. Биологические системы образуются из объединения множества компонентов в более крупные структурно-функциональные единицы, обладающие новыми свойствами, не встречающимися по отдельности у входящих в них составных частей. Например, такие свойства популяции (элементарной надорганизменной общности), как длительное в течение многих поколений существование в среде, генофонд, возрастной и половой состав, рождаемость, смертность и др., отсутствуют у отдельных составляющих их особей.

Таким образом, живые организмы резко отличаются от объектов неживой природы не только своей исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью, но и сущностью протекающих в них процессов. Эти отличия придают жизни качественно новые свойства. Живое представляет собой особую ступень развития материи.

Опорные точки

- Живые системы проявляют общие свойства, отличающие их от объектов неживой природы.
- Обменные процессы в живом веществе биосферы обеспечивают гомеостаз — постоянство структурно-функциональной организации системы.
- Нуклеиновые кислоты обеспечивают хранение, передачу и реализацию наследственной информации во всех клетках.
- В основе процессов метаболизма лежат взаимодействия органических молекул друг с другом.

1.2. Уровни организации живого

Живая природа представляет собой сложно организованную иерархическую систему. На основании особенностей проявления свойств живого все многообразие органического мира — единой биологиче-

ской системы — можно свести к нескольким структурным уровням, располагаемым в порядке от низшего к высшему (рис. 1.2). Каждый уровень характеризуют наиболее значимые биологические явления, протекающие на данном уровне.

Молекулярно-генетический уровень. Живая система, как бы сложно она ни была организована, состоит из нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, липидов, а также других важных органических веществ. С этого уровня начинаются разнообразные процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др. Элементарные генетические процессы (репликация ДНК, транскрипция, репарация, рекомбинации, мутации ДНК, трансляция РНК и др.), начинающиеся на этом уровне, лежат в основе развития и жизни организма, обеспечивают его адаптации к среде.

На клеточном уровне элементарные единицы живого (клетки) осуществляют реакции клеточного метаболизма, перенос генетической информации между клеточными поколениями, дифференцируются и специализируются на выполнении разнообразных функций. В клетках сосредоточена информация о синтезе веществ, определяющих специфику проявлений жизни и обеспечивающих функционирование систем всех уровней. Способность клеток к делению лежит в основе воспроизводства живых систем. Клеточные системы — *ткани и органы* обеспечивают тканевые реакции в виде регенерации, иммунного ответа, воспаления и др.

Онтогенетический (организменный) уровень характеризуется развитием организма на основе генетической информации, полученной от родителей, способного к самостоятельному существованию в среде. Особь является элементарной самостоятельной единицей, способной к обмену веществ с окружающей средой. Многоклеточный организм состоит из тканей и органов. Ткань животных представляет собой совокупность клеток различных типов и межклеточного вещества, объединенных выполнением общих функций. Например, кровь включает в себя клеточные элементы — эритроциты, лейкоциты и тромбоциты, а межклеточным веществом служит плазма. Орган образован несколькими типами тканей. Он занимает соответствующее место в организме и выполняет целый ряд определенных функций. Например, кожа человека как орган включает эпителий и соединительную ткань — дерму, которые вместе выполняют целый ряд функций. Органы объединены в системы (сердечно-сосудистую, мочеполовую, пищеварительную, дыхательную и др.).

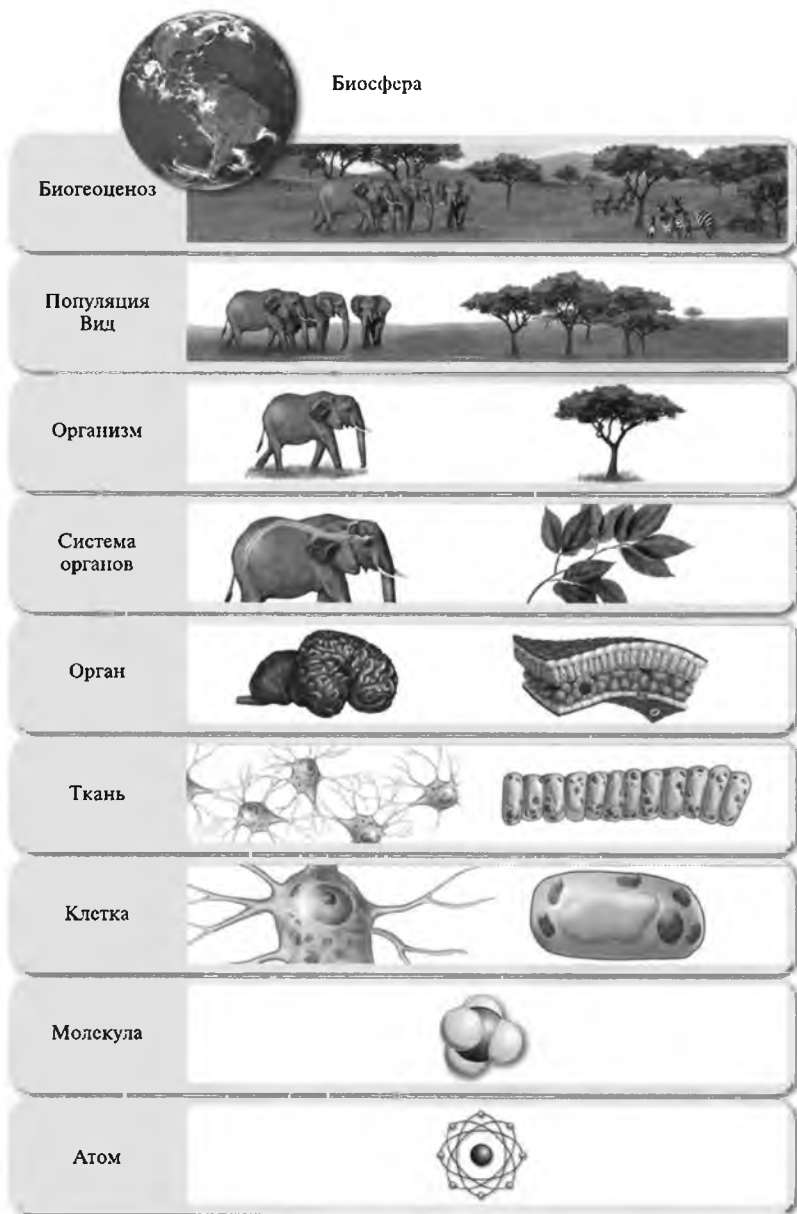


Рис. 1.2. Уровни организации живого

Популяционно-видовой уровень образуют особи одного вида. Объединение особей в популяции, а популяций в виды по степени генетического и экологического единства приводит к появлению новых свойств и особенностей в живой природе, отличных от свойств молекулярно-генетического и онтогенетического уровней. Обмен генетической информацией в процессе воспроизводства последующих поколений лежит в основе микроэволюции — возникновения адаптаций и формирования новых видов. Популяции и виды как надорганизменные образования способны к существованию в течение многих поколений и к самостоятельному эволюционному развитию.

Биогеоценотический (экосистемный) уровень. Популяции разных видов образуют в биосфере Земли надвидовые сообщества — биоценозы. Целостность биоценозов поддерживается эволюционно сложившейся системой межвидовых связей: пищевых, пространственных и др. Экосистемы характеризуются относительно устойчивыми круговоротами веществ и потоков энергии, специфичными для данной местности.

Биосферный уровень. Биосфера представляет собой глобальную экосистему Земли, в которой геохимические и энергетические превращения определяются суммарной активностью всех живых организмов. Биогеоценозы Земли образуют в совокупности биосферу нашей планеты, взаимосвязаны глобальным круговоротом веществ и энергии. Человечество составляет неотъемлемую часть биосферы и представляет собой социальную систему, которая предъявляет к среде широкий круг небиологических требований, прогрессивно возрастающих по мере развития науки, техники и культуры.

Опорные точки

- Органические молекулы составляют основную массу сухого вещества клетки.
- Нуклеиновые кислоты обеспечивают хранение, передачу и реализацию наследственной информации во всех клетках.
- В основе процессов метаболизма лежат взаимодействия органических молекул друг с другом.
- Клетка является наименьшей структурно-функциональной единицей организации, а также единицей размножения и развития всех живых организмов.
- Возникновение тканей и органов у многоклеточных животных и растений ознаменовало специализацию частей организма на выполнении различных функций.

- Интеграция органов в системы привела к еще большему усилению их функций и к еще большим возможностям организма по использованию среды обитания.

Вопросы и задания для повторения

1. Что отличает живые организмы от тел неживой природы?
2. Какие органические молекулы составляют основную массу сухого вещества клетки?
3. Какая биологическая система является наименьшей структурно-функциональной единицей организации, размножения и развития всех живых организмов?
4. Как вы считаете, в чем заключается необходимость выделения различных уровней организации живой материи?
5. Укажите критерии выделения различных уровней организации живой материи.
6. Каковы сущность и проявления основных свойств живого на разных уровнях организации?
7. Каковы всеобщие уровни организации жизни? В чем биологическое значение каждого уровня?

Глава 2

ВИРУСЫ

Вирусы были открыты в 1892 г. русским ученым Д.И. Ивановским при исследовании мозаичной болезни листьев табака (бактериофаги — французским микробиологом Д'Эрелем). Вирусы являются внутриклеточными паразитами. Они способны жить и размножаться только в клетках других организмов. Вирусы поражают все типы организмов — от растений и животных до бактерий (вирусы бактерий обычно называют бактериофагами).

Вне клеток других организмов вирусы не проявляют признаков жизни. Многие из них во внешней среде имеют форму кристаллов. Величина вирусов колеблется от 20 до 300 нм. Вирусы устроены очень просто. Каждая вирусная частица состоит из **нуклеиновой кислоты** (различают ДНК-содержащие вирусы и РНК-содержащие вирусы — ретровирусы), заключенной в белковую оболочку, которую называют **капсидом**. Форма капсида может быть палочковидной, нитевидной, сферической и др. Белки капсида защищают нуклеиновую кислоту и обуславливают ферментативные и антигенные свойства вирусов. Полностью сформированная инфекционная частица называется **вирионом**. У некоторых вирусов, таких как герпес или грипп, есть еще и дополнительная оболочка, которая возникает из плазматической мембраны клетки-хозяина. 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. Белковая оболочка защищает нуклеиновую кислоту от неблагоприятных условий внешней среды, а также препятствует проникновению ферментов клеток и ее расщеплению (рис. 2.1).

Объем генетической информации вируса может быть очень мал, например у некоторых вирусов он состоит из 3500 нуклеотидов. Такой

объем нуклеиновой кислоты способен обеспечить синтез лишь нескольких белков, обычно белков капсида вируса. Все активные процессы вирусов протекают в клетках-хозяевах. Проникновение вирусов в клетку начинается с их адсорбции на клеточной поверхности благодаря связыванию белков-рецепторов клеточной оболочки со специальными белками вирусной частицы, которые узнают соответствующий рецептор на поверхности чувствительной клетки. Полагают, что в животную клетку вирус может проникать при процессах пиноцитоза и фагоцитоза, в растительную клетку — при различных повреждениях клеточной стенки.

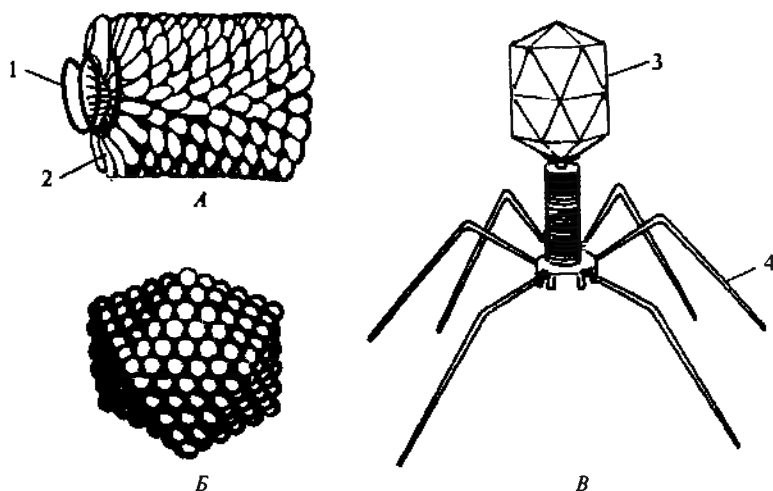


Рис. 2.1. Представители Царства Вирусы:

A — вирус табачной мозаики; *Б* — аденовирус (вызывает респираторные заболевания человека); *В* — бактериофаг; 1 — молекула РНК; 2 — молекулы белка; 3 — головка с ДНК; 4 — хвостовые нити

Бактериофаги, как правило, не попадают внутрь клетки, этому препятствуют толстые клеточные стенки бактерий. Бактериофаг состоит из головки (белковая оболочка и заключенная в ней ДНК или РНК) и отростка. В отростке различают полый стержень, окруженный чехлом из сократительных белков. На конце стержня имеется пластинка с шипами и нитями, от которых зависит прикрепление бактериофага на клетке-хозяине. После присоединения к клеточной поверхности чехол отростка бактериофага сокращается, обнажая стержень, про-

никающий через клеточную стенку, и нуклеиновая кислота проникает в клетку.

Репликация генома у большинства ДНК-содержащих вирусов происходит в клеточном ядре. Вирусный геном изменяет обмен веществ клетки, направляя ее деятельность на производство вирусной нуклеиновой кислоты и вирусных белков. Новые молекулы вирусной нуклеиновой кислоты соединяются с вновь синтезированными белками (самосборка вирусных частиц), в результате чего образуются вирусы, которые затем выходят из клетки-хозяина.

Репликация РНК-содержащих вирусов (ретровирусов) обычно происходит в цитоплазме. Используется *обратная транскриптаза*, или РНК-зависимая ДНК-полимераза. Этот фермент синтезирует одну цепь ДНК на матрице вирусной РНК, а затем уже на матрице синтезированной цепи ДНК достраивает вторую, комплементарную ей цепь. Образуется двуцепочечная молекула ДНК, которая встраивается в геном клеток хозяина, такое состояние вируса называется *провирусом*. Исключением является вирус иммунодефицита человека (ВИЧ), ДНК которого активно проникает в ядро и далее служит матрицей для синтеза молекул вирусных РНК. Эти РНК выходят из клеточного ядра в цитоплазму клетки, где происходит самосборка вирусных частиц, способных инфицировать новые клетки.

Вирусы найдены везде, где есть жизнь, и, вероятно, вирусы существуют с момента появления первых живых клеток. Происхождение вирусов неясно. По-видимому, вирусы являются производными генетических элементов клеток, но они возникали и эволюционировали вместе с возникновением и эволюцией клеточных форм жизни. Вероятно, разные группы вирусов возникали в исторически разные времена из разных генетических элементов клеток и поэтому существующие в настоящее время разные группы вирусов не имеют единого общего предка. Тем не менее универсальность генетического кода распространяется и на вирусы, свидетельствуя тем самым, что и они являются порождением органического мира Земли.

Биологическое значение вирусов в первую очередь связывается с их патогенным действием, т.е. способностью вызывать различные заболевания у человека, животных и растений. Сегодня специалисты насчитывают не менее 500 различных болезней человека, в которых в той или иной мере повинен вирус. Среди них такие тяжелые заболевания, как бешенство, натуральная оспа, желтая лихорадка, энцефалиты, инфекционные гепатиты, многие злокачественные опухоли, СПИД, корь и т.д. Помимо того, вирусы способны оказывать влияние

на генетический аппарат клетки, вызывая генные мутации. Известны вирусы, которые могут встраивать свои ДНК в геном клеток организма, в который они проникают. Они не начинают активно копировать свой генетический материал, а остаются в виде так называемого про-вируса. Такой подход позволяет вирусам копировать информацию своего генома вместе с репликацией генома организма-хозяина, передаваясь по наследству потомкам этого хозяина. Геном человека более чем на 30% состоит из информации, кодируемой вирусоподобными элементами. С помощью вирусов может происходить так называемый горизонтальный перенос генов, т.е. передача генетической информации не от непосредственных родителей к своему потомству, а между двумя неродственными (или даже относящимися к разным видам) особями.

Опорные точки

- Вирусы и бактериофаги — неклеточные формы жизни, паразитирующие на генетическом уровне.
- Существуют два способа передачи вирусов от клетки к клетке: горизонтальный — путем выхода вирусной частицы из одной клетки и внедрения в другую клетку и вертикальный — из поколения в поколение в результате встраивания в хромосому клетки-хозяина.

Вопросы и задания для повторения

1. Какие существуют формы жизни?
2. Какие особенности организации характерны для вирусов?
3. Как устроены вирусы?
4. Каков принцип взаимодействия вируса и клетки?
5. Как вирус проникает в клетку?
6. Укажите особенности взаимодействия бактериофага с бактериальной клеткой.
7. В чем проявляется действие вирусов на клетку?
8. Какие болезни у человека вызывают вирусы?
9. Что такое бактериофаги? Каково их медицинское значение?
10. Как происходит синтез вирусных белков и упаковка новых вирусных частиц?

КЛЕТКА — ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Клетка обладает всеми свойствами живой системы и является элементарной единицей живого. В клетке находится наследственная информация, необходимая для существования организма, а также для воспроизведения себе подобных. Она характеризуется специфическим химическим составом, обменом веществ и энергии, растет, размножается, передает дочерним клеткам свою наследственную информацию и др. Плазматическая мембрана окружает клетку. Она обеспечивает регулирование обмена веществ между внутренней и внешней средой и, таким образом, служит границей клетки. В цитоплазме клетки развита система внутриклеточных мембран, что создает возможность обособлять различные метаболические пути. Функции в клетке распределены между различными органоидами (рибосомами, митохондриями и др.). Многоклеточные организмы состоят из дифференцированных клеток, специализирующихся на выполнении разнообразных функций (рис. 3.1). Несмотря на многообразие форм, клетки разных типов обладают сходством общих структурных особенностей.

Строение и функционирование клеток изучает *цитология* (от греч. «цитос» — клетка, «логос» — наука) — наука о клетке. У бактерий, простейших, низших грибов и некоторых водорослей клетка составляет целостный организм, способный самостоятельно существовать в окружающей среде. У многоклеточных эукариот клетки существуют совместно, формируя ткани и органы организма. Клетка обладает всеми свойствами живой системы: такие свойства живого, как способность размножаться, видоизменяться и реагировать на раздражения, в более мелких единицах материи не проявляются. *Клетка является элементарной, т.е. наименьшей, самостоятельной единицей строения, функционирования и развития живых организмов.* Разрушенная клетка

уже не способна существовать неопределенно долго, поэтому можно сделать вывод, что клетка — самая элементарная биологическая система, способная самостоятельно поддерживать жизнь.

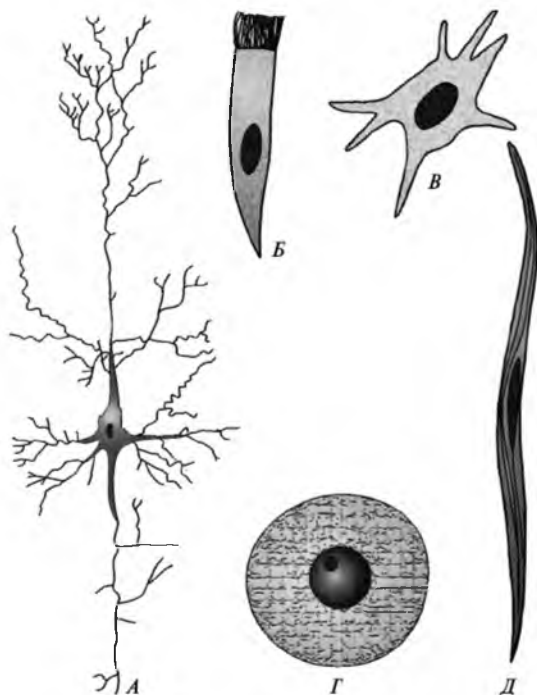


Рис. 3.1. Некоторые типы дифференцированных клеток многоклеточного организма:
 А — нейрон; Б — клетка ворсинчатого эпителия; В — клетка плоского эпителия;
 Г — яйцеклетка; Д — гладкомышечная клетка

Впервые клетки удалось увидеть только после создания световых микроскопов (Р. Гук), с того времени и до сих пор световая микроскопия остается одним из важнейших методов исследования клеток. Световая (оптическая) микроскопия, несмотря на свое сравнительно небольшое разрешение, позволяла наблюдать за живыми клетками. В XX веке была изобретена электронная микроскопия, давшая возможность изучить ультраструктуру клеток. В современной биологии активно применяются методы молекулярной биологии и молекулярной генетики, позволяющие не только на еще более тонком уровне исследовать структурные особенности внутриклеточных структур,

но и определять функции этих структур. Знание основ химической и структурной организации, принципов функционирования и механизмов развития клеток исключительно важно для понимания сходных черт, присущих сложно устроенным организмам растений, животных и человека.

3.1. Клеточная теория

Ставшие привычными представления о клетке как об основной единице жизни известны под названием *клеточной теории*. История цитологии тесно связана с изобретением, использованием и усовершенствованием микроскопа. В 1665 году английский физик Р. Гук при помощи сконструированного им микроскопа впервые обнаружил остатки мертвых клеток в тонком срезе пробки. На срезе просматривались структуры, похожие на пчелиные соты, построенные из ячеек, разделенных перегородками, — *целлюль*, или *клеток*. Вскоре открытие Р. Гука подтвердили ботаники М. Мальпиги и Н. Грю. В 1680 году голландский оптик А. Левенгук впервые увидел животную клетку (эритроцит), обнаружил одноклеточные организмы. К началу XIX в., по мере совершенствования микроскопов и методов фиксации и окраски клеток, представления о клеточном строении организмов получили всеобщее признание. Были обнаружены протоплазма клеток (Я. Пуркинье, 1830) и ядро (Р. Броун, 1833).

В 1838—1839 годах немецкие ученые ботаник М. Шлейден и зоолог Т. Шванн обобщили накопившиеся к этому времени знания о клетке. Они сформулировали клеточную теорию, согласно которой клетки представляют собой структурную и функциональную основу всех живых существ.

Клеточная теория получила дальнейшее развитие в трудах немецкого ученого Р. Вирхова. В своей книге «Клеточная патология» (1858) он впервые показал, что развитие заболеваний организма связано с нарушением жизнедеятельности клеток. Р. Вирхов внес существенное дополнение в клеточную теорию — клетка может возникнуть только из предшествующей клетки в результате ее деления. Русский ученый К. Бэр показал, что развитие всех многоклеточных организмов начинается с яйцеклетки. Таким образом, клетка также является единицей развития организмов.

Дальнейшее развитие цитологии связано с совершенствованием методов исследования. Комплексное использование световой и элек-

тронной микроскопии, биохимических и биофизических методов анализа позволило установить детальное строение и химический состав всех компонентов клетки, показать неразрывную связь между структурой клетки и ее функцией в организме. Цитология бурно развивается в наши дни, благодаря чему сформировались современные представления о клеточном уровне организации в иерархии живой природы. Современная клеточная теория включает следующие положения:

- клетка — это элементарная живая система, способная к самообновлению, саморегуляции и самовоспроизведению;
- все живые организмы построены из клеток (исключение составляют вирусы); клетки одноклеточных и многоклеточных животных и растительных организмов сходны (гомологичны) по строению, химическому составу, принципам обмена веществ и основным проявлениям жизнедеятельности;
- клетка обладает всей совокупностью черт, характеризующих живые системы: она осуществляет обмен веществ и энергии, размножается, растет и передает по наследству генетическую информацию, реагирует на внешние сигналы, способна двигаться. Функции в клетке распределены между различными органеллами. Клетка — элементарная структурная, функциональная и генетическая единица живого;
- все живые организмы развиваются из одной или группы клеток; каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки. Клетка — элементарная единица развития живого;
- в сложных многоклеточных организмах клетки дифференцируются, специализируясь по выполнению определенных функций; клетки объединены в ткани и органы, функционально и пространственно связанные в системы организма, и находятся под контролем межклеточных, гуморальных и нервных форм регуляции.

Комплексное использование электронной микроскопии и биохимических методов анализа позволило изучить строение и химический состав структурных компонентов клетки, показать неразрывную связь между структурой клетки и ее функцией.

Опорные точки

- Все живые организмы, существующие на Земле, за исключением вирусов, являющихся паразитами на генетическом уровне, имеют клеточное строение.
- Все клетки эукариотических организмов гомологичны, т.е. обладают единым принципом организации.
- Новые клетки возникают только в результате митотического деления.

3.2. Сравнительная характеристика про- и эукариотических клеток

Многообразие существующих на Земле организмов представлено:

- клеточными формами организации живого;
- неклеточными формами организации (вирусы и фаги).

Различают два типа клеточной организации: прокариотический и эукариотический (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Признаки и свойства	Прокариоты	Эукариоты
Организмы	Архебактерии, эубактерии, цианобактерии (сине-зеленые водоросли)	Простейшие, грибы, растения, животные
Происхождение, возраст	Видимо, от протобионтов 3—3,5 млрд лет тому назад	В результате симбиоза нескольких прокариотических клеток 900 млн лет тому назад
Организация	Одноклеточные, колониальные	Одноклеточные, колониальные, многоклеточные
Обмен веществ	Анаэробный или аэробный	Аэробный
Линейные размеры	1—10 мкм	10—100 мкм
Оболочка	Полисахаридная клеточная стенка, цитоплазматическая мембрана	Клетки растений и грибов имеют клеточную стенку (у растений — из целлюлозы, у грибов — из хитина), цитоплазматическую мембрану. На поверхности цитоплазматической мембраны клеток животных находится гликокаликс
Цитоплазма	Типичные мембранные органеллы отсутствуют, в наличии только мелкие рибосомы. Сопряженные с мембранами процессы связаны с выпячиваниями наружной цитоплазматической мембраны	Развита система внутриклеточных мембран, что создает возможность обособлять различные метаболические пути. Органеллы мембранного типа хорошо развиты. Рибосомы в цитоплазме либо связаны с мембранами. Микротрубочки образуют цитоскелет, цитоплазма подвижна, имеют место экзоцитоз и эндоцитоз

Окончание

Признаки и свойства	Прокариоты	Эукариоты
Система движения	Жгутики состоят из белка флагеллина и представляют собой сплошные тяжи, лишенные внутренней структуры	Реснички и жгутики состоят из белка тубулина и представляют собой систему микротрубочек $(9 \times 2) + 2$. Базальные тельца и центриоли — (9×3) . Микротрубочки играют важную роль в построении веретена деления
ДНК	Кольцевидная, расположена в цитоплазме (нуклеоид), не связана с белками. ДНК содержит в основном кодирующие аминокислоты последовательности нуклеотидов	Молекулы ДНК парные, связаны с белками, организованы в виде хромосом, расположены в ядре, отграниченном от цитоплазмы двойной ядерной мембраной. ДНК состоит из кодирующих аминокислоты и некодирующих последовательностей
РНК, белки	РНК и белки синтезируются в цитоплазме	Синтез и процессинг РНК происходит в ядре, синтез белков — в цитоплазме
Размножение	Простое бинарное деление: после репликации молекулы ДНК попадают в образовавшиеся клетки. У некоторых прокариот возможна передача генетической информации из одной клетки в другую, но всегда односторонняя. Все прокариоты гаплоидны	Деление путем митоза и мейоза. У эукариот при половом размножении потомки наследуют признаки от обоих родителей. За счет мейоза и оплодотворения в жизненном цикле наблюдается чередование гаплоидной и диплоидной фаз

В зависимости от количества клеток, из которых состоят организмы, последние делят на *одноклеточные*, *колониальные* и *многоклеточные*. Одноклеточные организмы состоят из одной-единственной клетки, выполняющей функции целостного организма. Многие из этих клеток устроены гораздо сложнее, чем клетки многоклеточного организма. Одноклеточными являются все прокариоты, а также простейшие, некоторые зеленые водоросли и грибы. Колониальные организ-

мы состоят из слабо дифференцированных и не разделенных на ткани клеток; во многих случаях каждая такая клетка сохраняет способность к размножению (вольвоксовые, некоторые зеленые водоросли и др.). Тело многоклеточных организмов состоит из множества клеток, объединенных в ткани, органы и системы органов. Клетки многоклеточного организма специализированы для выполнения определенной функции и могут существовать вне организма лишь в микросреде, близкой к физиологической (например, в условиях культуры тканей). Клетки в составе многоклеточного организма различаются по размерам, форме, структуре и выполняемым функциям. Несмотря на индивидуальные особенности, все клетки построены по единому плану и имеют много общих черт.

Опорные точки

- В основе строения клетки лежит мембранный принцип организации.
- Цитоплазма эукариотической клетки разделена на специализированные на выполнении определенных функций отделы — компартменты.
- Органоиды являются структурными специализированными отделами клетки.
- Эндоплазматическая сеть — главный синтетический компартмент клетки.
- В аппарате Гольджи происходит накопление, концентрация и упаковка веществ, секретируемых клеткой.
- Ряд органоидов клетки обладает способностью к самовоспроизведению, в основе которого лежит редупликация кольцевой молекулы ДНК, входящей в их состав.
- Центриоли, а также базальные тельца жгутиков и ресничек способны к воспроизведению путем самосборки.
- В отличие от прокариот у всех эукариотических клеток имеется цитоскелет.

Вопросы для повторения

1. Когда и кем была сформулирована клеточная теория? Каковы основные положения этой теории? Каково ее значение?
2. Почему клетка считается основной структурной и функциональной единицей живых организмов?
3. О чем свидетельствует то обстоятельство, что все клетки имеют сходное строение?
4. В чем заключаются принципиальные различия клеток живых организмов, относящихся к различным царствам природы?

ПРОКАРИОТЫ

К прокариотам относят две большие группы: Бактерии (*Bacteria*) и Археи (*Archaea*), к эукариотам — все остальные живые существа (животные, растения и грибы). Археи имеют сходные с бактериями размеры, принципы организации и способы деления, однако представители этой группы имеют свои существенные особенности.

Клетки бактерий имеют наиболее простой тип строения (рис. 4.1):

- нет ограниченного мембранами ядра;
- единственная молекула ДНК, замкнутая в кольцо, находится в области цитоплазмы, называемой *нуклеоидом*;
- слабо развита система внутриклеточных мембран, нет хлоропластов, митохондрий, эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, функции которых выполняют выпячивания цитоплазматической мембраны;
- в цитоплазме находятся рибосомы; ферменты, обеспечивающие процессы жизнедеятельности, диффузно расположены в цитоплазме или связаны с внутренней поверхностью мембраны;
- центриоли и митотическое веретено отсутствуют, деление клеток осуществляется путем перетяжки (этому предшествует репликация ДНК, затем две копии расходятся, увлекаемые растущей клеточной мембраной);
- внутри клеток многих бактерий откладываются запасные вещества — полисахариды, липиды, полифосфаты, что обеспечивает продление жизни в условиях отсутствия внешних источников энергии;
- жгутик образован субъединицами белка флагеллина; в клеточной оболочке фибрилла жгутика закреплена крюком, в цитоплазме находится базальное тельце, обеспечивающее движение жгутика;
- помимо жгутиков бактерии образуют и другие выросты (фимбрии и пили), которые обеспечивают прикрепление клеток к различным поверхностям, а также отвечают за межклеточное распознавание;

- обычно снаружи формируется клеточная стенка, состоящая из особого гликопептида — муреина;
- некоторые виды бактерий образуют слизистую капсулу.

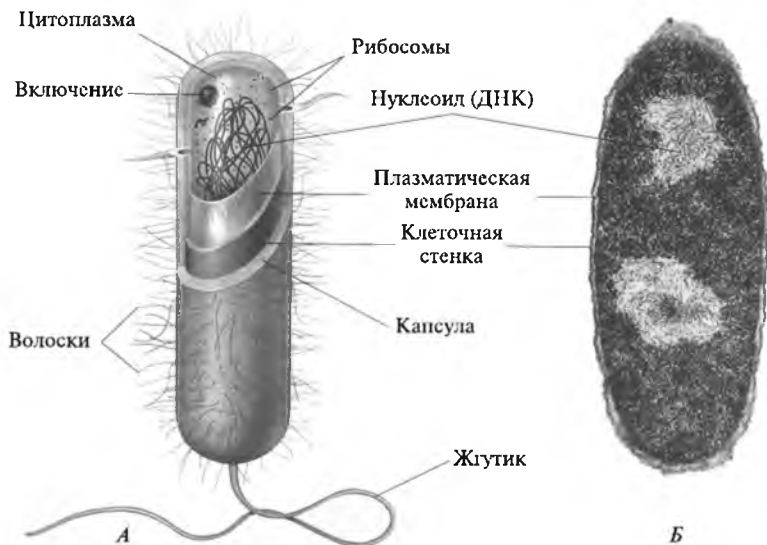


Рис. 4.1. Строение бактериальной клетки:
А — схема; Б — электронная микрофотография кишечной палочки

Эубактерии имеют размеры от 0,5 до 20 мкм. Основные формы (рис. 4.2): кокки (шаровидные), бациллы (палочковидные), вибрионы (изогнутые в виде запятой), спириллы и спирохеты (спирально закрученные). В зависимости от вида бактерии или существуют по отдельности, или образуют характерные скопления. Например, стрептококк, вызывающий воспалительные заболевания у человека и животных, образует цепочки из нескольких бактериальных клеток, а стафилококк, поражающий дыхательные пути у детей, растет в виде образований, напоминающих кисть винограда.

Размножаются бактерии обычно делением клетки надвое, которое наступает после удвоения бактериальной хромосомы — кольцевидной молекулы ДНК; некоторые бактерии размножаются почкованием. Половой процесс (генетическая рекомбинация) осуществляется в форме обмена генетическим материалом между особями. В неблагоприятных условиях бактерии способны образовывать споры за счет

формирования плотной оболочки вокруг молекулы ДНК с участком цитоплазмы. Споры отличаются исключительной устойчивостью к различным неблагоприятным воздействиям. В подходящих условиях споры набухают, оболочки разрываются и клетки переходят к активному функционированию.



Рис. 4.2. Виды бактериальных клеток:

А — кокки; *Б* — диплококки; *В* — стафилококки; *Г* — стрептококки;
Д — палочковидные бактерии; *Е* — вибрионы; *Ж* — спироиллы

По способу дыхания бактерии делятся на анаэробов, живущих в бескислородной среде, и аэробов, живущих в среде с присутствием кислорода; факультативные анаэробы способны жить в кислородной и бескислородной среде. Большинство бактерий питаются гетеротрофно, используя готовые органические вещества отмершей биомассы (сапрофиты) или живых организмов (паразиты). Многие гетеротрофные бактерии выделяют ферменты, вызывающие брожение: молочнокислое, маслянокислое, уксуснокислое. Бактерии осуществляют минерализацию — гниение остатков растений и трупов животных, превращая сложные органические соединения в неорганические. Конечными продуктами этих процессов являются CO_2 , H_2O , H_2S , NH_3 и другие вещества.

Для многих бактерий средой обитания является биотическая среда, т.е. организмы других видов. Они могут образовывать ассоциации различной сложности с другими прокариотами, одноклеточными эукариотическими организмами или поселяться в органах и тканях многоклеточных животных и растений.

Паразитизм у бактерий широко распространен. Многие бактерии являются возбудителями болезней, разрушая клетки хозяина, другие вызывают заболевания, выделяя токсические вещества. К числу пара-

зитических бактерий, вызывающих заболевания человека, относятся холерный вибрион, дифтерийная и дизентерийная палочки и др. Для уничтожения и ослабления жизнедеятельности бактерий проводят дезинфекцию (например, раствором карболовой кислоты, формалина, спирта и др.) или стерилизацию высокой температурой (до 120 °С), а также пастеризацию, когда пищевые продукты несколько раз нагревают до 60—70 °С. В медицине применяют различные препараты (антибиотики и др.), в присутствии которых бактерии погибают или значительно снижают жизнедеятельность.

При симбиозе взаимодействие благоприятно для обоих или одного из партнеров, обычно адаптированных друг к другу. Примером может являться обитание азотфиксирующих клубеньковых бактерий на корнях бобовых растений.

Во многих случаях партнеры существуют без какого-либо выраженного влияния друг на друга, такие ситуации определяют как *нейтрализм*. Примером нейтральных взаимоотношений могут служить бактерии, селящиеся на кожных покровах человека. Однако следует помнить, что при изменении условий существования, например появлении раны на коже, характер этого взаимодействия может измениться на антибиотический.

Автотрофные бактерии синтезируют органические вещества путем усвоения CO₂; источником энергии для этого может служить окисление минеральных соединений — хемосинтез или свет — фотосинтез. К хемотрофам относят нитрифицирующие, азотфиксирующие, серобактерии, железобактерии и некоторые другие. Нитрифицирующие и азотфиксирующие бактерии задерживают в почве азот аммиака, что приводит к обогащению плодородного слоя почвы. Клубеньковые бактерии вступают в симбиоз с корнями бобовых растений. Хемотрофным бактериям свойствен анаэробный тип фотосинтеза (не выделяют кислорода). Этим они значительно отличаются от цианобактерий.

Цианобактерии — значительная группа бактерий, способных к фотосинтезу, сопровождающемуся выделением кислорода. Их ранее относили к водорослям, в настоящее время их относят к прокариотам. Это водные или реже почвенные автотрофные организмы; живут в виде отдельных клеток или объединяются в колонии с образованием нитей. Они древнейшие представители растительного мира, клетка их не имеет настоящих ядер, хлоропластов и вакуолей, заполненных клеточным соком; нередко встречаются заполненные азотом вакуоли. Оболочка клеток многослойная. В зависимости от соотношения пигментов их окраска может быть от сине-зеленой до буровой. Продуктом асси-

миляции является гликогеноподобный полисахарид. В отличие от хемотрофных бактерий цианобактерии фотосинтезируют с выделением кислорода. Возможно, что цианобактерии явились первыми организмами, которые стали выделять кислород в окружающую среду. Они обладают смешанным типом питания; способны к синтезу углеводов (автотрофы), но иногда могут использовать и готовые распадающиеся органические вещества (гетеротрофы). Среди них встречаются виды, приспособленные к хемосинтезу (фиксации атмосферного азота — например, носток). Цианобактерии размножаются путем простого деления клетки, возможна генетическая рекомбинация. Нитчатые формы могут распадаться на многоклеточные части. Некоторые формы с наступлением неблагоприятных условий среды образуют споры. Споры могут выдерживать длительное высушивание, а при благоприятных условиях прорастают в новую особь. Широко известными представителями цианобактерий являются осциллятория и носток — обитатели пресных водоемов. Разработаны способы культивирования спироулины, богатой высокоценными белками и витаминами и успешно применяемой в качестве пищевой добавки, регулирующей обменные процессы. Некоторые виды живут в местах загрязнения органическими веществами, питаются миксотрофно. Они способны очищать воду, минерализуя продукты гниения. Некоторые сине-зеленые водоросли способны к фиксации азота. Цианеи первыми осваивают безжизненные места обитания — вулканические острова, лавовые потоки, встречаются в качестве симбионтов во многих лишайниках.

Археи — прокариоты, считающиеся древнейшими живыми организмами на Земле, играли ведущую роль в биологических процессах трансформации элементов в начальные периоды эволюции жизни. Среди них нет возбудителей инфекционных болезней. Археи существенно отличаются от других микроорганизмов по составу и последовательности нуклеотидов в рибосомных и транспортных РНК. Они разнообразны по типу обмена веществ, физиологическим и экологическим особенностям: среди них встречаются аэробы и анаэробы, хемогетеротрофы и хемоавтотрофы и др. Некоторые археи обладают особым типом фотосинтеза, при котором свет поглощается не хлорофиллом, а бактериородопсином. Галофилы (способны жить при концентрациях солей, превышающих 250—300 г/л) населяют соляные озера, например Мертвое море. Ряду архей свойственен энергетический процесс, в результате которого образуется метан.

Метанобразующие археи широко распространены: 1,0—1,5% углерода, участвующего в круговороте углерода в биосфере, проходит че-

рез стадию метана. Также они входят в состав кишечной микрофлоры, в частности развиваются в отделе желудка — рубце жвачных животных. Накопление метана, хотя и незначительное, отмечено и в кишечнике человека. Метанобразующие бактерии интенсивно синтезируют витамин В₁₂ и обеспечивают им своих хозяев. Метанобразующие археи используют для утилизации органических отходов.

Опорные точки

- У прокариот генетический материал клетки представлен одной кольцевой молекулой ДНК.
- Все бактерии, сине-зеленые водоросли и микоплазмы гаплоидны, т.е. содержат одну копию генов.
- В клетках прокариотических организмов практически нет внутренних мембран, поэтому большинство ферментов диффузно распространено по цитоплазме.
- Для передвижения прокариотические клетки используют жгутики, которые устроены проще, чем у эукариот.

Вопросы и задания для повторения

1. На чем основано деление всех живых организмов на две группы — прокариоты и эукариоты?
2. Какие организмы относят к прокариотам?
3. Опишите строение бактериальной клетки.
4. Как размножаются бактерии?
5. В чем заключается сущность процесса спорообразования у бактерий?
6. В чем состоит значение прокариот в биоценозах? Расскажите об их экологической роли.
7. Чем образован генетический материал бактерий?
8. Почему большинство ферментов диффузно распространено в цитоплазме бактерий?
9. Какие отличия в строении жгутиков прокариот и эукариот?

ЭУКАРИОТИЧЕСКАЯ КЛЕТКА

Из эукариотических клеток построены как одноклеточные и колониальные, так и многоклеточные организмы. Животные, растения, грибы, а также простейшие являются эукариотическими организмами. Для эукариотических клеток многоклеточных характерны дифференцировка и специализация клеток. Все это приводит к большому разнообразию эукариотических клеток, которые различаются не только у представителей разных царств живого, но и у одного и того же организма. Каждая ткань, орган характеризуются своим набором специализированных клеток, различающихся строением, свойствами, выполняемыми функциями. Типичной клетки в природе не существует, но все клетки гомологичны и у различных типов клеток можно выделить общие черты строения (рис. 5.1). Основными компонентами клетки являются *оболочка, цитоплазма и ядро*.

5.1. Клеточные мембраны

В основе структурной организации клетки лежит *мембранный принцип строения*. Это означает, что клетка в основном построена из мембран. Мембраны отграничивают цитоплазму от окружающей среды, а также формируют оболочки ядер, митохондрий и пластид. Они образуют эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, вакуоли, пероксисомы.

Общепринятой считается модель *мозаичного строения мембран клетки* (рис. 5.2). Основу биологической мембраны составляет двойной слой фосфолипидов. Молекулы липидов имеют гидрофильную и гидрофобную части. При образовании мембран гидрофобные части оказываются обращены внутрь, а гидрофильные — наружу. Белки прони-

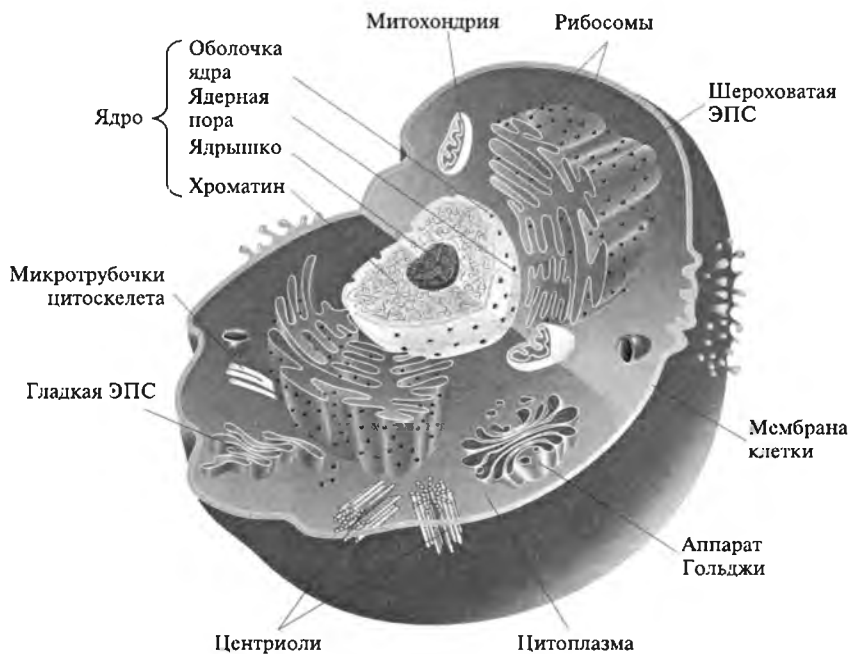


Рис. 5.1. Эукариотическая клетка животных

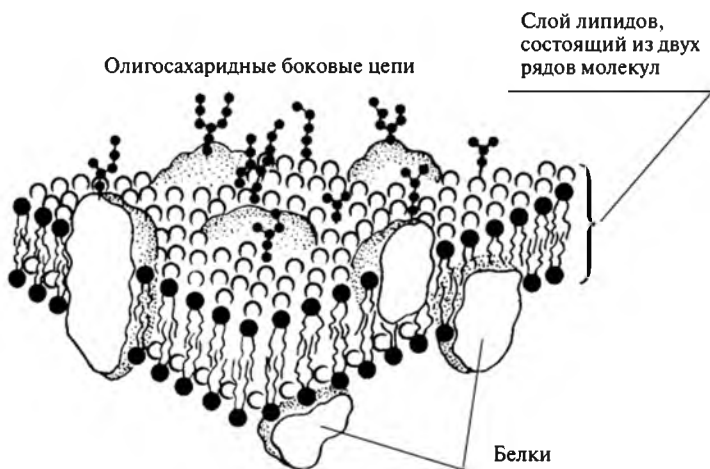


Рис. 5.2. Модель биологической мембраны

зывают всю толщу липидного слоя (*интегральные белки*) или пронизывают двойной слой липидов наполовину (*полуинтегральные белки*). Внутри интегральных белковых молекул имеются каналы, через которые проходят водорастворимые вещества. На поверхности мембран клеток имеются также *периферические белки*. Молекулы липидов и белков удерживаются благодаря гидрофильно-гидрофобным взаимодействиям. Белки, интегрированные в мембраны, — разнообразные ферменты, транспортные белки, рецепторы и многие другие определяют направление функциональной активности разных клеточных структур. К некоторым белкам, находящимся на наружной поверхности, присоединены углеводы. Белки и углеводы на поверхности мембран у разных клеток неодинаковы и являются своеобразными указателями типа клеток. Благодаря этому клетки, принадлежащие к одному типу, удерживаются вместе, образуя ткани.

Кроме того, в состав мембран входит холестерин, делающий их более жесткими.

Клеточные мембраны представляют собой подвижные текущие структуры, поскольку молекулы липидов и белков не связаны между собой ковалентными связями и способны достаточно быстро перемещаться в плоскости мембраны. Благодаря этому мембраны могут изменять свою конфигурацию, т.е. обладают текучестью. Мембраны — структуры очень динамичные. Они быстро восстанавливаются после повреждения, а также растягиваются и сжимаются при клеточных движениях. Мембраны обладают свойством *избирательной проницаемости* (способны пропускать одни вещества и не пропускать или хуже пропускать другие). Они составляют основу клеточной оболочки и формируют ряд внутриклеточных структур.

5.2. Оболочка клетки

Оболочка ограничивает клетку от окружающей среды. Ее основу составляет *плазматическая мембрана*, или плазмалемма. В клетках животных на поверхности плазмалеммы находится *гликокаликс* (толщиной несколько десятков нм) — надмембранный комплекс, образованный углеводными остатками гликопротеинов и гликолипидов. Здесь расположены разнообразные рецепторы. Они воспринимают раздражения. Разнообразные химические вещества, в том числе и биологические регуляторы (гормоны, нейромедиаторы и др.), проникают в клетку. Они взаимодействуют с рецепторами клеточной поверхности и через изменения их структурной организации при участии молекул-

посредников запускают те или иные процессы метаболизма в клетке. С рецепторами наружной цитоплазматической мембраны могут связываться вирусы и бактерии. Этим во многом определяется специфичность ряда инфекций. Например, вирусы, вызывающие респираторные инфекции, проникают в клетки дыхательных путей вследствие взаимодействия со специфическими для них рецепторами. Вирусы гепатита поражают клетки печени, на поверхности которых расположены другие, специфические для этих вирусов, рецепторы. На поверхности цитоплазматической мембраны расположены также разнообразные антигены (молекулы, которые специфично связываются с антителами). Антигены определяют тканевую специфичность клеток. В организме человека насчитывается около 300 клеточных типов (эритроциты, нейроны и др.), которые характеризуются специфическими наборами антигенов, делающими клетки уникальными. На поверхности всех клеток позвоночных располагаются белки и гликолипиды тканевой совместимости, определяющие уникальность каждого организма.

Плазматическая мембрана (плазмалемма, клеточная мембрана) — поверхностная структура, окружающая протоплазму клеток, — как и другие липопротеидные мембраны клетки, является полупроницаемой. Она не только служит механическим барьером, но и главное, ограничивает свободный двусторонний поток в клетку и из нее низко- и высокомолекулярных веществ. Более того, плазмалемма выступает как структура, «узнающая» различные химические вещества и регулирующая избирательный транспорт этих веществ в клетку. Как и другие мембраны клетки, она возникает и обновляется за счет синтетической активности эндоплазматической сети. В цитоплазматической мембране есть многочисленные каналы, через которые с помощью ферментов внутрь клетки могут проникать ионы и мелкие молекулы (рис. 5.3). Кроме того, ионы и небольшие органические молекулы, такие как аминокислоты, некоторые моносахариды и другие мономеры биологических полимеров, синтезируемых в клетке, могут попадать в клетку непосредственно через мембрану. Поступление ионов и молекул в клетку — далеко не всегда пассивная диффузия. Преимущественно это активный транспорт, требующий затрат энергии в виде значительного количества АТФ.

Клеточная оболочка выполняет важные и разнообразные функции:

- определяет и поддерживает форму клетки;
- защищает клетку от механических воздействий и проникновения повреждающих биологических агентов;
- осуществляет рецепцию (узнавание) многих молекулярных сигналов (например, гормонов);

- ограничивает внутреннее содержимое клетки;
- участвует в формировании межклеточных контактов и различного рода специфических выпячиваний цитоплазмы (микроворсинок, ресничек, жгутиков);
- поддерживает обмен веществ между клеткой и окружающей средой, обеспечивая постоянство внутриклеточного состава;
- через мембрану происходит транспорт веществ в клетку и из клетки (доставка питательных веществ, удаление конечных продуктов обмена, секреция различных веществ, создание ионных градиентов, поддержание в клетке оптимального pH и концентрации ионов, которые нужны для работы клеточных ферментов).

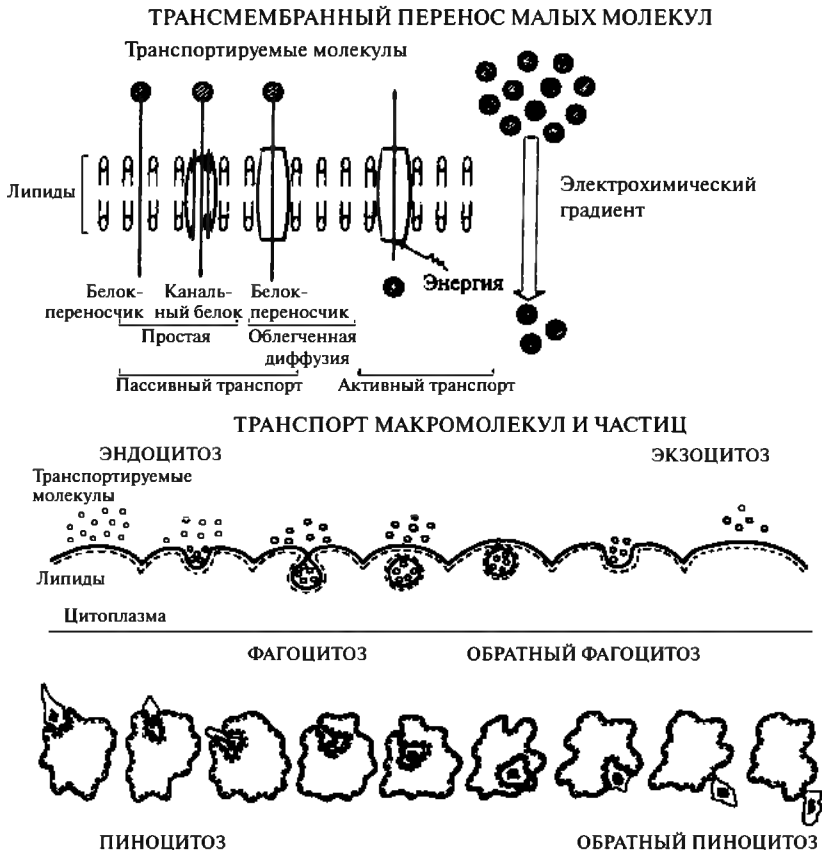


Рис. 5.3. Транспорт веществ в клетку и из нее

Для клетки необходимо поступление и выведение веществ. Транспорт веществ через плазматическую мембрану носит избирательный характер: она проницаема для одних и непроницаема для других веществ. Таким образом, мембраны обладают *полупроницаемостью*. Поступление веществ в клетку или вывод их из клетки может осуществляться за счет диффузии, осмоса, активного транспорта и экзо- или эндоцитоза. Диффузия и осмос носят пассивный характер, т.е. не требуют затрат энергии. Экзоцитоз и эндоцитоз происходят в результате потребления энергии, затрачиваемой клеткой. Их относят к активному транспорту.

Пассивный транспорт осуществляется без затрат энергии — путем простой диффузии, осмоса или облегченной диффузии с помощью белков-переносчиков. *Простая диффузия* осуществляется за счет движения молекул из зоны с большей концентрацией в зону с меньшей концентрацией. Так переходят через мембрану H_2O , CO_2 , O_2 , азот, алкоголь. Перенос веществ простой диффузией прекращается, когда концентрация вещества с одной и с другой стороны мембраны выравнивается. *Облегченная диффузия* происходит за счет встроенных в мембрану белков-переносчиков. Они связывают своим активным центром вещество с одной стороны мембраны и переносят его сквозь билипидный слой мембраны на ее другую поверхность. Еще один вариант такой диффузии: после присоединения транспортируемого вещества меняется пространственная конфигурация белка-переносчика — и в мембране открывается специальный гидрофильный канал, по которому и проникает вещество. Трансмембранный перенос ряда ионов (Ca^{2+} , Na^+ , K^+ , O^{2-}) происходит через ионные каналы. Направленные потоки веществ путем простой и облегченной диффузии в живой клетке никогда не прекращаются, поскольку выравнивание концентраций никогда не достигается: вещества, поступающие в клетку, например кислород, глюкоза, используются в метаболических процессах, а их убыль постоянно восполняется в результате трансмембранного переноса.

Кроме того, существует активный транспорт веществ в клетку с помощью специальных молекул, входящих в состав плазматической мембраны, — белков-переносчиков, и он требует затрат энергии.

Перенос макромолекул и более крупных частиц происходит за счет образования окруженных мембраной пузырьков (*эндоцитоз*). Захват плазматической мембраной твердых частиц и втягивание их внутрь клетки называют **фагоцитозом**. Это явление можно наблюдать, например, при захвате амебой более мелких одноклеточных или при захвате бактерий, проникших в организм животного или человека, лейкоци-

тами крови. Сходным образом могут попадать в клетку растворимые в жидкости вещества (*пиноцитоз*). Плазматическая мембрана образует впячивание в виде тонкого канальца, в который и попадает жидкость с растворенными в ней веществами. От канальца затем отпочковываются пузырьки — *пино- и фагоцитозные вакуоли (эндосомы)* (см. рис. 5.3). Затем вакуоли погружаются в цитоплазму и отделяются от плазматической мембраны. В дальнейшем вещества, поступившие к в цитоплазму, могут расщепляться ферментами лизосом. Этот процесс может происходить в пищеварительных вакуолях. Непереваренные остатки выводятся из клеток. Процесс получил название *экзоцитоз*. Механизм его противоположен процессу поступления веществ в клетку.

Растительные клетки и клетки грибов имеют полисахаридную *клеточную стенку*, лежащую снаружи от плазматической мембраны. У растений она состоит из целлюлозы (клетчатки), у грибов из хитина. Макромолекулы целлюлозы за счет водородных связей объединяются в пучки — микрофибриллы. Переплетенные микрофибриллы составляют каркас клеточной стенки. Клеточная стенка придает клеткам и тканям механическую прочность, является противоинфекционным барьером, принимает участие в поглощении минеральных веществ, обеспечивает тургор (вода за счет осмоса наполняет клетку изнутри, клеточная стенка напрягается, клетка становится упругой).

5.3. Цитоплазма

Цитоплазма представляет собой внутреннее содержимое клетки, заключенное между плазматической мембраной и ядром.

Цитозоль, или внутриклеточная жидкость (часто употребляют термины: матрикс цитоплазмы, гиалоплазма), составляет основу цитоплазмы, ее внутреннюю среду. Цитозоль — это активная среда обмена веществ, в ней протекают многие химические и физиологические процессы. Она объединяет все компоненты клетки в единую систему. Цитозоль представляет собой водный раствор неорганических и органических веществ, способный изменять свою вязкость и находящийся в постоянном движении. Способность к движению, или течению, цитоплазмы называют *циклозом*. В процессе циклоза происходит перемещение находящихся в цитоплазме веществ и структур. Концентрация веществ в цитозоле часто отличается от таковой во внеклеточном пространстве. Эти различия играют важную роль в жизнедеятельности клеток.

Внутриклеточные мембраны (мембраны ядерной оболочки, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи, лизосом) разделяют эукариотическую клетку на специализированные области — *компарменты*, или *органойды*, что обуславливает разделение множества различных процессов, протекающих в клетке (рис. 5.4). Каждый органойд обладает определенной функцией. Есть *общие органойды*, свойственные всем клеткам, — митохондрии, клеточный центр, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы, пероксисомы. В клетках растений к постоянным органойдам относят хлоропласты. Многие клетки имеют также специальные органойды, присущие только определенным типам клеток, — миофибриллы, реснички и ряд других. Органойды постоянно присутствуют в клетке и выполняют жизненно важные функции. Различают мембранные и немембранные органойды.

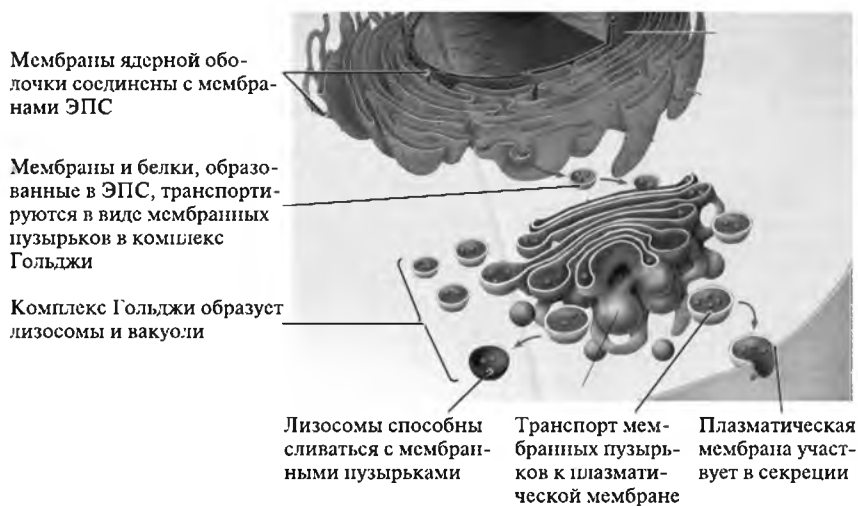


Рис. 5.4. Эндоэмбранная система клетки

В цитоплазме также могут откладываться различные вещества, преимущественно продукты обмена, — *включения*. Это непостоянные образования цитоплазмы (а иногда и ядра), которые, в отличие от органойдов, то возникают, то исчезают в процессе жизнедеятельности.

К *мембранным органойдам*, отграниченным от окружающего их цитозоля мембранами, относятся эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, пероксисомы, митохондрии и хлоропласты.

Мембраны разных органоидов могут иметь прямые переходы (эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, ядерная мембрана) либо осуществляют взаимосвязь через мембранные мешочки (везикулы). Плазматическая мембрана также связана с эндоплазматической сетью и другими внутренними мембранами клетки.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) представляет собой разветвленную сеть мембран, пронизывающую всю цитоплазму клетки, соединяющуюся с полостями комплекса Гольджи и ядерными мембранами. Эндоплазматическая сеть — внутриклеточная циркуляторная система, по каналам которой осуществляется транспорт веществ, а на мембранах находятся многочисленные ферменты.

ЭПС образует систему соединенных между собой каналов, цистерн, трубочек и пузырьков, полости которых отграничены от цитозоля мембранами. Выделяют две разновидности ЭПС: шероховатую и гладкую. На мембранах шероховатой (гранулярной) ЭПС располагаются рибосомы. Часть синтезируемых ими белков включается в состав мембраны эндоплазматической сети, другие поступают в просвет ее каналов, где преобразуются и транспортируются к комплексу Гольджи.

Мембраны гладкой (агранулярной) ЭПС участвуют в метаболизме клеток: синтезе липидов, обмене углеводов, нейтрализации токсических продуктов, а также осуществляют транспорт внутри клетки.

Комплекс Гольджи состоит из как бы собранных стопкой уплощенных дисковидных мембранных полостей и образующихся от них пузырьков (лизосом и вакуолей). Синтезированные на мембранах ЭПС белки, липиды и углеводы попадают в комплекс Гольджи, подвергаются различным преобразованиям, накапливаются, сортируются, упаковываются в секреторные пузырьки и транспортируются по назначению: к различным внутриклеточным структурам или за пределы клетки. Мембраны комплекса Гольджи способны также синтезировать полисахариды и образовывать лизосомы.

Лизосомы образуются в комплексе Гольджи и выполняют функцию внутриклеточного переваривания макромолекул пищи и чужеродных компонентов, поступающих в клетку при фаго- и пиноцитозе, и обеспечивают клетку дополнительным сырьем для химических и энергетических процессов. При голодании клетки лизосомы переваривают некоторые органоиды и на какое-то время пополняют запас питательных веществ. В процессе развития у животных нередко происходит гибель отдельных клеток и даже органов, осуществляющаяся при обязательном участии лизосом. Для этих функций лизосомы содержат гидролитические ферменты, разрушающие белки, нуклеиновые

кислоты, липиды, углеводы и т.д. Различают первичные и вторичные лизосомы. *Первичные лизосомы* отделяются от полостей комплекса Гольджи в виде микропузырьков, окруженных одиночной мембраной и содержащих набор ферментов. После слияния первичных лизосом с каким-нибудь субстратом, подлежащим расщеплению, образуются различные *вторичные лизосомы* (рис. 5.5). Примером вторичных лизосом являются пищеварительные вакуоли простейших.

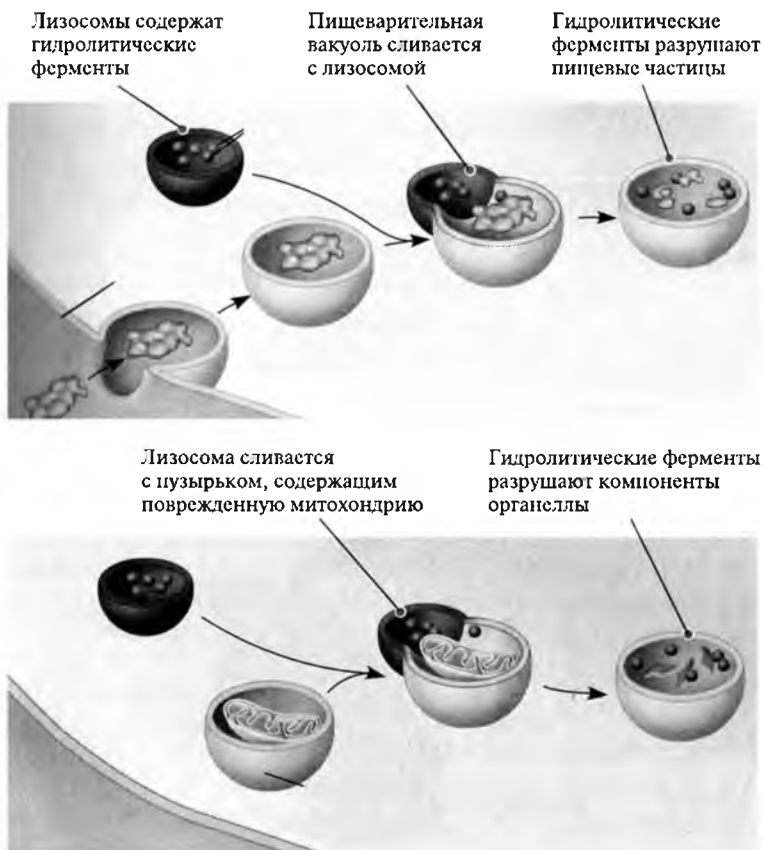


Рис. 5.5. Участие лизосом во внутриклеточном пищеварении и переваривании внутриклеточных структур

Пероксисомы образуются в гладкой ЭПС и представляют собой сферические структуры, покрытые мембраной толщиной 0,3—4,5 мкм.

Они содержат ферменты метаболизма перекиси водорода, образующейся в ряде биохимических превращений. Так как H_2O_2 является токсическим агентом для клеток, пероксисомы обеспечивают нейтрализацию токсических продуктов перекисного окисления липидов и некоторых ядовитых веществ.

В клетках эукариот имеются также органеллы, изолированные от гиалоплазмы двумя мембранами. Митохондрии и пластиды трансформируют энергию в клетках из одного вида в другой. Согласно симбиотической гипотезе о происхождении эукариотической клетки, они являются потомками древних прокариотических клеток-симбионтов: бактерий и сине-зеленых водорослей. Эти органеллы называют *полуавтономными*, поскольку они обладают собственным аппаратом биосинтеза белка (ДНК, рибосомами, тРНК, ферментами) и синтезируют часть функционирующих в них белков.

Митохондрии имеют весьма вариабельные размеры и форму (палочковидную, овальную, округлую). Снаружи митохондрии ограничены наружной мембраной. Внутренняя мембрана митохондрий образует многочисленные кристы (выросты) и содержит многочисленные ферменты, участвующие в процессах преобразования энергии пищевых веществ в энергию АТФ (рис. 5.6). В митохондриях происходят также некоторые специальные биосинтезы (стероидных гормонов в клетках коры надпочечников, желчных кислот в клетках печени). Между кристами митохондрий находится матрикс, в котором находятся кольцевая ДНК, разные виды РНК, рибосомы. Митохондрии способны синтезировать небольшое число белков, участвующих в процессах синтеза АТФ. Основная часть необходимых белков кодируется ДНК ядра и после сборки на рибосомах транспортируется в митохондрии.



Рис. 5.6. Строение митохондрии

Пластиды — органоиды, встречающиеся в клетках фотосинтезирующих эукариотических организмов. В зависимости от окраски различают три основных типа: *хлоропласты*, *хромoplastы* и *лейкопласты*. Хлоропласты характеризуются овальной или дисковидной формой, покрыты наружной мембраной. Внутренняя мембрана хлоропластов образует уплощенные мембранные мешочки — тилакоиды, уложенные в виде стопок-гран (рис. 5.7). В мембранах тилакоидов находится хлорофилл, придающий хлоропласту зеленую окраску и обеспечивающий протекание световой фазы фотосинтеза. Жидкое содержимое хлоропласта, не входящее в состав тилакоидов, называют стромой. Она содержит ДНК, рибосомы и различные ферменты, участвующие в темновой фазе фотосинтеза. Хлоропласты, так же как и митохондрии, способны к синтезу белков, необходимых для деятельности этих органоидов. Хромoplastы устроены проще, гран не имеют, к фотосинтезу не способны, содержат разнообразные пигменты: желтые, оранжевые и красные каротины и ксантофиллы. Они придают яркую окраску цветам и плодам, привлекая животных и способствуя, таким образом, опылению растений и расселению семян. Лейкопласты почти лишены тилакоидов, пигменты в них находятся в неактивной форме (протохлорофиллы). Лейкопласты бесцветны, содержатся в клетках подземных или неокрашенных частей растений (корней, корневищ, клубней). Способны накапливать запасные питательные вещества, в первую очередь крахмал, иногда белки, реже жиры. На свету могут превращаться в хлоропласты (например, при прорастании клубней картофеля).



Рис. 5.7. Строение хлоропласта

К немембранным органоидам клетки относятся *рибосомы*, *микротрубочки*, *микрофиламенты*, *центриоли*, *клеточный центр*, *жгутики* и *реснички*.

Рибосомы обнаружены в клетках про- и эукариот. Рибосомы представляют собой сферические тельца диаметром 15—35 нм, которые состоят из большой и малой субъединиц. Они содержат примерно равное по массе количество рРНК и белка. Рибосомальные РНК синтезируются в ядре на молекуле ДНК одной или нескольких хромосом в зоне ядрышка. Сюда же из цитоплазмы поступают рибосомальные белки. В результате взаимодействия рРНК и белков формируются субъединицы рибосом, которые затем покидают ядро. В цитоплазме рибосомы располагаются либо свободно, либо на поверхности мембран эндоплазматической сети и на наружной ядерной мембране. Митохондрии и пластиды клеток также содержат рибосомы. Функция рибосом — сборка белковых молекул на основе информации иРНК (см. параграф 7.4).

Микротрубочки и микрофиламенты. Цитоплазма эукариотических клеток пронизана сетью фибриллярных (нитчатых) образований, формирующих *цитоскелет клеток*. Он играет важную роль в организации структуры клеток, а также в обеспечении их активности.

Микротрубочки (диаметр 17—25 нм) и **микрофиламенты** (диаметр 4—7 нм) — нитевидные структуры, состоящие из различных сократительных белков и обуславливающие двигательные функции клетки (рис. 5.8). Микротрубочки имеют вид длинных полых цилиндров, стенки которых состоят из белков — тубулинов. Микрофиламенты представляют собой очень тонкие, длинные, нитевидные структуры, состоящие из актина и миозина. Микротрубочки и микрофиламенты пронизывают всю цитоплазму клетки, формируя ее цитоскелет, обуславливают перетекания цитоплазмы (циклоз), внутриклеточные перемещения органелл, расхождение хромосом при делении ядерного материала и т.д. Помимо свободных микротрубочек, пронизывающих цитоплазму, в клетках имеются определенным образом организованные микротрубочки, формирующие центриоли клеточного центра, базальные тельца, реснички, жгутики.

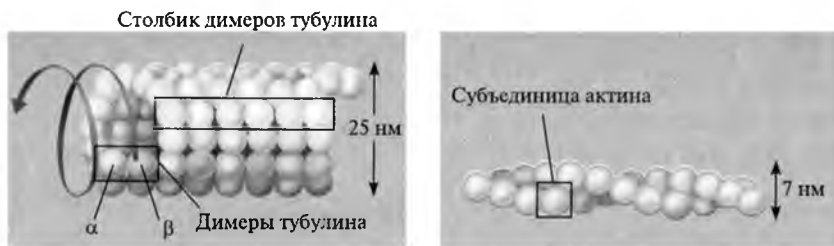


Рис. 5.8. Схема строения микротрубочки и микрофиламента

Клеточный центр обычно находится вблизи ядра, состоит из двух **центриолей**, располагающихся перпендикулярно друг к другу. Центриоль имеет вид полого цилиндра, стенка которого образована девятью триплетами микротрубочек (9×3). Они относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Их воспроизведение, по-видимому, осуществляется путем самосборки из белковых субъединиц. Центриоли клеточного центра участвуют в формировании митотического веретена клетки. Ферменты клеточного центра принимают активное участие в процессе перемещения дочерних хромосом к разным полюсам в анафазе митоза и в мейозе. У высших растений и грибов нет клеточного центра с четко выраженными центриолями. Его заменяет так называемый центр организации микротрубочек, не имеющий четкой локализации. Например, в клетках высших растений сборка микротрубочек происходит по периферии ядра, от которого они расходятся в радиальном направлении.

Жгутики и реснички — это органоиды движения, представляющие собой своеобразные выросты цитоплазмы некоторых клеток. Остов жгутика или реснички имеет вид цилиндра, покрытого плазматической мембраной, по периметру которого располагаются девять парных микротрубочек, а в центре — две одиночные ($9 \times 2 + 2$). В основании жгутика или реснички, в наружном слое цитоплазмы, расположено **базальное тельце** (диаметр $0,1-0,2$ мкм), в нем отсутствуют центральные микротрубочки, а на периферии располагаются девять триплетов микротрубочек (9×3). Движение жгутиков и ресничек обусловлено скольжением микротрубочек каждой пары относительно друг друга, при котором затрачивается большое количество энергии в виде АТФ. Перед делением клетки наружная часть органоида отбрасывается, а базальное тельце удваивается. Дочерние базальные тельца в процессе деления цитоплазмы вместе с другими клеточными структурами распределяются между дочерними клетками. После завершения митоза в каждой дочерней клетке от базального тельца вновь отрастает наружная часть жгутика или реснички.

В процессе эволюции разные клетки приспосабливались к обитанию в различных условиях и выполнению специфических функций. Это требовало наличия в них особых органоидов, которые называют **специализированными** в отличие от **органоидов общего значения**. К специализированным органоидам относят сократительные вакуоли простейших, миофибриллы мышечного волокна, нейрофибриллы и синаптические пузырьки нервных клеток, микроворсинки эпителиальных клеток кишки, реснички и жгутики некоторых простейших и др.

Включения — относительно непостоянные структуры, встречающиеся в клетках некоторых типов в определенные моменты жизнедеятельности, например в качестве запаса питательных веществ (зерна крахмала, белков, капли гликогена) или продуктов, подлежащих выведению из клетки (гранулы секрета) и т.п. Плотные включения называют *гранулами*, жидкие — *вакуолями*. В процессе жизнедеятельности в клетках могут накапливаться продукты обмена веществ (пигменты, белковые гранулы в секреторных клетках) или запасные питательные вещества (глыбки гликогена, капли жира). Включения выполняют преимущественно запасные функции, в клетках некоторых тканей могут накапливаться абиогенные вещества, например частички угольной пыли в легких у курильщиков.

Опорные точки

- В основе строения клетки лежит мембранный принцип организации.
- Цитоплазма эукариотической клетки разделена на специализированные на выполнении определенных функций отделы — компартменты.
- Органоиды являются структурными специализированными отделами клетки.
- Эндоплазматическая сеть — главный синтетический компартмент клетки.
- В аппарате Гольджи происходит накопление, концентрация и упаковка веществ, секретируемых клеткой.
- Ряд органоидов клетки обладает способностью к самовоспроизведению, в основе которого лежит редупликация кольцевой молекулы ДНК, входящей в их состав.
- Центриоли, а также базальные тельца жгутиков и ресничек способны к воспроизведению путем самосборки.
- В отличие от прокариот у всех эукариотических клеток имеется цитоскелет.

Вопросы и задания для повторения

1. Какими основными чертами строения характеризуется эукариотическая клетка?
2. Какие структуры клетки называют включениями? Приведите примеры.
3. Что лежит в основе структурной организации клетки?
4. Как устроены мембраны клетки?

5. Какие функции выполняет наружная цитоплазматическая мембрана?
6. Какими путями осуществляется обмен веществ между клеткой и окружающей средой? Что такое пиноцитоз? Что такое фагоцитоз?
7. Перечислите органоиды клетки и укажите их функции.
8. В чем различие между гладкими и шероховатыми мембранами эндоплазматической сети?
9. Какие органоиды клетки содержат ДНК и способны к самовоспроизведению?

5.4. Ядро

Большинство клеток имеют одно ядро, но встречаются и многоядерные клетки (у ряда простейших, в скелетных мышцах позвоночных). В некоторых тканях в процессе развития отдельные клетки сливаются в единое целое, образуя многоядерные образования — *симпласты* (от лат. *sim* — вместе), например мышечные волокна поперечно-полосатой мускулатуры. Увеличение числа ядер в некоторых типах клеток приводит к усилению их физиологической активности. Некоторые высокоспециализированные клетки в процессе дифференцировки утрачивают ядра (эритроциты млекопитающих и клетки ситовидных трубок у покрытосеменных растений). Ядро клетки содержит молекулы ДНК, благодаря этому выполняет две главные функции:

- 1) хранение и воспроизведение генетической информации;
- 2) обеспечение и регуляцию процессов обмена веществ, протекающих в клетке.

Ядро, как правило, имеет шаровидную или овальную форму, реже может быть сегментированным или веретеновидным (см. рис. 5.1). В состав ядра входят *ядерная оболочка* и *нуклеоплазма* (кариоплазма), содержащая *хроматин* (хромосомы) и *ядрышки*.

Ядерная оболочка образована наружной и внутренней мембранами, через которые между ядром и цитоплазмой происходит обмен различными веществами. Наружная ядерная мембрана с поверхности, обращенной в цитоплазму, часто покрыта рибосомами, а внутренняя — гладкая. Помимо рибосом на наружной мембране ядерной оболочки расположены многочисленные рецепторы и белки-переносчики. Выросты наружной ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов. Обмен веществ между ядром и цитоплазмой осуществляется несколькими путями:

- через ядерные поры происходит обмен молекулами между ядром и цитоплазмой;
- вещества из ядра в цитоплазму и обратно могут попадать вследствие отшнуровывания впячиваний и выростов ядерной оболочки;
- за счет переноса веществ благодаря ферментам-переносчикам и ядерным рецепторам (например, гормонов коры надпочечников или половых гормонов), непосредственно взаимодействующим с молекулами ДНК.

Ядерная оболочка ограничивает содержимое от цитоплазмы, обеспечивая тем самым различия в химическом составе нуклеоплазмы и цитоплазмы. Это необходимо для нормального функционирования ядерных структур: обеспечения механизмов взаимодействия генов, избирательной экспрессии и репрессии генов.

Нуклеоплазма (кариоплазма) представляет собой вязкую жидкость, окружающую хроматин и ядрышко. В ней находятся нуклеотиды, ионы, разнообразные белки, осуществляющие различные ядерные процессы (репликацию, транскрипцию и репарации ДНК, процессинг и сплайсинг РНК).

Ядрышко — небольшое округлое тельце, интенсивно окрашивающееся и содержащееся в ядрах неделящихся клеток. Количество ядрышек может колебаться в зависимости от функционального состояния клеток. Это происходит за счет избирательной редупликации (амплификации) генов, отвечающих за синтез рРНК. Функция ядрышка — синтез молекулы рРНК и соединение их с белками, т.е. сборка субъединиц рибосом. Оно образуется вокруг участка хромосомы, где находятся рибосомные гены, кодирующие рРНК. Этот участок хромосомы носит название ядрышкового организатора, здесь происходит синтез рРНК. Во время митоза ядрышки исчезают вследствие спирализации хромосом и выхода всех ранее образованных рибосом в цитоплазму, а после завершения деления возникают вновь.

Хроматин — специфически окрашивающиеся глыбки, гранулы и нитчатые структуры, образованные молекулами ДНК в комплексе с белками. Белки хроматина — гистоны образуют *нуклеосомы*, с которыми связывается ДНК. Хроматин представляет собой форму существования генетического материала в неделящихся клетках и обеспечивает возможность репликации и реализации заключенной в нем информации. Различные участки молекул ДНК в составе хроматина обладают разной степенью спирализации (компактизации), а потому различаются интенсивностью окраски и характером генетической активности. Различают *эухроматиновые* и *гетерохроматиновые* участки хроматина.

Фрагменты хромосом, обозначаемые как **эухроматиновые**, характеризуются меньшей плотностью упаковки. Именно они содержат генетическую информацию и могут транскрибироваться. В дифференцированных клетках далеко не все гены находятся в активном состоянии, причем в клетках различных клеточных типов, например в клетках печени, эпителия кожи или нейронах, активированы и экспрессируются различные группы генов. Клетки разных типов наряду с *общеклеточными* синтезируют свои *специфические* белки. Активны в среднем 5–10% генов. *Различия в ассортименте белков клеток объясняются дифференциальной экспрессией генетической информации.* Среди транскрибируемых генов небольшая часть — это гены *терминальной дифференцировки*, кодирующие специфические для данного типа клеток белки, а основная масса — это гены, которые экспрессируются любым клеточным типом, так как их активностью обеспечиваются фундаментальные процессы жизнедеятельности клетки.

Гетерохроматиновые фрагменты хромосом характеризуются более плотной упаковкой. В генетическом отношении они инертны и не транскрибируются. Различают *постоянный гетерохроматин*, который никогда не транскрибируется и соответствует, в частности, центромерным и теломерным (концевым) участкам хромосом. Он характеризуется многочисленными повторами неинформативных последовательностей нуклеотидов. Функциональное значение такого хроматина, по-видимому, заключается в структуризации компонентов ядра неделящейся клетки, а также в регуляции процессов матричного синтеза.

Другая часть гетерохроматина непостоянна и может изменять степень спирализации в зависимости от этапа жизненного цикла клетки и направления ее дифференцировки. Такой гетерохроматин принято называть *факультативным*. Факультативный гетерохроматин информативен, т.е. может содержать гены. Когда он переходит в эухроматическое состояние, эти гены могут становиться доступными для транскрипции.

В процессе деления клеток происходит спирализация ДНК и хроматиновые структуры образуют хромосомы. **Хромосомы** — плотные, интенсивно окрашивающиеся структуры, которые являются единицами структурной организации генетического материала и обеспечивают его точное распределение при делении клетки (рис. 5.9). Хромосомы лучше всего различимы (и изучаются) на стадии метафазы митоза. Каждая метафазная хромосома состоит из двух *хроматид* (спирализованных идентичных молекул ДНК, образовавшихся в результате ре-

пликации). Хроматиды соединены между собой в области первичной перетяжки, или *центромеры* (см. рис. 5.9). Центромера делит хромосому на два плеча. В зависимости от места положения центромеры различают равноплечие, неравноплечие и палочковидные хромосомы (рис. 5.10). Некоторые хромосомы имеют *вторичные перетяжки*, отделяющие спутники. Вторичные перетяжки ряда хромосом участвуют в образовании ядрышка.

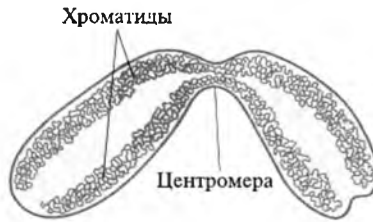


Рис. 5.9. Строение хромосомы



Рис. 5.10. Формы метафазных хромосом:

А — метацентрическая (равноплечая); *Б* — субметацентрическая (неравноплечая);
В — акроцентрическая (палочковидная); *Г* — хромосома со спутником

Набор хромосом клеток конкретного вида организмов, характеризующийся числом, величиной и формой хромосом, называют **кариотипом**. В кариотипе соматических клеток парные хромосомы называют **гомологичными**, хромосомы из разных пар — **негомологичными**. Гомологичные хромосомы одинаковы по размерам, форме, составу и порядку расположения генов (одна унаследована от отцовского, другая — от материнского организма). Хромосомы в составе кариотипа делят также на **аутосомы**, одинаковые у особей мужского и женского

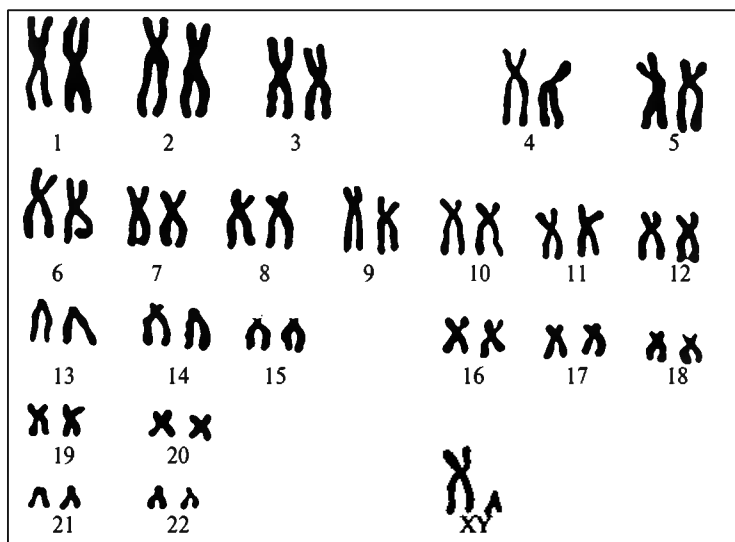
пола, и *половые* хромосомы, участвующие в определении пола и различающиеся у самцов и самок. У человека (рис. 5.11) кариотип соматических клеток состоит из 46 хромосом (23 пары): 44 аутосомы и две половые хромосомы (у женщины две гомологичные X-хромосомы, у мужчины — X- и Y-хромосомы, которые имеют негомологичные и гомологичные участки). Хромосомы кариотипов организмов разных видов различаются числом, размерами и формой. В половых клетках хромосомы непарные (вследствие мейоза в гамете содержится по одной хромосоме из каждой пары). Одинарный набор хромосом в половых клетках называют *гаплоидным* (n), набор хромосом в соматических клетках — *диплоидным* ($2n$).

Опорные точки

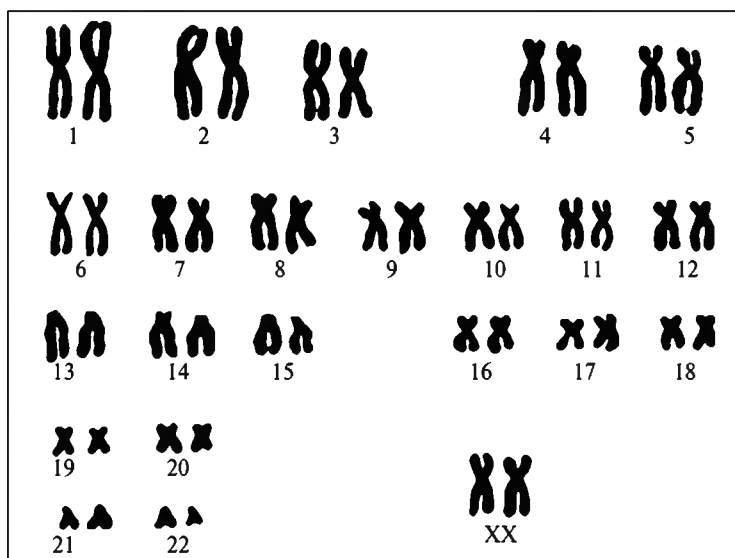
- В клетках растительного организма преобладают синтетические процессы над реакциями высвобождения энергии.
- Хорошо развитая вакуолярная сеть обеспечивает явление тургора, в основе которого лежат процессы осмотического поступления воды в клетку.
- Ядро клетки является центром управления ее жизнедеятельностью.
- Наследственный материал клетки заключен в хромосомах.
- Хромосомами называют самостоятельные ядерные структуры, состоящие из плеч и первичной перетяжки.
- При максимальной спирализации ДНК хромосомы можно наблюдать в световой микроскоп как вытянутые, хорошо окрашиваемые тельца.
- В неделящейся клетке можно видеть ядрышко — скопление рРНК, белков и субъединиц рибосом, в основе которого лежит участок хромосомы, ответственный за структуру рРНК.
- Наследственный материал неделящейся клетки представлен хроматином — в различной степени спирализованным и деспирализованным материалом хромосом.
- Гетерохроматин в генетическом плане не активен.
- Эухроматин — участки хромосом, полностью раскрученные и генетически активные.
- Для клеток многоклеточного организма характерна избирательная активность генов.

Вопросы для повторения

1. Когда и кем была сформулирована клеточная теория?
2. Каковы основные положения клеточной теории? Каково ее значение?



А



Б

Рис. 5.11. Кариотип мужчины 46XY (А) и женщины 46XX (Б)

3. Почему клетка считается основной структурной и функциональной единицей живых организмов?
4. О чем свидетельствует то обстоятельство, что все клетки имеют сходное строение?
5. Каковы строение и свойства плазматической мембраны?
6. Какова роль мембраны, входящей в состав клеточной оболочки?
7. Почему говорят, что мембраны обладают избирательной проницаемостью?
8. Как попадают в клетку крупные молекулы и частицы веществ?
9. Чем характеризуется цитоплазма клетки?
10. Что такое включения и органоиды?
11. Что общего в строении митохондрий, эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, лизосом, пластид, ядерной оболочки?
12. Какие органеллы не имеют мембранной структуры?
13. Каков характер связи между строением и функциями митохондрий?
14. Каковы строение и функции хлоропластов?
15. Чем характеризуются строение и функции эндоплазматической сети?
16. Что такое рибосомы?
17. Чем характеризуются строение и функции комплекса Гольджи?
18. С каким органоидом клетки функционально тесно связан комплекс Гольджи?
19. Каковы строение и функции лизосом?
20. Что вы знаете о строении и функциях клеточного центра?
21. Каково строение ядра? Что такое хроматин?
22. Какова роль ядра в клетке? Какие структуры ядра обуславливают его функции?
23. Каковы строение и типы хромосом?
24. Что такое кариотип, аутосомы, диплоидный и гаплоидный наборы хромосом?

ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТОК

В состав живого входят те же химические элементы, которые входят в состав неживой природы. К настоящему времени в живых клетках их обнаружено около 70. Однако соотношение различных элементов в объектах живой и неживой природы неодинаково.

В клетках живых организмов на долю углерода, кислорода, азота и водорода приходится почти 98% массы. Относительное содержание этих элементов значительно выше, чем в земной коре. Они являются основными компонентами органических соединений. Их называют **макроэлементами**. Жизненно необходимыми являются также восемь элементов, содержание которых в клетке исчисляется десятками и сотыми долями процента и в сумме составляет менее 2%. Это магний, натрий, кальций, железо, калий, сера, фосфор, хлор. Сера и фосфор входят в состав молекул биополимеров. Натрий, калий и хлор участвуют в образовании разности зарядов внешней и внутренней поверхностей мембраны клетки, обуславливающей такие важные процессы, как передача возбуждения по нерву или мышце. Железо является компонентом гемоглобина. Кальций и фосфор, накапливаясь в костной ткани, придают прочность костям. Магний входит в состав хлорофилла и многих ферментов.

К группе **микроэлементов** относят цинк, медь, йод, фтор, марганец, кобальт, кремний и другие элементы, содержащиеся в клетке в исключительно малых количествах (суммарное содержание порядка 0,1%). Несмотря на низкое содержание в живых организмах, микроэлементы играют чрезвычайно важную роль: они входят в состав различных ферментов, гормонов, витаминов и обуславливают тем самым нормальное развитие и функционирование структур клетки и организма.

в целом. Так, например, медь является составной частью ряда ферментов, занятых в процессах тканевого дыхания. Цинк — необходимый компонент почти ста ферментов, в частности ДНК- и РНК-полимераз; он содержится также в гормоне поджелудочной железы — инсулине. Кобальт входит в состав витамина В₁₂, регулирующего кроветворную функцию. Йод является компонентом гормона щитовидной железы — тироксина. При недостатке этих элементов в почве, а следовательно, в воде и пищевых продуктах снижается их содержание в организме. При этом развиваются различные патологические состояния (сахарный диабет, эндемический зоб, злокачественная анемия и др.). Химические элементы входят в состав молекул органических и неорганических веществ, формирующих состав тела организма.

Химические элементы входят в состав клеток в виде ионов или компонентов молекул неорганических и органических веществ. Относительно простые химические соединения, которые встречаются как в живой, так и в неживой природе (в минералах, природных водах), называют **неорганическими** (минеральными) веществами (вода, минеральные соли). Многообразные соединения углерода, синтезируемые преимущественно живыми организмами, называют **органическими веществами** (углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты, витамины и др.).

6.1. Вода

Наличие *воды* является обязательным условием жизнедеятельности клетки. Вода — одно из самых распространенных веществ на Земле и преобладающий компонент всех живых организмов. Среднее содержание воды в клетках большинства организмов составляет около 70% (в клетках медузы — 96%). У человека содержание воды в клетках костной ткани составляет 20%, жировой ткани — 40%, мышечной ткани — 70%, в клетках головного мозга — до 85%, а в клетках развивающегося зародыша — около 90%. Таким образом, количество воды в различных органах и тканях варьирует и зависит от уровня их обменных процессов. Вода в клетке находится в двух формах: свободной и связанной. Свободная вода составляет 95% всей воды клетки; на долю связанной воды, входящей в состав фибриллярных структур и соединенной с некоторыми белками, приходится около 5%.

Роль воды в клетке определяется ее химическими и физическими свойствами. Вода обладает рядом свойств, имеющих исключительно

важное значение для живых организмов. Уникальные свойства воды определяются структурой ее молекул. Молекула воды является диполем. Атом кислорода в ней ковалентно связан с двумя атомами водорода. Положительные заряды сосредоточены у атома водорода, так как кислород электроотрицательнее водорода. Молекулы воды способны образовывать между собой водородные связи. По прочности водородная связь примерно в 20 раз слабее ковалентной, поэтому она легко разрывается, например при испарении воды.

Малые размеры молекул воды, их полярность и способность соединяться между собой водородными связями обеспечивают хорошее растворение в воде многих минеральных и органических веществ, газов и др. Вещества, хорошо растворимые в воде, называют *гидрофильными*. К ним относят многие кристаллические соли, ряд органических веществ — спирты, сахара, некоторые белки (например, альбумины, гистоны). Вещества, плохо или вовсе не растворимые в воде, называют *гидрофобными*. Последние представлены жирами, нуклеиновыми кислотами, некоторыми белками (глобулинами, фибриллярными белками).

Вода обладает высокой удельной теплоемкостью и теплопроводностью. Высокая теплоемкость воды, т.е. способность поглощать теплоту при минимальном изменении собственной температуры, делает ее идеальной жидкостью для поддержания теплового равновесия клетки и организма. Так как на испарение воды расходуется много теплоты, то, испаряя воду, организмы могут защищать себя от перегрева (например, при потоотделении). Вода обладает высокой теплопроводностью, обеспечивая возможность равномерного распределения теплоты между тканями организма. В результате устраняется риск температурного повреждения клеток.

Вода является дисперсионной средой, играющей важную роль в коллоидной системе цитоплазмы. Она определяет структуру и функциональную активность многих макромолекул, служит основной средой для протекания химических реакций и непосредственным участником реакций синтеза и расщепления органических веществ. Вода обеспечивает транспорт веществ в клетке и организме (диффузию, кровообращение, восходящий и нисходящий ток растворов по телу растения и др.).

Вода практически не сжимается, создавая тургорное давление и определяя объем и упругость клеток и тканей. Клетки могут использовать воду в качестве источника кислорода и водорода, выделяемых в световую фазу фотосинтеза.

6.2. Минеральные вещества

Неорганические соединения клетки чаще всего находятся в виде *солей*, диссоциированных в растворе на ионы. Также соли встречаются в твердом состоянии (карбонаты и фосфаты кальция костной ткани, известковые или кремневые панцири губок, раковин моллюсков, многих диатомовых и красных водорослей). Неорганические ионы имеют большое значение для обеспечения процессов жизнедеятельности клетки. Наиболее важными для клеток являются катионы K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} и анионы HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, Cl^- , HCO_3^- минеральных солей. Соли натрия, калия, кальция и др. составляют около 0,9—1% плазмы крови. Концентрация различных солей в плазме относительно постоянна.

Состав минеральных солей и их концентрация определяют осмотическое давление внутри клеток. Плазматическая мембрана (см. параграф 5.1) обладает избирательной проницаемостью. Она пропускает молекулы воды, но непроницаема для более крупных молекул растворенных в воде веществ. Процесс диффузии молекул воды через полупроницаемую мембрану в направлении большей концентрации растворенного в ней вещества называют *осмосом*. Осмотическое давление зависит от содержания в растворе солей, белков и др. Явление осмоса играет важную роль. Благодаря осмосу регулируется поступление воды в клетки и межклеточные структуры. Упругость клеток (тургор), обеспечивающая эластичность тканей и сохранение определенной формы органов, обусловлена осмотическим давлением.

Растворы, имеющие одинаковое осмотическое давление, называют *изотоническими*. Для теплокровных животных и человека изотоничны 0,9%-ный раствор NaCl и 4,5%-ный раствор глюкозы. Изотонические растворы, приближающиеся по составу, величине pH, буферным и другим свойствам к плазме крови, называют *физиологическими* растворами. Такие растворы используются в качестве кровезаменителей. При помещении клеток в такой раствор они сохраняют свой размер и нормально функционируют. Лекарства, предназначенные для введения в кровь, растворяют в физиологическом растворе. Если же ввести в кровь слишком концентрированный раствор хлорида натрия (3—5—10%-ный, *гипертонический* раствор), то вода из клеток будет выходить наружу, и они сожмутся. *Гипотонические* растворы содержат соли в меньшем количестве, чем плазма крови (менее 0,9% NaCl). При помещении в них эритроцитов осмотическое давление, заставляя воду проникать в клетки, приводило бы к их разрыву (рис. 6.1).



Рис. 6.1. Водный баланс клеток

Концентрация катионов и анионов в клетке и в окружающей ее среде различна. Внутри клетки превалируют ионы K^+ и крупные органические ионы, в околоклеточных жидкостях всегда больше ионов Na^+ и Cl^- . Вследствие этого образуется разность зарядов внешней и внутренней поверхностей мембраны клетки, между ними возникает разность потенциалов, обуславливающая такие важные процессы, как передача возбуждения по нерву или мышце. Для нормального сокращения сердечной мышцы млекопитающих необходимо определенное соотношение K^+ , Na^+ и Ca^{2+} . При нарушении баланса этих ионов работа сердечной мышцы нарушается. Снижение уровня Ca^{2+} в крови вызывает судороги и смерть.

Содержащиеся в организме ионы имеют важное значение для поддержания постоянства реакций среды в клетке и в окружающих ее растворах, т.е. являются компонентами буферных систем. Буферы поддерживают слабощелочную реакцию содержимого клеток на слабощелочном уровне. Наиболее значимыми буферными системами млекопитающих являются фосфатная и бикарбонатная. Фосфатная буферная система состоит из HPO_4^{2-} и $H_2PO_4^-$ и поддерживает pH внутриклеточной жидкости в пределах 6,9—7,4. Главной буферной системой внеклеточной среды (плазмы крови) служит бикарбонатная система, состоящая из H_2CO_3 и HCO_3^- и поддерживающая pH на уровне 7,4.

Соединения азота, фосфора, кальция и другие неорганические вещества служат источником строительного материала для синтеза органических молекул (аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и др.) и входят в состав ряда опорных структур клетки и организма. Соли кальция и фосфора входят в состав костной ткани животных. Некоторые неорганические ионы (например, ионы кальция и магния) являются активаторами и компонентами многих ферментов, гормо-

нов и витаминов. При недостатке этих ионов нарушаются жизненно важные процессы в клетке. Соляная кислота входит в состав желудочного сока животных и человека, ускоряя процесс переваривания белков пищи. Остатки серной кислоты, присоединяясь к нерастворимым в воде веществам, придают им растворимость, способствуя выведению из организма. Натриевые и калиевые соли азотистой и фосфорной кислот, кальциевая соль серной кислоты служат важными компонентами минерального питания растений, их вносят в почву в качестве удобрений.

Опорные точки

- Качественный состав элементов, образующих неживую и живую материю, во многом сходен.
- Шесть основных элементов — Н, О, N, С, Р и S — называют биогенными, отмечая их вклад в образование органических молекул.
- Вода образует основу внутренней среды живых организмов.
- Катионы и анионы растворимых солей формируют буферные системы клетки, предотвращая резкие колебания рН внутренней среды.

Вопросы и задания для повторения

1. Какие химические элементы входят в состав клетки? Приведите примеры биологической роли химических элементов.
2. Что такое микроэлементы? Приведите примеры и охарактеризуйте их биологическое значение.
3. Какие неорганические вещества входят в состав клетки?
4. В чем заключается биологическая роль воды? Минеральных солей?
5. Какие вещества обуславливают буферные свойства клетки?
6. Каковы отличия вклада различных элементов в организацию живой и неживой природы?
7. Объясните, как физико-химические свойства воды проявляются в обеспечении процессов жизнедеятельности клетки и целостного организма.

6.3. Органические вещества

Химическими признаками живого служат органические соединения. Они составляют около 20—30% массы клетки живого организма и чрезвычайно многообразны. Наиболее важное значение в жизнедеятельности клеток имеют нуклеиновые кислоты (1—5%), белки (10—20%), липиды (5—10%) и углеводы (1—5%). Они являются структурными элементами клеток, а также их функциональными элементами, так как играют важную роль в процессах обмена веществ. Основу органических веществ составляют атомы углерода, способные вступать друг

с другом в прочные ковалентные связи и образовывать разнообразные по форме каркасы органических молекул. В зависимости от молекулярной массы и структуры различают малые, низкомолекулярные органические молекулы — *мономеры* и более крупные, высокомолекулярные макромолекулы — *полимеры*. Мономеры служат строительными блоками для полимеров. Полимеры представляют собой линейные или разветвленные цепи, содержащие большое число мономерных звеньев. Свойства биополимеров зависят от числа, состава и порядка расположения составляющих их мономеров. Возможность изменения состава и последовательности мономеров в структуре полимера лежит в основе образования значительного числа вариантов биологических макромолекул, обладающих различными свойствами. Этот принцип играет важную роль в понимании многообразия живых организмов.

6.3.1. Углеводы

Содержание углеводов в животных клетках составляет 1–5%, а в клетках некоторых растений достигает 70%. Углеводы состоят из углерода, водорода и кислорода. Как следует из названия, углеводы представляют собой соединения углерода и воды. Существуют три основных класса углеводов: моносахариды, олигосахариды и полисахариды, различающихся числом мономерных звеньев.

Формула *моносахаридов* — $C_nH_{2n}O_n$. Это бесцветные твердые кристаллические вещества, легко растворимые в воде, но нерастворимые в неполярных растворителях, имеющие, как правило, сладкий вкус. В зависимости от числа атомов углерода различают *триозы*, *тетрозы*, *пентозы*, *гексозы* и *гептозы* (рис. 6.2). Наиболее распространены в природе гексозы (глюкоза, фруктоза, галактоза) — основные источники энергии в клетках (при полном расщеплении 1 г глюкозы высвобождается 17,6 кДж энергии) и пентозы (рибоза, дезоксирибоза), входящие в состав нуклеотидов нуклеиновых кислот. В обмене веществ участвуют главным образом в форме фосфатов.

Два или несколько ковалентно связанных друг с другом с помощью гликозидной связи моносахарида образуют *ди-*, или *олиго-*, *сахариды* (рис. 6.3). Дисахариды также широко распространены в природе: наиболее часто встречаются сахароза (сахар, получаемый из сахарного тростника или свеклы), состоящая из глюкозы и фруктозы; мальтоза (солодовый сахар), образованная двумя молекулами глюкозы; лактоза (молочный сахар), входящая в состав молока и состоящая из галактозы и глюкозы. Дисахариды близки по своим свойствам к моносахаридам, хорошо растворимы в воде и имеют сладкий вкус.

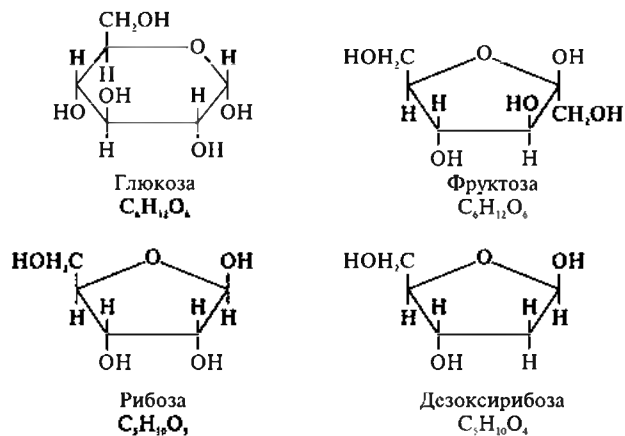


Рис. 6.2. Моносахариды

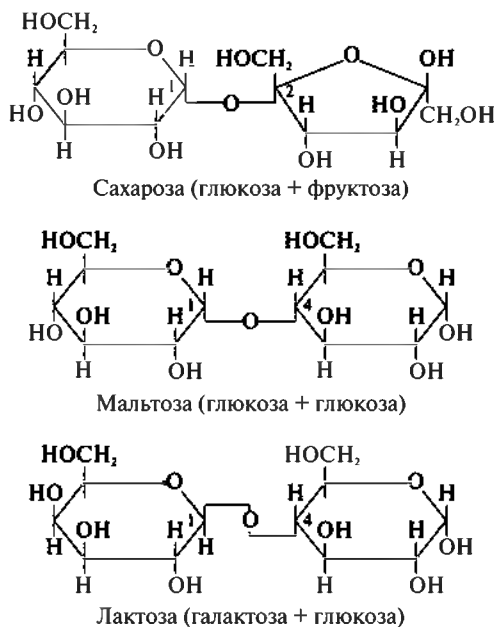


Рис. 6.3. Дисахариды

Полисахариды — это биополимеры, содержат большое число моносахаридных остатков, связанных гликозидной связью, и обладают высокой молекулярной массой. Они утрачивают сладкий вкус и способность растворяться в воде. В составе организмов имеется много разнообразных полисахаридов (рис. 6.4). Наиболее широко распространены такие полимеры глюкозы, как крахмал и гликоген, используемые клетками растений и животных для запасаания энергии, а также целлюлоза и хитин, обеспечивающие прочность покровных структур растений, грибов и животных. В частности, в состав клеточной стенки клеток растений входит около 20—40% целлюлозы. Многие полисахариды животных образуют соединения с белками (гликопротеины) и липидами (гликолипиды). Гликолипиды участвуют в построении клеточных мембран. Гликопротеины (например, гепарин) регулируют свертывание крови, липидный обмен.

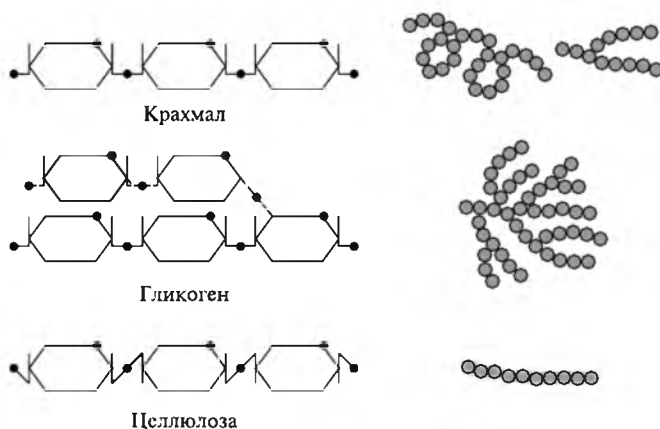


Рис. 6.4. Схема строения полисахаридов

Некоторые углеводы способны образовывать комплексы с липидами и белками, формируя сложные углеводы типа гликолипидов и гликопротеинов. Большинство мембранных и секретируемых клеткой белков относится к гликопротеинам.

Функции углеводов многообразны.

- Они являются мощным и богатым источником энергии, необходимой клетке для осуществления различных форм активности. При окислении 1 г углеводов выделяется 17,6 кДж (для этой цели, как правило, используется глюкоза).

• Полисахариды — удобная форма накопления энергоемких моносахаридов (в виде крахмала у растений и гликогена у животных), а также незаменимый защитный и структурный компонент клеток и тканей животных, растений и микроорганизмов.

• Целлюлоза образует стенки растительных клеток, а сложный полисахарид хитин является главным структурным компонентом наружного скелета членистоногих.

• Небольшие олигосахариды, включающие 20—30 мономерных звеньев, входят в состав клеточных мембран и служат рецепторами, обеспечивая узнавание клеток друг другом и их взаимодействие.

Опорные точки

- Наибольшее количество углеводов содержится в растительных клетках.
- Моносахариды являются основным источником энергии для большинства живых организмов.
- Углеводы входят в состав рецепторов клетки и поверхностных антигенов, выполняя информационно-коммуникативные функции.
- Полисахарид целлюлоза входит в состав клеточных стенок прокариот и растений.
- Хитин образует наружный скелет членистоногих и клеточные оболочки грибов.

6.3.2. Липиды

Липиды — органические вещества, нерастворимые в воде, но хорошо растворимые в органических растворителях — эфире, хлороформе, бензоле. Они обнаружены во всех без исключения клетках и разделены на несколько классов, выполняющих специфические биологические функции. Количество липидов в разных клетках варьирует от 2—3 до 50—90% в клетках семян растений и жировой ткани животных. Наиболее распространенными в составе живой природы являются нейтральные жиры, или триацилглицерины, воски, фосфолипиды, стиролы. По химической структуре жиры представляют собой соединения трехатомного спирта глицерина и высокомолекулярных жирных кислот (рис. 6.5). Воски — эфиры одноатомного спирта и жирных кислот. Фосфолипиды построены так же, как жиры, но отличаются от последних наличием остатка фосфорной кислоты. Сложные липиды представляют собой эфиры спирта, жирных кислот и других веществ (гликопротеиды состоят из белков и липидов, гликолипиды — из углеводов и липидов). Значение липидов огромно.

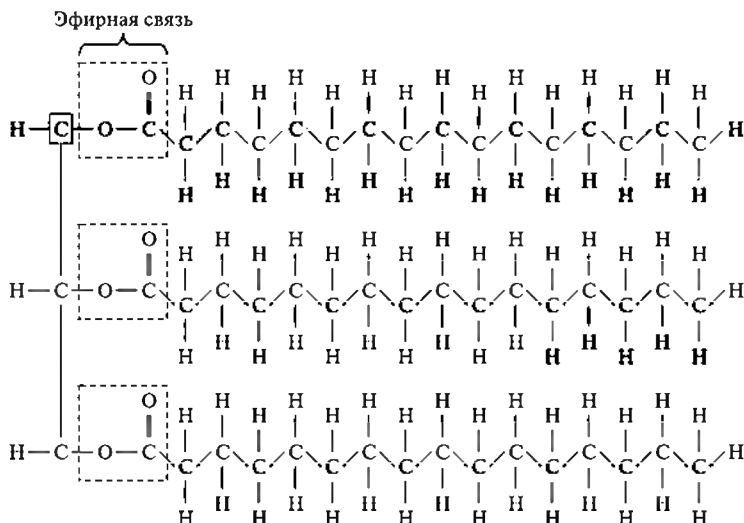


Рис. 6.5. Триацилглицерол

• Жирные кислоты являются ценным источником энергии. При окислении 1 г липидов высвобождается 38,9 кДж энергии и синтезируется в два раза большее количество АТФ, чем при расщеплении такого же количества глюкозы.

• Нейтральные жиры накапливаются клетками для последующего использования в качестве источника энергии или пластического материала. У позвоночных животных примерно половина энергии, потребляемой клетками в состоянии покоя, образуется за счет окисления жиров.

• Жиры используются также в качестве источника воды (при окислении 100 г жира образуется более 100 мл воды). Это особенно ценно для арктических и пустынных животных, обитающих в условиях дефицита свободной воды.

• У многих млекопитающих под кожей откладывается толстый слой подкожного жира, который благодаря низкой теплопроводности защищает организм от переохлаждения.

• Фосфолипиды и сфингомиелины являются основой клеточных мембран.

• Жиры участвуют в растворении гидрофобных органических соединений, например витаминов А, D, Е, необходимых для нормального протекания биохимических превращений в организме.

- Стероиды составляют группу липидов, не содержащих жирных кислот и имеющих особую структуру. К ним относится ряд гормонов, в частности кортизон, вырабатываемый корой надпочечников, различные половые гормоны, регулирующие белковый, углеводный и минеральный обмен. Холестерин содержится практически во всех тканях организма, входит в состав биологических мембран, укрепляя, стабилизируя их структуру. Нарушение обмена холестерина лежит в основе некоторых патологических состояний. Например, при атеросклерозе он откладывается на стенках кровеносных сосудов, что может привести к нарушению кровообращения органов.

- Большое значение имеют гликолипиды (состоят из углеводов и липидов) и липопротеиды (состоят из белков и липидов). Особенно их много в составе ткани мозга и нервных волокон.

- Простагландины синтезируются из ненасыщенных жирных кислот. Они регулируют сокращение мускулатуры внутренних органов, поддерживают тонус сосудов, регулируют функции различных отделов мозга.

- Листья и плоды многих растений покрыты защитным восковым налетом. Воска вырабатываются и используются в очень больших количествах морскими организмами, особенно планктонными. У позвоночных животных воска секретируются кожными железами. Покрывая кожу и ее производные (волосы, шерсть, мех, перья), воска смягчают их и предохраняют от действия воды.

Опорные точки

- Фосфолипиды являются основой биологических мембран.
- Как растворители жиры обеспечивают проникновение в организм жирорастворимых веществ, например витаминов D, E, A.

6.3.3. Белки

Белки занимают первое место среди органических веществ, входящих в состав клеток. У животных на них приходится около 50% сухой массы клетки. Их значение и функции в жизнедеятельности чрезвычайно многообразны.

Строение белков. Белки — это биологические непериодические гетерополимеры, мономерами которых являются аминокислоты. Молекулы белков представляют собой неветвящиеся структуры (линейные макромолекулы). Аминокислоты чередуются в молекуле полимера нерегулярным образом. Белки представляют собой самый многочисленный и наиболее разнообразный класс органических соединений клетки (10—20%).

Аминокислоты, входящие в состав полипептидов, имеют как минимум одну *аминогруппу* ($-\text{NH}_2$) и *карбоксильную группу* ($-\text{COOH}$) и различаются структурой и физико-химическими свойствами *радикалов* (R). В состав природных белков может входить до 20 разновидностей аминокислот. Восемь аминокислот являются незаменимыми, т.е. клетками человека не синтезируются и должны поступать с пищей. Наличие карбоксильной и аминогруппы в составе аминокислот (совмещение свойств кислоты и основания) позволяет им вступать во взаимодействие друг с другом с образованием прочных ковалентных пептидных связей (рис. 6.6). Рост полипептидной цепи происходит с N конца в рибосоме. Аминокислоты, соединяясь друг с другом, образуют различной длины *пептиды*. Пептиды, содержащие от нескольких аминокислотных остатков до нескольких десятков, существуют в организме в свободной форме и обладают высокой биологической активностью. К ним относят ряд гормонов (окситоцин, адренокортикотропный гормон), некоторые очень токсичные ядовитые вещества (например, аманицин грибов), а также многие антибиотики, производимые микроорганизмами.

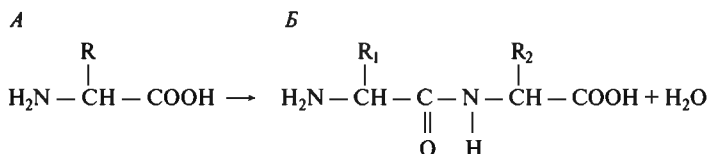


Рис. 6.6. Наличие карбоксильной и аминогруппы в составе аминокислот (А) позволяет им вступать во взаимодействие друг с другом с образованием ковалентных пептидных связей (Б)

Число аминокислотных остатков в белковых молекулах варьирует в широких пределах (от нескольких сотен до нескольких тысяч). Среди белков организма выделяют *простые белки* (протеины), состоящие только из аминокислот, и *сложные* (протеиды), включающие помимо аминокислот так называемые простетические группы различной химической природы (играют важную роль при выполнении белком его биологической функции).

- Липопротеины имеют в своем составе липидный компонент.
- Гликопротеины — углеводный компонент.
- Фосфопротеины имеют одну или несколько фосфатных групп.
- Металлопротеины содержат различные металлы.
- Нуклеопротеины — нуклеиновые кислоты.

Структура белковой молекулы в целом определяется его аминокислотной последовательностью, однако она является довольно лабильной и может зависеть от внешних условий, поэтому более правильно говорить о наиболее энергетически выгодной трехмерной структуре (конформации) белка. Различают первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуры белковой молекулы (рис. 6.7).

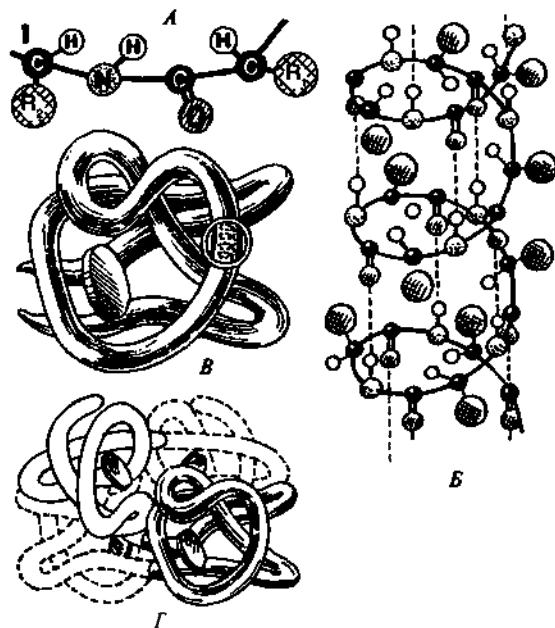


Рис. 6.7. Уровни структурной организации белка:
 А — первичная структура белка; Б — вторичная структура (спираль); В — третичная структура; Г — четвертичная структура

Первичная структура образуется в рибосомах, порядок аминокислот задается в соответствии с генетическим кодом (см. параграф 7.3). Она представлена последовательностью аминокислотных остатков в составе полипептидной цепи. Белки отличаются друг от друга прежде всего числом, составом и последовательностью аминокислотных остатков. Однако молекула белка в виде цепи аминокислотных остатков (полипептид) еще не способна выполнять специфические функции. Полипептиды в цитоплазме клеток образуют определенную трех-

мерную пространственную конфигурацию (конформация белковой молекулы).

Функциональные свойства белков определяются их конформацией, т.е. расположением полипептидной цепи в пространстве. Уникальность конформации для каждого белка определяется его первичной структурой.

Вторичная структура возникает в результате образования водородных связей между СО- и NH-группами разных аминокислотных остатков полипептидной цепи и может иметь вид правильной правозакрученной альфа-спирали (глобин) или складчатой (бета-) структуры (кератин волос).

Третичная структура образуется в результате сложной пространственной укладки молекулы белка. Прочность третичной структуры обеспечивается разнообразными связями, возникающими между радикалами аминокислот (дисульфидными, ионными, гидрофобными). Формирование третичной структуры осуществляется в несколько стадий с участием особых белков, присоединяющих к себе полипептидную цепочку и создающих условия для укладки ее в трехмерную структуру.

Белки могут иметь глобулярную структуру (глобин) или фибриллярную (миозин) структуру. Биологические функции многие белки выполняют на уровне третичной структуры.

Некоторые белки имеют *четвертичную структуру*, которая представляет собой сложный комплекс, объединяющий несколько третичных структур (например, белок гемоглобин образован четырьмя глобулами), удерживающихся нековалентными ионными, водородными и гидрофобными связями. Гормон поджелудочной железы — инсулин включает две полипептидные цепи. В состав четвертичной структуры некоторых белков помимо белковых субъединиц включаются и разнообразные небелковые компоненты. Например, гемоглобин содержит сложные гетероциклические соединения, содержащие железо.

Белки обладают рядом физико-химических свойств, вытекающих из их структурной организации:

- это преимущественно водорастворимые молекулы, и, следовательно, они могут проявлять свою функциональную активность только в водных растворах;
- белковые молекулы несут поверхностный заряд, влияющий на проницаемость мембран, каталитическую активность;
- белки проявляют свою активность в определенных температурных условиях.

Неблагоприятные условия среды (химические воздействия, высокая температура, облучение, высокое давление и т.д.) вызывают разрушение структуры молекул белков. Нарушение природной структуры белка, а следовательно, свойств и биологической активности называют *денатурацией*. Денатурация может быть обратимой и необратимой. В первом случае нарушается четвертичная, третичная или вторичная структура и возможен обратный процесс восстановления — *ренатурации*, во втором — происходит разрыв пептидных связей в составе первичной структуры.

Функции белков чрезвычайно разнообразны. Они основаны на сложности и многообразии форм и состава самих белков.

Ферментная, или каталитическая. Ферменты увеличивают скорость биохимических реакций в десятки и сотни миллионов раз. Ферменты высокоспецифичны: каждый фермент катализирует определенный тип реакций, в которых участвуют определенные виды молекул субстратов. Специфичность фермента определяется особенностями структуры его активного центра, строго соответствующего структуре одного или нескольких субстратов. В ходе реакции фермент связывает субстрат, последовательно изменяет его конфигурацию, образуя ряд промежуточных молекул, дающих в конечном итоге продукты реакции. Ускоряющее действие катализаторов в различных реакциях связано с энергией активации — той энергией, которую необходимо сообщить реагирующим молекулам в момент их взаимодействия, чтобы реакция стала возможной. Биологические катализаторы и обеспечивают возможность множеству молекул беспрепятственно вступить во взаимодействия. Активность фермента зависит от ряда факторов: температуры и реакции среды, наличия или отсутствия ряда веществ (например, витаминов, служащих коферментами).

Структурная. Белки являются компонентами клеточных мембран и многих органелл, главным компонентом опорных структур организма (кератин, коллаген).

Сократительная. Тубулины, актины, миозины обеспечивают движение клеток и внутриклеточных структур.

Транспортная заключается в присоединении химических элементов (например, кислорода к гемоглобину) или биологически активных веществ (гормонов) и переносе их к различным тканям и органам тела. Специальные транспортные белки перемещают РНК, синтезированные в клеточном ядре, в цитоплазму. Транспортные белки в составе

мембран клеток переносят различные вещества из окружающей среды в цитоплазму, а оттуда — в ядро.

Защитная. Лимфоциты способны синтезировать разнообразные защитные белки — антитела (иммуноглобулины). Их молекулы состоят из четырех полипептидных цепей и имеют участок, узнающий чужеродное вещество и называемый изменчивой областью. Антитела способны распознавать антигены — вещества, несвойственные организму. Антигены могут находиться в крови или в составе вирусов и бактерий. Антитела блокируют антигены, в результате образуется комплекс антиген — антитело, который впоследствии фагоцитируется и разрушается другими формами лейкоцитов. Фибриноген и тромбин защищают организм от кровопотери. Защитную функцию выполняют также антибиотики, синтезируемые некоторыми грибами или бактериями. Эти вещества выделяются в окружающую среду и угнетают процессы жизнедеятельности других организмов — конкурентов. В медицине антибиотики используют для борьбы с инфекционными заболеваниями.

Рецепторная. Молекула рецептора (белок или гликопротеид) специфично реагирует изменением своей пространственной конфигурации на присоединение к ней молекулы определенного химического вещества, передающего внешний регуляторный сигнал, и в свою очередь передает этот сигнал в цитоплазму или ядро. Клетки, принадлежащие к определенному клеточному типу (нервные, мышечные, клетки крови и др.), имеют набор антигенов клеточной поверхности, в состав многих из них входят белки. Такие антигены называют антигенами тканевой принадлежности или тканевой совместимости. Антигены клеточной поверхности демонстрируют принадлежность клетки к тому или иному клеточному типу.

Регуляторная. Специальные белки участвуют в регуляции активности генов, обеспечивая их активацию или репрессию, стимулируют или подавляют клеточное деление, выработку инсулина, гормона роста, соматотропного гормона и др., участвуют в регуляции активности клеток и организма в целом.

Белки, поступающие в составе пищевых продуктов, являются источником аминокислот, высвобождающихся при их расщеплении. Аминокислоты необходимы в реакциях пластического обмена для построения новых белковых молекул. При полном расщеплении 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж энергии. Однако белки в таком качестве используются редко.

Опорные точки

- Первичная структура белка определяется генотипом.
- Вторичная, третичная и четвертичная структурная организация белков зависит от первичной структуры.
- Все биологические катализаторы — ферменты — имеют белковую природу.
- Белковые молекулы обеспечивают иммунологическую защиту организма от чужеродных веществ.

Вопросы и задания для повторения

1. Какие органические вещества входят в состав клетки?
2. Из каких малых органических соединений состоят белки?
3. Что такое пептиды?
4. Что представляет собой первичная структура белка?
5. Как образуются вторичная, третичная структуры белка?
6. Какой процесс называется денатурацией белка?
7. Перечислите и охарактеризуйте функции белков.

6.3.4. Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты — высокомолекулярные органические соединения, обеспечивающие хранение, передачу и реализацию наследственной (генетической) информации в живых организмах. Они были обнаружены в 1869 г. швейцарским химиком Мишнером в ядрах лейкоцитов, чем и обусловлено их название (от лат. *nucleus* — ядро). Модель строения ДНК предложили Дж. Уотсон и Ф. Крик в 1953 г.

Различают два вида нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновые (ДНК) и рибонуклеиновые (РНК). Нуклеиновые кислоты — непериодические линейные гетерополимеры, состоящие из мононуклеотидов.

Каждый нуклеотид состоит из одного пуринового (аденин — А, гуанин — Г) или пиримидинового (цитозин — Ц, тимин — Т, урацил — У) азотистого основания, сахара с пятью углеродными атомами (*пентозы* — дезоксирибозы или рибозы) и одного-трех остатков *фосфорной кислоты* (рис. 6.8). Каждое пуриновое или пиримидиновое основание связано своим 9-N или 1-N атомом с атомом 1'-С пентозы, образуя *нуклеозид*. В молекуле *нуклеотида* атом 5'-С пентозы нуклеозида связан эфирной связью с фосфатом (рис. 6.9). В зависимости от числа фосфатных групп различают моно-, ди- и трифосфаты нуклеотидов, например аденозинмонофосфат — АМФ, гуанозиндифосфат — ГДФ, уридинтрифосфат — УТФ, тимидинтрифосфат — ТТФ и т.д.

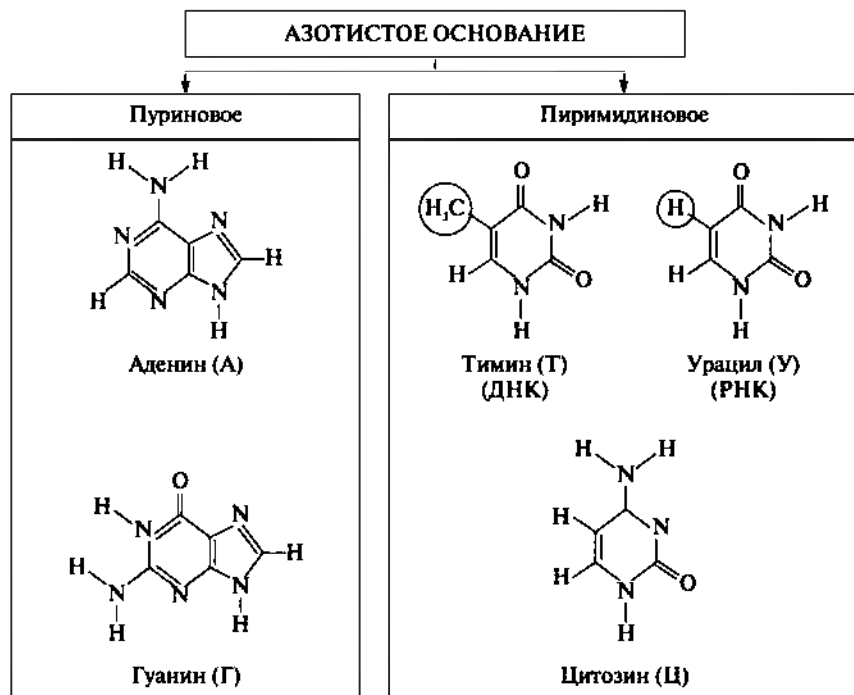


Рис. 6.8. Азотистые основания

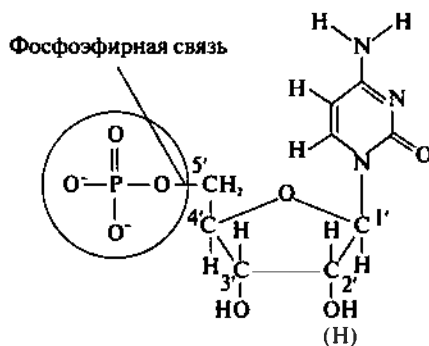


Рис. 6.9. Строение нуклеотида

Мононуклеотиды самостоятельно принимают участие во множестве биохимических процессов клеток:

- выступают в качестве источников энергии (АТФ, ГТФ);
- используются для внутриклеточного распространения сигналов некоторых биологически активных веществ (цАМФ, цГМФ);
- входят в состав коферментов (ФАД, НАД, НАДФ) и др.;
- рибо- и дезоксирибонуклеотиды являются предшественниками при биосинтезе полинуклеотидов РНК и ДНК.

Полинуклеотиды ДНК и РНК представляет собой соединенные друг за другом нуклеотиды.

ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота представляет собой генетический материал большинства организмов. В прокариотических клетках кроме ДНК в нуклеоиде клетки часто встречаются внехромосомные ДНК — *плазмиды*. В эукариотических клетках основная масса ДНК находится в клеточном ядре, где она связана с белками в хромосомах ядра, а также содержится в некоторых органоидах — митохондриях и пластидах. ДНК — полимер с очень большой молекулярной массой: в одну молекулу может входить 10^8 и более нуклеотидов. По аналогии с белками можно выделить несколько уровней организации ДНК.

Соединенные друг за другом в варьирующем порядке нуклеотиды образуют полинуклеотидную цепь — *первичную структуру* ДНК. Нуклеотиды соединяются ковалентными фосфодиэфирными связями, возникающими между гидроксильной группой у атома 3'-С пентозы одного нуклеотида и фосфатной группой у атома 5'-С пентозы следующего нуклеотида. Осевого скелет такой молекулы состоит из чередующихся остатков фосфатов и пентоз, тогда как азотистые основания присоединены сбоку. Такая цепь полярна, она имеет 5'-конец (фосфатный) и 3'-конец (гидроксильный) (рис. 6.10). Полинуклеотидная последовательность цепи ДНК состоит из чередования информативных и неинформативных участков (*экзонов* и *интронов*). Последовательность нуклеотидов или азотистых оснований нуклеотидов (первичная структура) ДНК в информативных участках представляет собой материальный эквивалент *генетической информации*. Каждое сообщение закодировано специфической последовательностью из четырех оснований — А, Г, Т и Ц подобно тому, как письменные сообщения кодируются буквами алфавита. Функции неинформативных участков ДНК (интронов) точно не установлены. Полагают, что они служат для разделения информативных участков с целью оптимизации процесса генетических рекомбинаций, могут участвовать в структурировании хроматина, позволяя участкам генетического материала упаковывать-

ся определенным образом. Другая часть некодирующей ДНК является регуляторной, обеспечивающей активность генов.

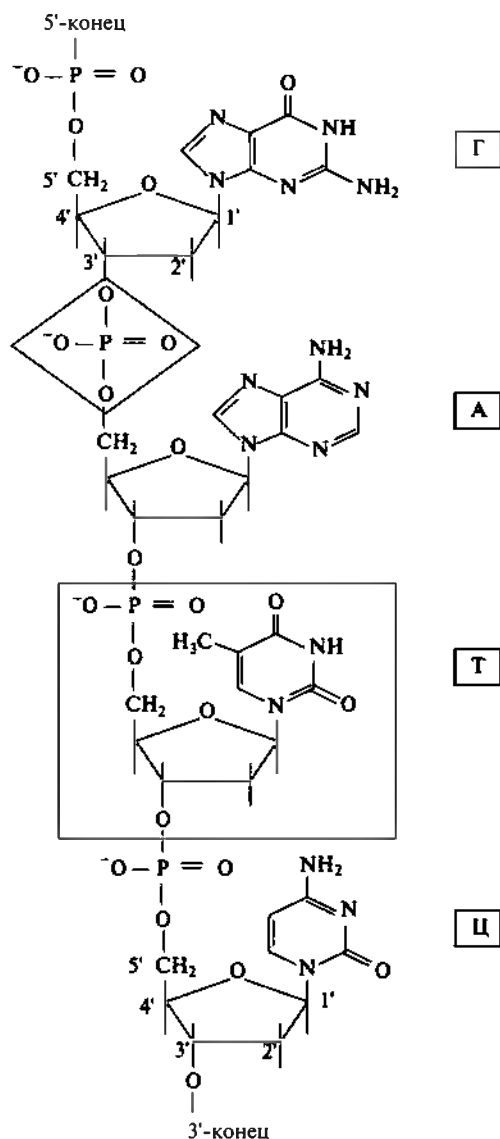


Рис. 6.10. Первичная структура ДНК

Вторичная структура ДНК представлена двойной спиралью, состоящей из двух полинуклеотидных цепей, *антипараллельно* направленных и ориентированных таким образом, что их сахарофосфатные остовы оказываются снаружи, а азотистые основания — внутри. Основания располагаются парами друг против друга и соединяются водородными связями. Спаривание происходит только между *комплементарными* (подходящими друг другу) основаниями: одним пуриновым и одним пиримидиновым. Пара А-Т соединяется двумя, а Г-Ц — тремя водородными связями (рис. 6.11). Таким образом, благодаря специфическому спариванию оснований последовательность нуклеотидов в одной цепочке является как бы зеркальным отражением последовательности в другой. Спираль ДНК характеризуется рядом параметров. Ширина спирали около 2 нм. Шаг, или полный оборот, спирали составляет 3,4 нм и содержит десять пар комплементарных нуклеотидов.

Структуры более высокого порядка образуются в результате соединения ДНК с белками (см. параграф 5.4).

РНК. Рибонуклеиновые кислоты представляют собой полимеры, содержащие от 70—80 до нескольких сотен тысяч рибомононуклеотидов, которые соединяются ковалентными 3'—5'-фосфодиэфирными связями, возникающими между гидроксильной группой рибозы одного нуклеотида и фосфатной группой следующего нуклеотида. Образующиеся полинуклеотидные цепи представляют собой сахарофосфатный остов, на котором «сидят» четыре вида азотистых оснований. ДНК и РНК как два вида нуклеиновых кислот имеют много общего, но по ряду признаков они отличаются друг от друга.

В РНК углеводным остатком, к которому присоединяются азотистое основание и фосфатная группа, является рибоза, а не дезоксирибоза, как у ДНК. Набор азотистых оснований, входящих в состав РНК, также отличается. Вместо тимина в нуклеотидах РНК стоит другое пиримидиновое основание — урацил. Остальные азотистые основания те же, что и в ДНК — аденин, гуанин и цитозин. В отличие от ДНК молекула РНК состоит только из одной полинуклеотидной цепи. Длина молекулы РНК меньше, чем молекулы ДНК.

РНК представлены разнообразными по размерам, структуре и выполняемым функциям молекулами. Все молекулы РНК являются копиями определенных участков молекул ДНК и в большинстве своем синтезируются в ядре. Почти все они непосредственно вовлечены в процесс биосинтеза белка, который в основном осуществляется в цитоплазме эукариотических клеток. Молекулы РНК, выполняющие в цитоплазме функции матриц белкового синтеза, называют *матричными*, или *информационными*, РНК (иРНК). Роль структурных ком-

понентов рибосом выполняют *рибосомные РНК* (рРНК). Трансляцию (перевод) последовательности азотистых оснований иРНК в последовательность аминокислот в белках обеспечивают адапторные молекулы *транспортных РНК* (тРНК).

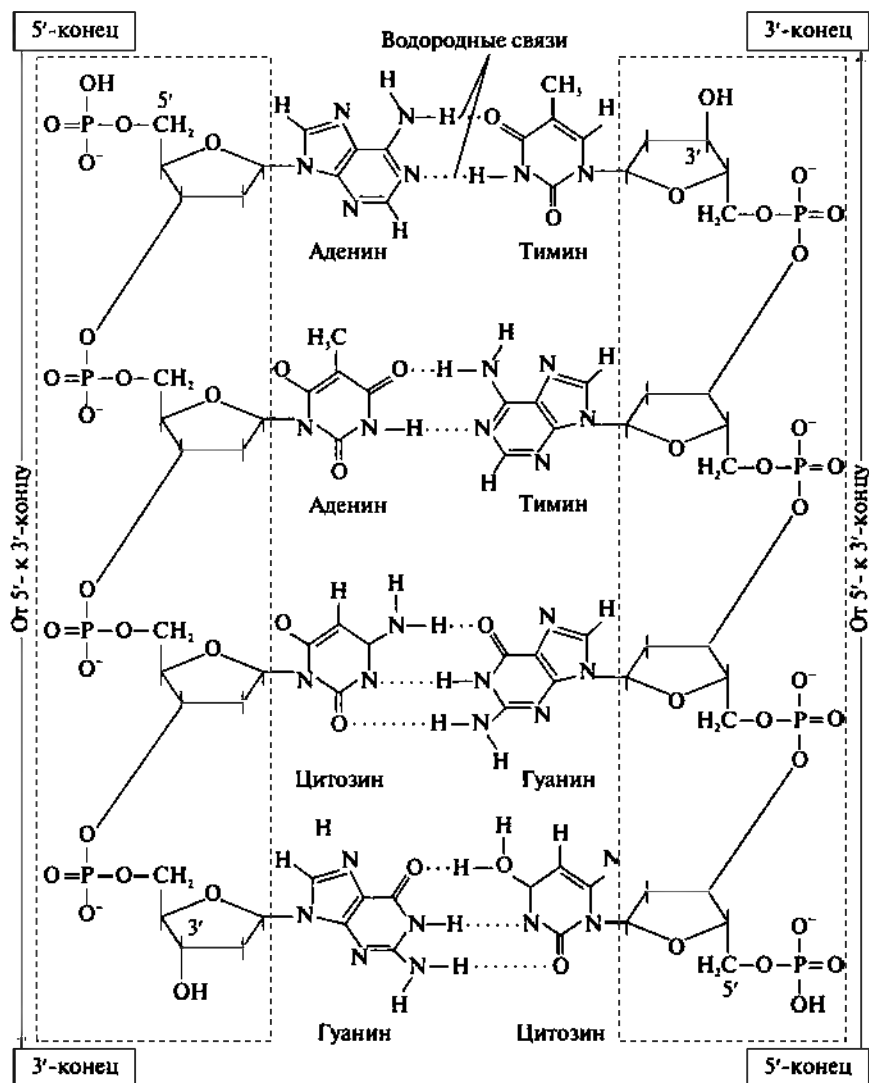


Рис. 6.11. Вторичная структура ДНК

Опорные точки

- Нуклеиновые кислоты преимущественно локализованы в клеточном ядре.
- Дезоксирибонуклеиновая кислота — нерегулярный линейный полимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей.
- Наследственная информация заключена в последовательности нуклеотидов ДНК.
- Редупликация ДНК обеспечивает передачу наследственной информации из поколения в поколение.

Вопросы для повторения

1. Какие химические элементы входят в состав клетки?
2. Что такое микроэлементы и какова их роль в организме?
3. Какова роль воды в клетке? Каков характер связи между химическим строением воды и ее ролью в клетке?
4. Что такое плазмолиз, тургор, гипертонические, гипотонические, изотонические растворы? Как иначе называются изотонические растворы? Почему?
5. На чем основано действие солевого слабительного, гипертонических повязок?
6. Какие органические вещества являются источником энергии в клетке?
7. В чем заключается значение белков? Какие функции они выполняют в клетке? В организме?
8. Что такое ферменты?
9. Чем характеризуется строение белков? Что такое первичная, вторичная, третичная структура белка?
10. Что такое аминокислоты? Как они соединяются в белковой молекуле?
11. Чем определяются многообразие белков и их специфичность?
12. Каково биологическое значение углеводов и жиров?
13. Что такое мономеры и полимеры? Какие известны биологические полимеры? Как образованы их молекулы?
14. Чем отличаются белки от других биополимеров: крахмала, клетчатки?
15. Какова роль нуклеиновых кислот в клетке? Какие виды нуклеиновых кислот вы знаете?
16. Чем характеризуется строение нуклеотида, ДНК, РНК?
17. Что такое «комплементарность» в расположении нуклеотидов ДНК?
18. Чем отличается РНК от ДНК?
19. Какие разновидности РНК вы знаете? Какова их роль в клетке?
20. В чем сходство и различия между белками и нуклеиновыми кислотами?
21. Кем и когда предложена модель пространственной организации ДНК?
22. Какими параметрами характеризуется двойная спираль ДНК?
23. Каковы принципы соединения двух цепей в спирали ДНК?
24. Каковы основные функции ДНК как материала наследственности?

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ. ФУНКЦИИ ДНК. РЕАЛИЗАЦИЯ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ

Генетическая информация (последовательность нуклеотидов ДНК) необходима для развития организма в определенных условиях среды, а также для воспроизведения себе подобных. Прокариоты и многие вирусы содержат генетическую информацию в виде одной молекулы ДНК, за редким исключением все участки полинуклеотидной последовательности которой кодируют макромолекулы. В эукариотических клетках генетический материал распределен в нескольких хромосомах. Хромосома содержит молекулу ДНК, полинуклеотидная последовательность которой состоит из участков, *кодирующих* и *не кодирующих* РНК и белки.

Единицей наследственной информации является **ген**. *Ген — часть молекулы ДНК (хромосомы), кодирующая синтез одной макромолекулы: полипептида, рРНК либо тРНК.* Гены находятся в локусах хромосом. Набор генов диплоидного организма представляет собой **генотип**. Он образуется в результате оплодотворения и содержит два гаплоидных набора хромосом родителей.

ДНК практически у всех организмов (исключение составляют древние РНК-содержащие вирусы) является *первичным носителем* наследственной информации. Генетическая информация, закодированная в последовательности нуклеотидов ДНК, служит двум целям:

- 1) ДНК, обладая способностью к самоудвоению (*репликации*) и способностью к восстановлению (*репарации*), обеспечивает передачу информации в ряду клеточных поколений и поколений организмов;
- 2) ДНК необходима для синтеза белковых молекул в клетках.

Функциональные возможности генетической информации обусловлены способностью:

- 1) сохраняться и воспроизводиться при смене клеточных поколений;
- 2) обеспечивать в процессе индивидуального развития формирование и размножение организма;
- 3) обеспечивать возникновение новых адаптаций организма к изменившимся условиям среды обитания.

Функционирование наследственной информации связано с протеканием следующих генетических процессов — *репликации ДНК, мутаций ДНК, рекомбинаций ДНК, репарации ДНК* (исправления нарушенной структуры), *транскрипции ДНК*.

7.1. Репликация ДНК

В процессе репликации ДНК происходит синтез двух дочерних молекул ДНК на основе информации цепей материнской молекулы ДНК. В процессе синтеза ДНК принимает участие целая группа ферментов, важнейший из которых — ДНК-полимераза. Репликация происходит перед делением клеток (в *S*-периоде митотического цикла, см. параграф 9.2.1) и размножением ДНК-вирусов. Репликация ДНК является необходимой предпосылкой для сохранения имеющейся наследственной информации в ряду последовательных поколений клеток и организмов. Образование молекул ДНК, а также РНК и белков происходит по типу *матричного синтеза*, т.е. новые молекулы синтезируются в точном соответствии с химической структурой уже существующих молекул (*матриц*).

Во время репликации ДНК каждая из двух ее цепей служит матрицей для образования новой цепи (рис. 7.1). В результате образуются две дочерние молекулы ДНК, каждая из которых включает полинуклеотидную цепь материнской ДНК и цепь новую, вновь синтезированную. Такой способ репликации ДНК называют *полуконсервативным*. У эукариот репликация начинается сразу во многих местах (точках инициации) каждой из хромосом. Этим достигается высокая скорость удвоения молекул ДНК, образующих хромосомы эукариот. В процессах репликации участвуют специализированные белки и ферменты. Две полинуклеотидные цепи материнской моле-

кулы ДНК расходятся за счет ферментативного разрыва водородных связей между спаренными комплементарными азотистыми основаниями. Образуется *репликативная вилка* — участок расхождения антипараллельных цепей материнской ДНК (рис. 7.2). Синтез новых цепей ДНК начинается с образования *РНК-затравки* — цепочки из 8—12 нуклеотидов РНК, последний из которых имеет свободную ОН-группу в 3'-положении. К нему ДНК-полимераза добавляет нуклеотиды ДНК. Две дочерние цепи синтезируются только от 5'-к 3-концу. На одной из родительских цепей (3'—5') новая цепь синтезируется непрерывно в направлении 5'—3', что совпадает с движением вилки репликации. Это *лидирующая* цепь. Другая цепь — *отстающая* — растет за счет синтеза коротких фрагментов также от 5' к 3', однако они синтезируются в направлении, противоположном движению репликативной вилки. Они названы «фрагментами Оказаки» по имени открывшего их ученого. Затем нуклеотиды РНК-затравки заменяются на нуклеотиды ДНК, а фрагменты Оказаки сшиваются. ДНК-полимераза обладает также способностью исправлять ошибки во вновь собираемой цепи ДНК. Если происходит образование неправильной пары нуклеотидов, ДНК-полимераза возвращается назад и может исключить некомплементарный нуклеотид из цепочки и затем вставить на его место комплементарный, после чего репликация продолжается в нормальном режиме. За счет активности ДНК-полимеров происходит коррекция ошибок в ходе репликации. Таким образом, две дочерние молекулы ДНК будут идентичны материнской молекуле ДНК.

В процессе репликации, как правило, не происходит нарушения структуры ДНК, приводящего к искажению генетической информации, что сделало бы невозможным сохранение и передачу по наследству генетической информации, обеспечивающей нормальное развитие организма. И все же под воздействием химических и физических факторов (ультрафиолетового и ионизирующего излучения, повышенной температуры и др.) правильность структуры вновь синтезированной молекулы ДНК может нарушаться. Эти нарушения ликвидируют специальные ферменты систем репарации (восстановления) ДНК клеток, которые «узнают» участок молекулы ДНК, несходный с матрицей, и выщепляют его, после чего недостающий участок достраивается. Таким образом, постоянство наследственной информации обеспечивается матричным синтезом ДНК и системой репарации поврежденных участков молекулы.

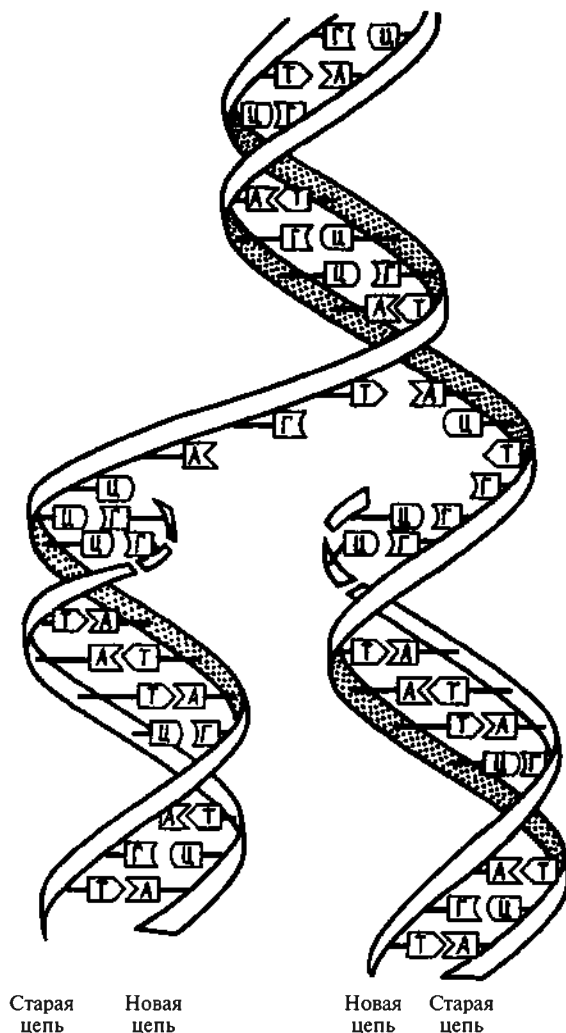


Рис. 7.1. Репликация ДНК

Водородные связи, соединяющие комплементарные основания двойной спирали ДНК, последовательно разрушаются. Каждая из старых цепей служит матрицей для образования новой цепи: при помощи ДНК-полимеразы дезоксирибонуклеозидтрифосфаты выстраиваются с комплементарными азотистыми основаниями против старой цепи и соединяются друг с другом ковалентными связями (между дезоксирибозой одного нуклеотида и фосфорной кислотой соседнего — фосфодиэфирная связь)

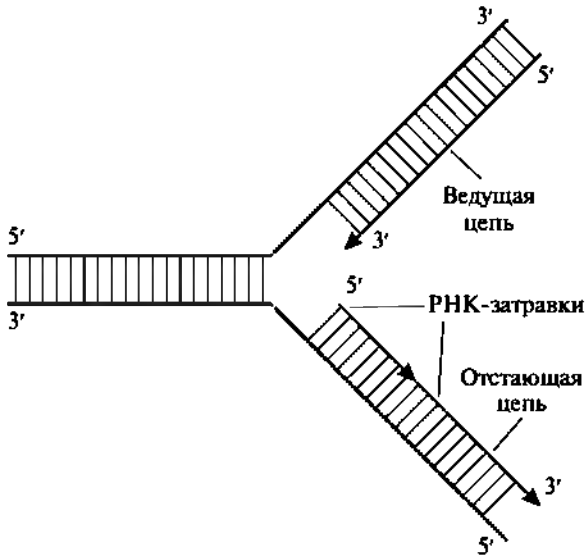


Рис. 7.2. Строение репликативной вилки

Направление синтеза ДНК совпадает с направлением расхождения двойной спирали ДНК лишь для одной — ведущей цепи. Вторая цепь — отстающая — синтезируется прерывисто, в виде коротких фрагментов Оказаки. В результате обе дочерние цепи растут в направлении от 5' к 3'

7.2. Транскрипция ДНК

Индивидуальное развитие организма происходит на основе генетической программы развития, полученной от родителей. Генетическая информация ДНК через различные виды РНК обеспечивает синтез в клетках разнообразных белков, которые управляют метаболизмом клеток и обеспечивают их дифференцировку и специализацию, формирование тканей и органов развивающегося организма. *Структурной и функциональной единицей наследственности организмов является ген.* Ген обладает следующими свойствами: способностью к репликации в составе ДНК, стабильностью, способностью мутировать, дискретностью, специфичностью, множественностью действия (плейотропией), дозированнойностью действия, способностью взаимодействовать с други-

ми генами. Ген представляет собой участок (последовательность нуклеотидов) ДНК, обеспечивающий синтез определенного полипептида либо РНК. Гены определяют наследственные признаки организмов, передающиеся от родителей потомству при размножении. *Экспрессия генов — это процесс, в ходе которого генетическая информация преобразуется в функциональный продукт — РНК или белок.* При синтезе белка экспрессия гена включает *транскрипцию* (синтез РНК), *трансляцию* (синтез полипептида) и (часто) *посттрансляционную модификацию* белка.

Транскрипцией называют синтез РНК по матрице одной (кодогенной) цепи полинуклеотидного участка молекулы ДНК (рис. 7.3). Молекулы РНК являются копиями не всей молекулы ДНК, а только части ее, одного гена или небольшой группы расположенных рядом генов.

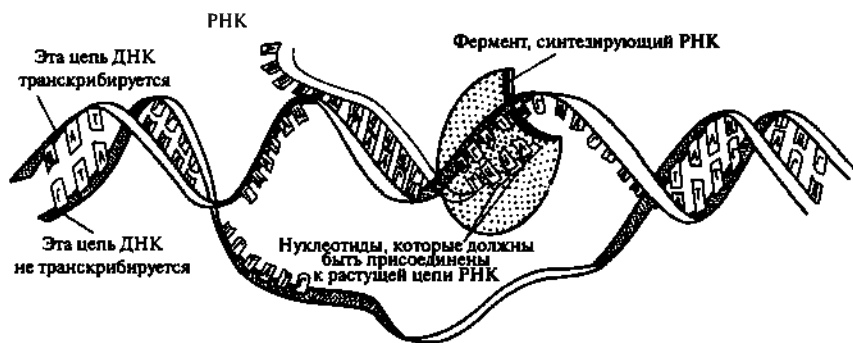


Рис. 7.3. Транскрипция

Часть ДНК локально раскручивается, и вдоль одной из ее цепей движется фермент РНК-полимераза, который связывает между собой рибонуклеозидтрифосфаты, комплементарные нуклеотидам матричной (кодогенной) цепи ДНК

Транскрипция начинается после присоединения белков-факторов транскрипции и фермента РНК-полимеразы к *промотору* (нуклеотидной последовательности ДНК, находящейся в начале гена). РНК-полимераза раскручивает примерно один виток спирали ДНК, водородные связи между спаренными нуклеотидами разрушаются, и фермент движется по матричной (кодогенной) цепи ДНК, связывая между собой рибомононуклеотиды, комплементарные нукле-

отидам цепи ДНК. Фермент продолжает присоединять нуклеотиды к растущей цепи РНК до тех пор, пока не встретит на своем пути еще одну специфическую нуклеотидную последовательность в цепи ДНК — *терминатор*. РНК-полимераза отсоединяется от цепи ДНК, и синтезированный *РНК-транскрипт* (пре-РНК) отходит от ДНК. Образовавшаяся молекула состоит из участков (полинуклеотидных последовательностей), комплементарных как экзонам, так и интронам кодогенной цепи ДНК, и функционально не активна. Затем в ходе *процессинга* пре-РНК превращаются в зрелую РНК. Процессинг включает модификацию концов молекулы иРНК, в ходе которой к концам молекулы присоединяются специфические короткие последовательности нуклеотидов, и *сплайсинг* — удаление интронов и сшивание экзонов (рис. 7.4). Затем зрелые РНК транспортируются в цитоплазму к месту синтеза полипептидов.

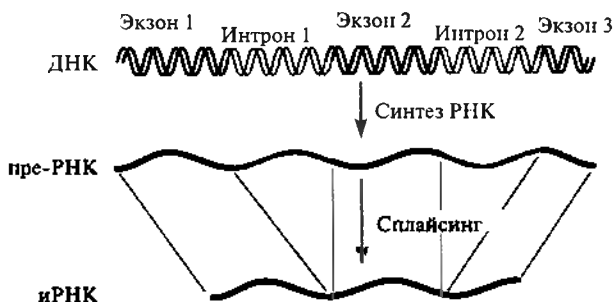


Рис. 7.4. Процессинг включает модификацию концов молекулы иРНК.
Сплайсинг — удаление интронов и сшивание экзонов

Большинство генов эукариот содержат экзоны и интроны. После транскрипции в процессе сплайсинга интроны удаляются из пре-РНК. А вот экзоны могут включаться или не включаться в состав зрелой иРНК (рис. 7.5). Процесс, позволяющий одному гену производить несколько иРНК и, соответственно, белков, называют *альтернативным сплайсингом*. В результате альтернативного сплайсинга с одной матрицы может получиться несколько транскриптов, что позволяет индивидуальным генам кодировать белки с отличающимися функциями. Так, в геноме человека было обнаружено 20—25 тыс. генов. Однако белков, синтезируемых в клетках разных тканей тела че-

ловека, насчитывают около 100 тыс. Ген может кодировать не один, а два и более белка.

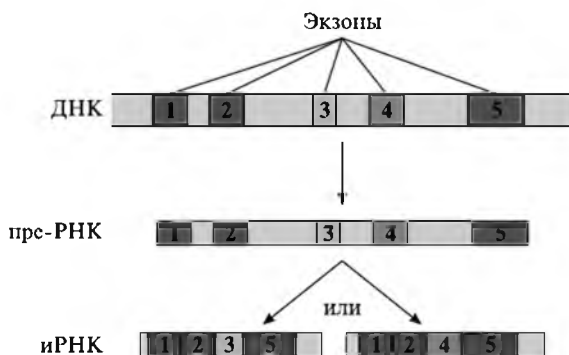


Рис. 7.5. Альтернативный сплайсинг

В результате сплайсинга образуются зрелые иРНК, различающиеся по своей первичной структуре. В результате в разных клетках из одного и того же предшественника получают молекулы зрелых иРНК, которые объединяют в различных комбинациях последовательности экзонов транскрибированного гена

Опорные точки

- В структурных генах эукариот чередуются информативные участки ДНК — экзоны и неинформативные последовательности нуклеотидов — интроны. У бактерий и вирусов интронов в генах нет.
- Информативной части гена эукариотических организмов, как и у прокариотических организмов, предшествует промотор — место связывания РНК-полимеразы с ДНК.
- Число и внутреннее расположение интронов и экзонов специфичны для каждого гена.
- На границах экзонов и интронов расположены специфические метки — последовательности нуклеотидов.
- Транскрипцией называют процесс перевода информации из последовательности нуклеотидов (кодонов) ДНК в последовательность кодонов иРНК.
- Для начала процесса транскрипции эукариот необходимо, чтобы сформировался сложный транскрипционный комплекс регуляторов — белков и нуклеопротеидов.

- Факторами, обуславливающими сборку транскрипционного комплекса, могут выступать гормоны, факторы роста или другие внеклеточные вещества.

7.3. Трансляция иРНК. Синтез белка в клетке

Процесс синтеза полипептида по матрице иРНК в рибосомах называют трансляцией. Различные типы РНК взаимодействуют в процессе трансляции, в результате чего последовательность аминокислотных остатков в полипептиде будет соответствовать последовательности нуклеотидов иРНК, а следовательно, и ДНК. Синтез белков в клетках основан на принципе генетического кода.

Генетический код — характерный для живых организмов способ кодирования аминокислотных последовательностей белков при помощи последовательности нуклеотидов ДНК или РНК. Генетический код характеризуют следующие свойства.

Триплетность. В ДНК или РНК имеется четыре вида нуклеотидов. В состав белковых молекул входит 20 аминокислот. Чтобы закодировать аминокислоты, необходимы разные комбинации по три четырех видов нуклеотидов ($4^3 = 64$). Кодовый знак называют *триплетом* (три последовательно соединенных нуклеотида цепи ДНК или РНК). Всего в генетическом коде возможны 64 триплета. Виды триплетов иРНК показаны в табл. 7.1. 61 триплет кодирует аминокислоты, эти триплеты называют *кодонами* иРНК, а комплементарные им триплеты молекул тРНК — *антикодонами*. Три триплета не кодируют аминокислот: УАА, УАГ, УГА. Это *стоп-сигналы* — когда они попадают в рибосому, прекращается синтез полипептидной цепи.

Вырожденность. Аминокислоты (кроме метионина и триптофана) кодируются несколькими триплетами. Благодаря этому замена нуклеотидов в ДНК может в ряде случаев не привести к замене аминокислоты в полипептиде и, несмотря на мутацию, свойства белка не изменятся.

Неперекрываемость. АУГ является *стартовым кодоном*: с него начинается трансляция. Он задает *рамку считывания*. Нуклеотидная последовательность считывается в одном направлении подряд, триплет за триплетом. Кодоны не перекрываются.

Генетический код *универсален*, он един для всех клеток и вирусов.

Таблица 7.1

Кодоны иРНК

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ Фен	УЦУ Сер	УАУ Тир	УГУ Цис	У
	УУЦ Фен	УЦЦ Сер	УАЦ Тир	УГЦ Цис	Ц
	УУА Лей	УЦА Сер	УАА Стоп	УГА Стоп	А
	УУГ Лей	УЦГ Сер	УАГ Стоп	УГГ Три	Г
Ц	ЦУУ Лей	ЦЦУ Про	ЦАУ Гис	ЦГУ Арг	У
	ЦУЦ Лей	ЦЦЦ Про	ЦАЦ Гис	ЦГЦ Арг	Ц
	ЦУА Лей	ЦЦА Про	ЦАА Глн	ЦГА Арг	А
	ЦУГ Лей	ЦЦГ Про	ЦАГ Глн	ЦГГ Арг	Г
А	АУУ Иле	АЦУ Тре	ААУ Асн	АГУ Сер	У
	АУЦ Иле	АЦЦ Тре	ААЦ Асн	АГЦ Сер	Ц
	АУА Иле	АЦА Тре	ААА Лиз	АГА Арг	А
	АУГ Мет	АЦГ Тре	ААГ Лиз	АГГ Арг	Г
Г	ГУУ Вал	ГЦУ Ала	ГАУ Асп	ГГУ Гли	У
	ГУЦ Вал	ГЦЦ Ала	ГАЦ Асп	ГГЦ Гли	Ц
	ГУА Вал	ГЦА Ала	ГАА Глу	ГГА Гли	А
	ГУГ Вал	ГЦГ Ала	ГАГ Глу	ГГГ Гли	Г

Примечание. Первое азотистое основание в триплетте находится в левом вертикальном ряду, второе — в верхнем горизонтальном, третье — в правом вертикальном. На пересечении линий трех оснований выявляется искомая аминокислота.

Аминокислоты обозначены следующим образом: Ала — аланин, Арг — аргинин, Асн — аспарагин, Асп — аспарагиновая кислота, Вал — валин, Гис — гистидин, Гли — глицин, Глн — глутамин, Глу — глутаминовая кислота, Иле — изолейцин, Лей — лейцин, Лиз — лизин, Мет — метионин, Про — пролин, Сер — серин, Тир — тирозин, Тре — треонин, Три — триптофан, Фен — фенилаланин, Цис — цистеин.

Аминокислоты, из которых синтезируются полипептиды, доставляются в рибосомы с помощью *транспортных* РНК (рис. 7.6). В клетках существуют специальные ферменты (**аминоацил-тРНК-синтетазы**), при помощи которых аминокислоты присоединяются только к соответствующим молекулам тРНК. Для каждой аминокислоты существует своя аминоацил-тРНК-синтетаза. Каждая из 20 аминоацил-тРНК-синтетаз должна всегда прикреплять к тРНК только свою аминокислоту, узнавая только одну из 20 аминокислот и не связывая другие похожие молекулы, содержащиеся в цитоплазме клетки. Это является необходимой предпосылкой безошибочного хода биосинтеза белков, так как молекулы тРНК играют роль посредника

и распознают с помощью своих антикодонов соответствующие кодоны иРНК по принципу спаривания оснований.

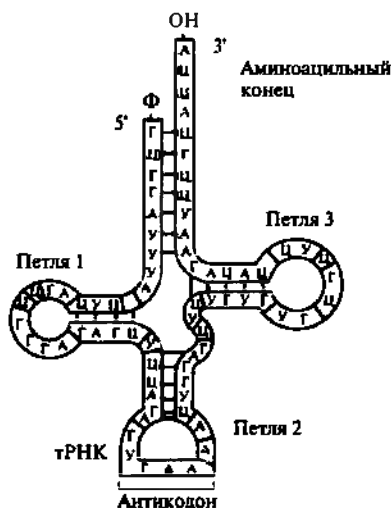


Рис. 7.6. Схема строения тРНК

Синтез полипептида в большинстве случаев начинается с АУГ-кодона, кодирующего аминокислоту метионин. Этот кодон обычно называют *стартовым*, или инициаторным. Он задает рамку считывания, стоящие за ним триплеты считываются рибосомой один за другим. Антикодон тРНК (УАЦ), несущей метионин, на основе принципа комплементарности присоединяется к кодону АУГ иРНК. Затем происходит соединение большой и малой субъединиц и формируется *функциональная рибосома*. Молекула тРНК и связанный с ней метионин оказываются в *пептидном* участке рибосомы. В *аминоацильном* участке рибосомы находится следующий кодон иРНК. К нему присоединяется комплементарный антикодон тРНК, несущий вторую аминокислоту. Фермент присоединяет карбоксильную группу одной аминокислоты к аминогруппе другой аминокислоты. Рибосома перемещается вдоль иРНК, что сопровождается многократным повторением цикла присоединения очередной аминокислоты к растущей полипептидной цепи, в результате чего последовательность нуклеотидов в иРНК определяет последовательность аминокислот в полипептиде (рис. 7.7). Образование пептидных связей прекращается, когда рибо-

сома достигает одного из трех стоп-кодонов. Особый белковый фактор освобождения связывается со стоп-кодоном, попавшим в аминокислотный участок рибосомы. Вследствие этого полипептидная цепь покидает рибосому и поступает в цитоплазму. Далее происходит образование определенной пространственной конфигурации — и синтезированный белок способен выполнять свою функцию в клетке.

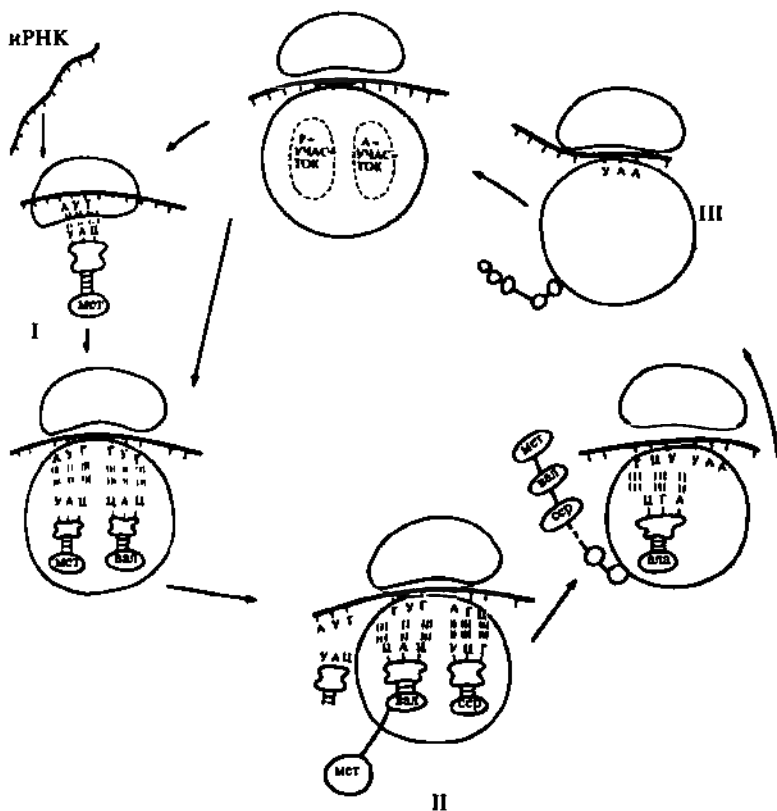


Рис. 7.7. Последовательные этапы синтеза полипептида: I — малая субъединица рибосомы соединяется с тРНК, несущей метионин, а затем с иРНК, после чего происходит образование целой рибосомы, состоящей из малой и большой субъединиц; II — рибосома перемещается вдоль иРНК, что сопровождается многократным повторением цикла присоединения очередной аминокислоты к растущей полипептидной цепи; III — рибосома достигает одного из трех стоп-кодонов иРНК, полипептидная цепь высвобождается и отделяется от рибосомы. Рибосомные субъединицы диссоциируют и отделяются от иРНК, а затем могут принять участие в синтезе следующей полипептидной цепи

Опорные точки

- Транскрипция представляет собой перевод информации из последовательности нуклеотидов (кодонов) и РНК в последовательность аминокислот полипептидной цепи. Она осуществляется в активном центре рибосомы.
- Рибосомы обеспечивают последовательный подбор антикодонов тРНК к кодонам иРНК.
- Контроль активности генов на уровне трансляции обеспечивается различной продолжительностью «жизни» молекул иРНК, на которую влияют регуляторные факторы (гормоны), а также конечные продукты деятельности самого гена.

7.4. Регуляция активности генов

Тело многоклеточного организма построено из разнообразных клеточных типов. Различия между типами клеток обусловлены главным образом тем, что в дополнение к белкам, необходимым любой клетке организма, клетки каждого типа синтезируют свой набор специализированных белков: в эпидермисе образуется кератин, в эритроцитах — гемоглобин, в мышечных клетках — актин и миозин и т.д. Это приводит к появлению клеток со специфическими для них структурами и особыми функциями, т.е. к *дифференцировке*. Контроль активности генов осуществляют регуляторные белки: *репрессоры* и *активаторы*. Они присоединяются к специфическим нуклеотидным последовательностям ДНК, что способствует или препятствует транскрипции генов. Регуляторные белки в свою очередь служат посредниками между средой и ДНК клетки. Некоторые вещества (гормоны, факторы роста), проникающие в клетки, могут связываться с регуляторными белками и менять пространственную структуру этих молекул. Это либо повышает, либо понижает их сродство к ДНК и таким путем либо включает, либо выключает транскрипцию генов. Специфический для каждой клетки набор активных генов постепенно формируется в процессе индивидуального развития многоклеточного организма. Характер генной экспрессии (транскрипции и трансляции определенных генов) передается клетками из поколения в поколение и обуславливает возникновение значительно отличающихся друг от друга клеточных типов (нейронов, клеток печени, клеток эпителия кожи и др.) одного организма, хотя ДНК этих клеток идентична ДНК зиготы.

Все процессы преобразования структур клеток тканей, организма в целом и реакции обмена веществ осуществляются благодаря экспрессии тех или иных генов. Как уже упоминалось ранее, экспрессией называют активацию гена, в результате чего синтезируется РНК и белки. Именно продукты множества генов осуществляют весь комплекс структурно-функциональных событий, происходящих в каждой клетке. Процессы, осуществляемые в печени, отличаются от событий, имеющих место в клетках центральной нервной системы или в мышечных волокнах, клетках кожи и других тканей. Различия в характере превращения веществ в различных типах клеток зависят от тех генов, которые в данный момент «работают», т.е. экспрессированы, в данном типе клеток. Избирательная, дифференциальная активность генов в разных типах клеток как во времени, так и в пространстве зависит от состояния организма, от влияния на него факторов окружающей среды и определяется деятельностью регуляторных систем организма. Следовательно, в основе ответной реакции организма на различные воздействия лежит регуляция активности генов, направленная на инициацию процессов, лежащих в основе поддержания гомеостаза. Наследственный аппарат клетки определяет и контролирует те или иные реакции обмена веществ.

Опорные точки

- Все обменные процессы, происходящие в клетке, протекают под контролем генетического аппарата.
- Экспрессией гена называют его активацию, в результате чего происходит синтез иРНК.
- Репрессией гена называют прекращение считывания информации в виде иРНК.
- В составе ответной реакции организма на внешние воздействия лежит регуляция активности генов.
- Для прокариотических организмов характерна оперонная регуляция активности генов.

Вопросы и задания для повторения

1. Где в клетке заложена исходная информация для биосинтеза белка?
2. Какие условия необходимы для биосинтеза белка?
3. Где в клетке образуются белки?
4. Какова роль ДНК, иРНК, тРНК в процессе биосинтеза белка?
5. Каким образом иРНК становится матрицей для биосинтеза белка?
6. Что такое ген, генетический код?
7. Что такое транскрипция, трансляция?

8. Как происходит сборка белковых молекул?
9. Что такое биологические макромолекулы и какова их роль в обеспечении процессов метаболизма в живых организмах?
10. Что такое генетический код? Какими свойствами он характеризуется?
11. Каковы основные этапы реализации наследственной информации?
12. Как регулируется активность генов?
13. В чем состоят изменения структуры ДНК при генных мутациях?
14. Какие существуют механизмы, снижающие проявление мутаций в фенотипе?
15. Как объяснить, почему только одна нить молекулы ДНК является кодогенной?
16. Как объяснить, почему замена азотистых оснований в молекуле ДНК не всегда проявляется в изменении структуры белковой молекулы?
17. В чем заключается биологическое значение вырожденности генетического кода?
18. Достройте вторую цепь ДНК к данной полинуклеотидной цепи. Укажите, как будет синтезироваться новая цепь (непрерывно или фрагментами).
а) 3' ААТТЦГГЦГАА 5'
б) 5' ТТЦЦГААГЦТАА 3'
19. Определите последовательность нуклеотидов в матричной цепи ДНК, шифрующей порядок аминокислот в пептидной цепи: **фен-про-асп-мет-тир** (учитывая вырожденность генетического кода, выпишите все варианты кодирующих триплетов под каждой аминокислотой).
20. Пользуясь таблицей генетического кода для иРНК, определите, сколько пептидных цепей закодировано в данной последовательности нуклеотидов и какова последовательность аминокислот в них (помните о нонсенс-триплетях).
5' АУГГАГАЦАГГУЦААУААГУАААЦГАУГААЦЦААГУУГАУГЦУУУ-
ГУАУЦЦЦГ 3'.
21. Из предложенного ассортимента тРНК (даны их антикодоны ЦГГ, АУЦ, АЦА, ГЦУ, ГГУ, ААЦ, ЦЦЦ, ГУУ, УЦГ, ЦАА, УУГ) выберите такие молекулы, которые примут участие в процессе синтеза пептида с данного участка молекулы ДНК.
5' ГАТЦГАТТГЦАА 3';
3' ЦТАГЦТААЦГТТ 5'.
Помните, что антикодон тРНК не только комплементарен, но и антипараллелен кодону иРНК. Антикодоны начинаются с 5'-конца тРНК.
22. В чем заключается биологический смысл избыточности генетического кода?
23. Каким образом реализуется наследственная информация о структуре и функциях небелковых молекул, синтезируемых в клетке?

Глава 8

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

Клетки можно сравнить с миниатюрными химическими производствами, где тысячи и тысячи реакций протекают в микроскопическом пространстве. Для своей жизнедеятельности организмы способны активно осуществлять поступление энергии и вещества из окружающей среды. Энергия необходима для протекания жизненно важных процессов, но прежде всего для химического синтеза веществ, используемых для построения и восстановления структур клеток организма.

Обмен веществ (метаболизм) представляет собой совокупность взаимосвязанных и сбалансированных процессов, включающих поступление энергетических ресурсов и разнообразных химических веществ, их превращения в организме, а также выделение конечных продуктов обмена. Обмен веществ в клетке можно представить в виде многочисленных реакций, формирующих взаимосвязанные метаболические пути. Метаболический путь начинается со специфической молекулы, которая затем подвергается ряду постепенных превращений, завершающихся образованием определенного продукта (рис. 8.1). Каждый шаг этого пути катализируется специфическим ферментом. Ферменты высокоспецифичны в том смысле, что каждый из них катализирует только те реакции, в которых участвуют молекулы какого-нибудь одного или нескольких видов. Причина этого в том, что ферменты связываются со своими субстратами, т.е. теми веществами, на которые они действуют. У фермента имеется активный центр. Форма и химическое строение этого активного центра таковы, что с ним могут связываться только определенные субстраты. Катализируя реакцию, фермент тесно сближает молекулы своих субстратов, так что те части молекул, которым предстоит прореагировать, оказываются друг подле друга. Субстрат, присоединившись к ферменту, несколько изменяется. Фермент может, например, притягивать электроны,

вследствие чего в некоторых связях молекулы субстрата будет возникать напряжение. Это в свою очередь может повышать реакционную способность молекулы (рис. 8.2).

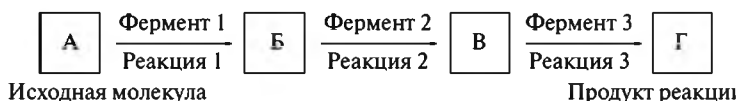


Рис. 8.1. Схема метаболического пути



Рис. 8.2. Последовательность этапов фермент-катализируемой реакции

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 относительно постоянном уровне. Ведущую роль в регуляции играют ферменты, определяющие скорость биохимических реакций. Внутренние мембраны, пронизывая цитоплазму клетки, разделяют ее на многочисленные микроскопические отсеки (*компартменты*). В разных компартментах благодаря локализации определенных ферментов осуществляются соответствующие обменные процессы. Основная роль в обмене веществ принадлежит плазматической мембране, которая в силу избирательной проницаемости обуславливает поступление и удаление веществ.

Для поддержания сложной динамической структуры живой клетки требуется непрерывная затрата энергии. Кроме того, энергия необходима и для осуществления большинства функций клетки (поглощения веществ, двигательных реакций, биосинтеза жизненно важных соеди-

ний и др.). Источником энергии в этих случаях служит расщепление органических веществ в клетке. Совокупность реакций расщепления высокомолекулярных соединений называют *энергетическим обменом (диссимиляцией)*, или катаболизмом. Биологическое окисление органических веществ в клетках в конечном итоге ведет к образованию воды и углекислого газа. Эти процессы протекают ступенчато при участии ряда ферментов и переносчиков электронов. При биологическом окислении около 50% энергии превращается в энергию высокоэнергетических связей АТФ, а также иных молекул — носителей энергии. Оставшиеся 50% энергии превращаются в теплоту, которую организмы могут использовать для поддержания температуры тела выше температуры внешней среды. Процессы биологического окисления идут ступенчато, и электроны перемещаются по нисходящей «лестнице» переносчиков. Широко распространенным конечным акцептором электронов служит кислород. При переходе со «ступеньки» на «ступеньку» выделяется порция энергии, достаточная для образования АТФ из АДФ. При таком ступенчатом переносе электрона выделяется также небольшая порция теплоты, которая успевает рассеиваться во внешней среде, не повреждая чувствительных к нагреванию белков и других веществ клетки.

Органические вещества, расходуемые в процессе диссимиляции, должны непрерывно пополняться либо за счет пищи, как это происходит у животных, либо путем фотосинтеза из неорганических веществ у растений. Образование органических веществ необходимо также для построения органоидов клетки и для создания новых клеток при делении. Реакции синтеза, осуществляющиеся с потреблением энергии, составляют основу *пластического обмена (ассимиляции)*, или *анаболизма* (рис. 8.3). Процессы пластического и энергетического обмена неразрывно связаны между собой. Все синтетические (анаболические) процессы нуждаются в энергии, поставляемой в ходе реакций диссимиляции. Сами же реакции расщепления (катаболизма) протекают лишь при участии ферментов, синтезируемых в процессе ассимиляции.

Опорные точки

- Основной задачей процессов обмена веществ является поддержание постоянства внутренней среды организма (гомеостаза) в непрерывно меняющихся условиях существования.
- Метаболизм складывается из двух взаимосвязанных процессов — ассимиляции и диссимиляции.
- В клетке процессы метаболизма связаны с различными мембранными структурами цитоплазмы.

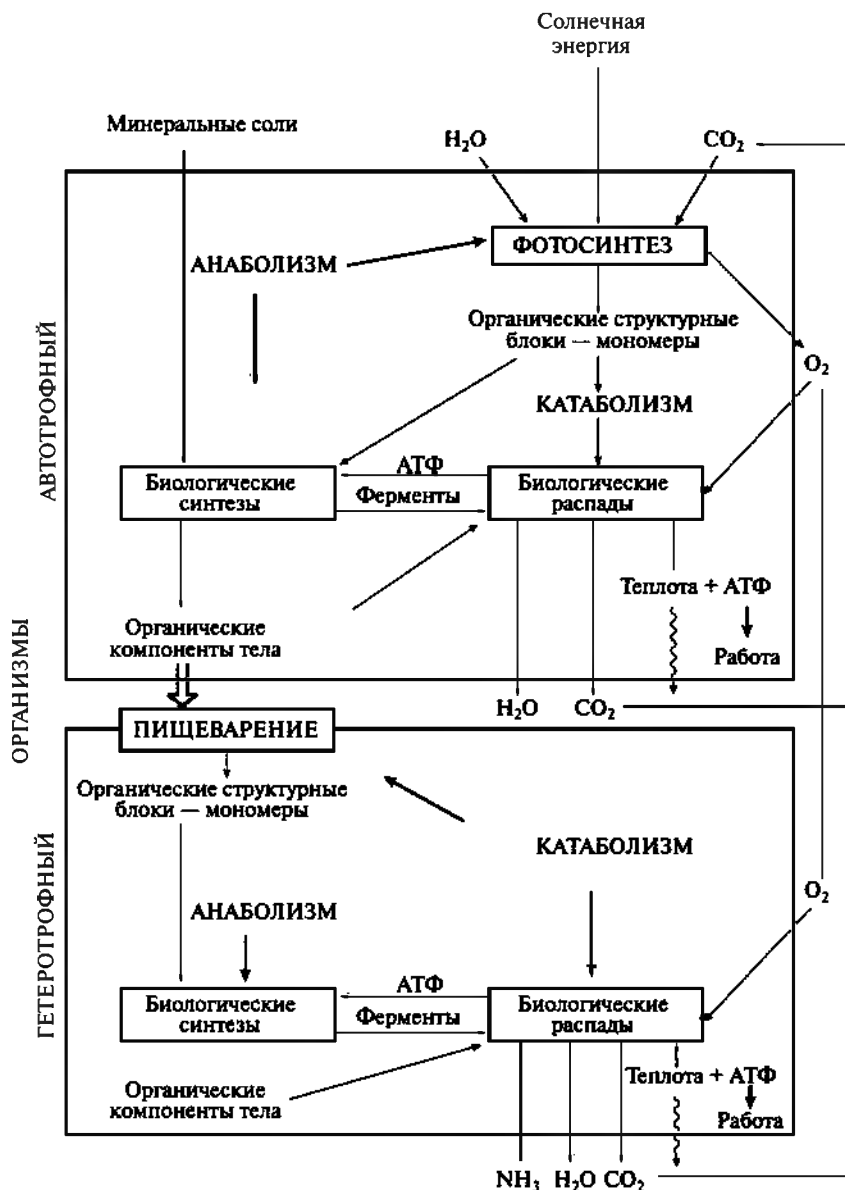


Рис. 8.3. Обмен веществ автотрофных и гетеротрофных организмов

8.1. Энергетический обмен. Дыхание и брожение

Первичным источником энергии организмов является Солнце. Кванты света поглощаются хлорофиллом, содержащимся в хлоропластах зеленых клеток растений, и накапливаются в виде энергии химических связей органических веществ — продуктов фотосинтеза. Гетеротрофные клетки растений и животных получают энергию из различных органических веществ (углеводов, жиров и белков), синтезируемых автотрофными клетками. Живые существа, способные использовать световую энергию, называют *фототрофами*, а энергию химических связей — *хемотрофами*.

Процесс потребления энергии и вещества называется *питанием*. Известны два способа питания: *голозойный* — посредством захвата частиц пищи внутрь тела и *голофитный* — без захвата, посредством всасывания растворенных пищевых веществ через поверхностные структуры организма. Пищевые вещества, попавшие в организм, вовлекаются в процессы метаболизма. *Дыханием* можно назвать процесс, в котором окисление органических веществ ведет к выделению энергии. Внутреннее, тканевое или внутриклеточное дыхание протекает в клетках. Большинство организмов характеризуется *аэробным дыханием*, для которого необходим кислород (рис. 8.4). У *анаэробов*, обитающих в среде, лишенной кислорода (бактерии), или у *аэробов* при его недостатке диссимилиация протекает по типу *брожения* (анаэробного дыхания). Основными веществами, расщепляющимися в процессе дыхания, являются углеводы — резерв первого порядка. Липиды представляют резерв второго порядка, и лишь в том случае, когда запасы углеводов и липидов исчерпаны, для дыхания используются белки — резерв третьего порядка. В процессе дыхания происходит передача электронов по системе взаимосвязанных молекул-переносчиков: потеря электронов молекулой называется *окислением*, присоединение электронов к молекуле (акцептору) — *восстановлением*, освобождающаяся при этом энергия запасается в макроэргических связях молекулы АТФ. Один из наиболее распространенных акцепторов в биосистемах — кислород. Энергия освобождается небольшими порциями, главным образом в электронно-транспортной цепи.

Энергетический обмен, или *диссимилиация*, представляет собой совокупность реакций расщепления органических веществ, сопровождающихся выделением энергии. В зависимости от среды обитания единый процесс энергетического обмена можно условно разделить на несколько последовательных этапов. У большинства живых орга-

низмов — аэробов, живущих в кислородной среде, в ходе диссимиляции осуществляется три этапа: подготовительный, бескислородный и кислородный, в процессе которых органические вещества распадаются до неорганических соединений.

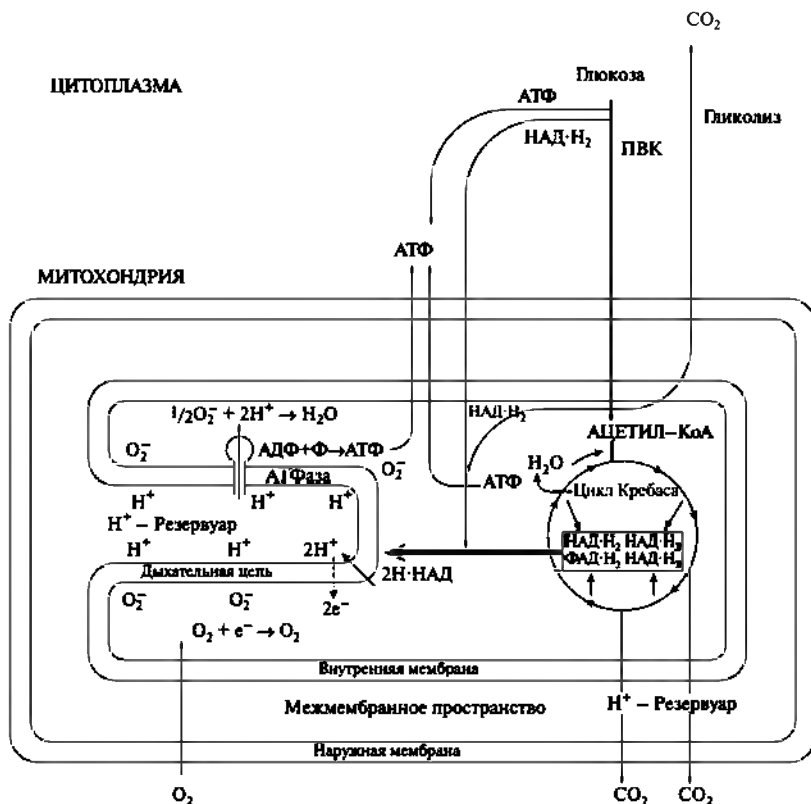


Рис. 8.4. Аэробная диссимиляция

Первый этап. В пищеварительной системе многоклеточных органические вещества пищи под действием соответствующих ферментов расщепляются на простые молекулы: белки — на аминокислоты, полисахариды (крахмал, гликоген) — на моносахариды (глюкозу), жиры — на глицерин и жирные кислоты, нуклеиновые кислоты — на нуклеотиды и т.д. У одноклеточных внутриклеточное расщепление происходит под действием гидролитических ферментов лизосом. В ходе пищеварения выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается.

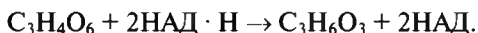
ется в виде тепла, а образовавшиеся небольшие органические молекулы могут подвергнуться дальнейшему расщеплению (диссимиляции) или использоваться клеткой как «строительный материал» для синтеза собственных органических соединений (ассимиляции).

Второй этап — бескислородный, или брожение, осуществляется в цитоплазме клетки. Образовавшиеся на подготовительном этапе вещества — глюкоза, аминокислоты и др. — подвергаются дальнейшему ферментативному распаду без использования кислорода. Основным источником энергии в клетке является глюкоза. Бескислородное, неполное расщепление глюкозы (гликолиз) — многоступенчатый процесс расщепления глюкозы до пировиноградной кислоты (ПВК), а затем до молочной, уксусной, масляной кислот или этилового спирта, происходящий в цитоплазме клетки. В ходе реакций гликолиза выделяется большое количество энергии — 200 кДж/моль. Часть этой энергии (60%) рассеивается в виде теплоты, остальное (40%) используется на синтез АТФ. Продуктами гликолиза являются пировиноградная кислота, водород в форме НАД · Н (никотинамидадениндинуклеотид) и энергия в форме АТФ.

Суммарная реакция гликолиза имеет следующий вид:



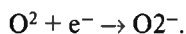
При разных видах брожения дальнейшая судьба продуктов гликолиза различна. В клетках животных, испытывающих временный недостаток кислорода, например в мышечных клетках человека при чрезмерной физической нагрузке, а также у некоторых бактерий происходит молочнокислородное брожение, при котором ПВК восстанавливается до молочной кислоты:



Известное всем молочнокислородное брожение (при скисании молока, образовании сметаны, кефира и т.д.) вызывается молочнокислыми грибами и бактериями. При спиртовом брожении (растения, некоторые грибы, пивные дрожжи) продуктами гликолиза являются этиловый спирт и CO_2 . У других организмов продуктами брожения могут быть бутиловый спирт, ацетон, уксусная кислота и т.д.

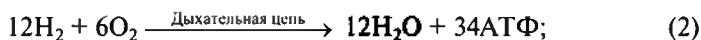
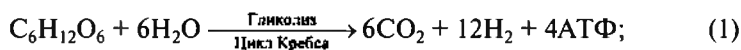
Третий этап энергетического обмена — полное окисление, или аэробное дыхание, происходит в митохондриях. В ходе цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса) от ПВК отщепляется CO_2 , а двухуглеродный остаток присоединяется к молекуле коэнзима А с образованием ацетилкоэнзима А, в молекуле которого запасается энергия

(ацетил-КоА образуется также при окислении жирных кислот и некоторых аминокислот). В последующем циклическом процессе (рис. 8.4) происходят взаимопревращения органических кислот, в результате из одной молекулы ацетилкоэнзима А образуются две молекулы CO_2 , четыре пары атомов водорода, переносимые НАДН₂ и ФАДН₂ (флавинадениндинуклеотидом), и две молекулы АТФ. В дальнейших процессах окисления важную роль играют белки — переносчики электронов. Они транспортируют атомы водорода к внутренней мембране митохондрий, где передают их по цепи встроенных в мембрану белков. Транспорт частиц по цепи переноса осуществляется таким образом, что протоны остаются на внешней стороне мембраны и накапливаются в межмембранном пространстве, превращая его в H^+ -резервуар, а электроны передаются на внутреннюю поверхность внутренней митохондриальной мембраны, где соединяются в конечном итоге с кислородом:



В результате внутренняя мембрана митохондрий изнутри заряжается отрицательно, а снаружи — положительно. Когда разность потенциалов на мембране достигает критического уровня (200 мВ), положительно заряженные частицы H^+ силой электрического поля начинают проталкиваться через канал АТФазы (фермента, встроенного во внутреннюю мембрану митохондрий) и, оказавшись на внутренней поверхности мембраны, взаимодействуют с кислородом, образуя воду. Процесс на этом этапе сопряжен с *окислительным фосфорилированием* — присоединением к АДФ неорганического фосфата и образованием АТФ. Приблизительно 55% энергии запасается в химических связях АТФ, а 45% — рассеивается в виде теплоты.

Суммарные реакции клеточного дыхания:



Энергия, высвобождающаяся при распаде органических веществ, не сразу используется клеткой, а запасается в форме высокоэнергетических соединений, как правило, в форме аденозинтрифосфата (АТФ). По своей химической природе АТФ относится к мононуклеотидам и состоит из азотистого основания аденина, углевода рибозы и трех

остатков фосфорной кислоты, соединяющихся между собой макроэргическими связями (30,6 кДж).

Энергия, высвобождающаяся при гидролизе АТФ, используется клеткой для совершения химической, осмотической, механической и других видов работ. АТФ является универсальным источником энергообеспечения клетки. Запас АТФ в клетке ограничен и пополняется благодаря процессу фосфорилирования, происходящему с разной интенсивностью при дыхании, брожении и фотосинтезе.

Опорные точки

- Метаболизм складывается из двух тесно взаимосвязанных и противоположно направленных процессов: ассимиляции и диссимиляции.
- Подавляющее большинство процессов жизнедеятельности, протекающих в клетке, требуют затрат энергии в виде АТФ.
- Расщепление глюкозы у аэробных организмов, при котором за бескислородным этапом следует расщепление молочной кислоты с участием кислорода, в 18 раз более эффективно с энергетической точки зрения, чем анаэробный гликолиз.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое диссимиляция? Охарактеризуйте этапы этого процесса. В чем заключается роль АТФ в обмене веществ в клетке?
2. Расскажите об энергетическом обмене в клетке на примере расщепления глюкозы.
3. Какие организмы называют гетеротрофными? Приведите примеры.
4. Где, в результате каких преобразований молекул и в каком количестве образуется АТФ у живых организмов?
5. Какие организмы называют автотрофными? На какие группы подразделяют автотрофов?

8.2. Пластический обмен

Пластический обмен, или *ассимиляция*, представляет собой совокупность реакций, обеспечивающих синтез сложных органических соединений в клетке. По типу ассимиляции все клетки делятся на две группы — *гетеротрофные* и *автотрофные*.

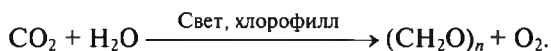
Гетеротрофные клетки нуждаются в поступлении готовых органических соединений: углеводов, белков, жиров. Они не способны их син-

тезировать самостоятельно. Гетеротрофы — это животные, большая часть бактерий, грибы, сапрофиты и паразиты среди некоторых высших растений, а также клетки растений, не содержащие хлорофилла.

Автотрофные клетки самостоятельно синтезируют необходимые для организма органические соединения из CO_2 , NH_3 и H_2O с использованием энергии света (*фотосинтез*) или энергии, выделившейся при окислении неорганических соединений (*хемосинтез*). К автотрофам принадлежат все зеленые растения и некоторые бактерии.

8.3. Фотосинтез

Фотосинтез — синтез органических веществ из неорганических, идущий за счет энергии солнечного излучения. Первичными продуктами фотосинтеза являются растворимые сахара, которые через ряд ферментативных реакций превращаются в запасные вещества в виде крахмала и других полисахаридов или же расходуются клеткой. В процессе фотосинтеза энергия и углерод переводятся в формы, доступные всем организмам. Происходит частичное восстановление углерода и образование углеводов со значительным запасом энергии в химических связях:



Процесс фотосинтеза состоит из *световой* и *темновой* фаз.

Для **световой фазы** необходим свет, происходит она в мембранах тилакоидов с участием встроенных в нее хлорофилла, белков-переносчиков и АТФ-синтетазы (рис. 8.5). Ведущую роль в процессах фотосинтеза играют фотосинтезирующие пигменты, обладающие уникальным свойством — улавливать свет и превращать его энергию в химическую энергию. Кванты света поглощаются электронами в составе молекулы хлорофилла. Эти электроны с большим запасом энергии могут покидать хлорофилл, захватываться переносчиками и передаваться на наружную поверхность мембраны тилакоидов, где накапливаются. Внутри полостей тилакоидов солнечный свет приводит к **фотолизу воды** — разложению воды на ион водорода H^+ и ион гидроксид-иона OH^- . Одновременно с этим ион гидроксид-иона отдает свой электрон e^- хлорофиллу, а возникающие радикалы OH образуют воду и кислород ($4\text{OH} \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$). Образующийся таким образом кислород выделяется зелеными растениями, что в течение многих сотен миллионов лет привело к созданию кислородной атмосферы Земли.

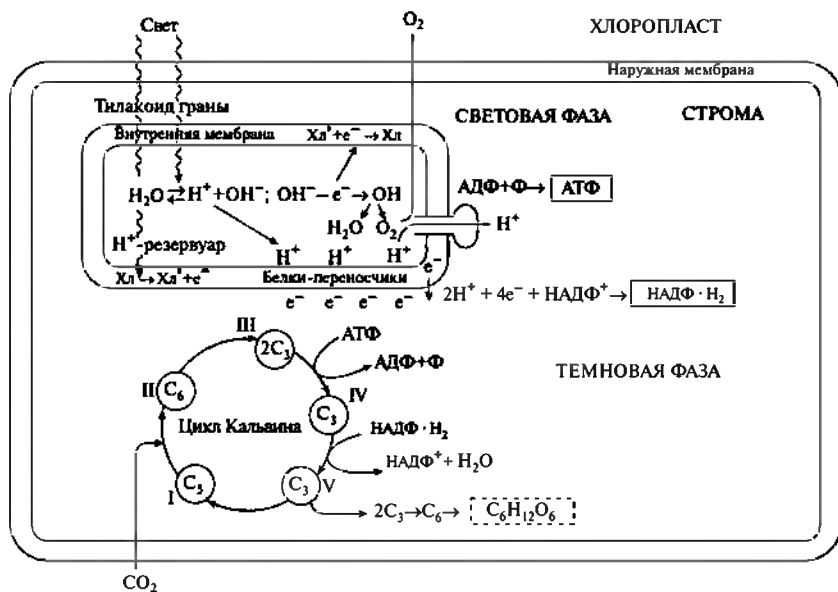


Рис. 8.5. Фотосинтез

Протоны водорода, образовавшиеся при фотолизе воды, не могут проникнуть через мембрану граны и накапливаются внутри нее, создавая и пополняя H^+ -резервуар. В результате внутренняя поверхность мембраны граны заряжается положительно (за счет H^+), а наружная — отрицательно (за счет e^-). По мере накопления по обе стороны мембраны противоположно заряженных частиц нарастает разность потенциалов. При достижении критической величины разности потенциалов сила электрического поля начинает проталкивать протоны через канал АТФ-синтетазы. На выходе из протонного канала создается высокий уровень энергии, которая используется для синтеза из АДФ молекул АТФ. Ионы водорода H^+ , оказавшись на наружной поверхности мембраны тилакоида, встречаются там с электронами, образуя атомарный водород, который идет на восстановление НАДФ. АТФ и НАДФ $\cdot H_2$ транспортируются в матрикс пластид и участвуют в процессах темновой фазы.

Темновая фаза, фотосинтез протекает в матриксе хлоропласта как на свету, так и в темноте и представляет собой ряд последовательных преобразований CO_2 , поступающего из воздуха. В результате из углекислого газа и воды при участии АТФ и НАДФ $\cdot H_2$ образуются орга-

нические молекулы моносахаридов, которые превращаются в крахмал и запасаются растениями. В процессе фотосинтеза кроме глюкозы синтезируются мономеры других органических соединений — аминокислоты, глицерин и жирные кислоты. Благодаря процессу фотосинтеза хлорофиллсодержащие клетки обеспечивают себя и все живое на Земле необходимыми органическими веществами и кислородом.

8.4. Хемосинтез

Хемосинтез — процесс синтеза органических соединений из неорганических с использованием энергии окисления неорганических веществ, например водорода, серы, железа, сероводорода, аммиака, нитритов. Осуществляют хемосинтез различные виды бактерий. Железобактерии окисляют Fe^{2+} до Fe^{3+} , бесцветные серобактерии — элементарную серу до серной кислоты, нитрифицирующие — аммиак, сначала до азотистой, затем до азотной кислоты. Энергия, образующаяся при окислении, запасается бактериями в форме АТФ и в дальнейшем используется для синтеза с участием CO_2 органических соединений, что сходно с реакциями темновой фазы фотосинтеза. Хемосинтезирующие бактерии играют очень важную роль в биосфере. Они участвуют в накоплении в почве минеральных веществ, повышают плодородие почвы, способствуют очистке загрязнений среды.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое ассимиляция и диссимиляция?
2. Чем характеризуются основные этапы энергетического обмена?
3. Чем отличается дыхание от брожения?
4. Какую роль играют митохондрии в процессе дыхания?
5. В чем преимущества процесса дыхания?
6. Что такое автотрофная и гетеротрофная ассимиляция?
7. Что такое фотосинтез?
8. Из каких двух фаз состоит фотосинтез?
9. Какие организмы способны к фотосинтезу?
10. Каково значение фотосинтеза?
11. Что такое хемосинтез? Что отличает его от фотосинтеза? В чем сходны эти процессы?
12. Что такое биологические макромолекулы и какова их роль в обеспечении процессов метаболизма в живых организмах?

13. Каков механизм образования свободного кислорода в результате фотосинтеза у зеленых растений? Раскройте биологическое и экологическое значение этого процесса.
14. Какие типы питания организмов вам известны? Какие организмы называют автотрофными? Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза.
15. Почему в результате фотосинтеза у зеленых растений в атмосферу выделяется свободный кислород?
16. Как вы считаете, можно ли повысить эффективность фотосинтеза?
17. Напишите реакции световой и темновой фаз фотосинтеза. Обозначьте пути переноса электронов и протонов.
18. Охарактеризуйте различные реакции бескислородного расщепления глюкозы у анаэробных и аэробных организмов.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ КЛЕТОК

Основой жизнедеятельности и развития всех живых форм является клетка. Репликация ДНК и последующее деление клеток играет важную роль в жизнедеятельности организмов. Размножение (пролиферация) клеток обуславливает процессы роста и формирования многоклеточных организмов, дифференцировки, обновления и регенерации (восстановления) их тканей. Согласно одному из положений клеточной теории, автором которого является Р. Вирхов, клетка может появиться только в результате деления себе подобной. Одноклеточные организмы размножаются также делением.

Непрерывность живого базируется на репродукции клеток. В размножении одноклеточных деление клетки воспроизводит новые организмы. Благодаря клеточному делению осуществляется воспроизведение многоклеточных организмов. Развитие организмов, размножающихся половым путем, начинается с одной оплодотворенной клетки (зиготы). В дальнейшем для поддержания структуры и нормального функционирования тканей и органов необходимо производить новые клетки на смену старым. Например, в организме человека, состоящем приблизительно из 10^{13} клеток, каждую секунду должны делиться несколько миллионов из них. Пролиферация (размножение) клеток обеспечивает рост и развитие многоклеточных организмов, обновление и регенерацию (восстановление) их тканей.

9.1. Жизненный цикл клетки

Период существования клетки, или *жизненный цикл*, начинается с момента ее появления в результате деления материнской клетки и может быть завершен ее собственным делением или гибелью (рис. 9.1).

Он может включать подготовку клетки к делению и само деление (*митотический цикл*), а также процессы, связанные с дифференцировкой и специализацией клеток на выполнении разнообразных функций в организме. В течение развития многоклеточного организма клетки размножаются, формируют ткани и органы многоклеточного организма, могут служить источником пополнения гибнущих в организме клеток. Клетки растут, а также выполняют специфические функции. В различных тканях и органах позвоночных и человека клетки имеют неодинаковую способность к делению и характеризуются разной судьбой. В зависимости от митотической активности составляющих их клеток различают *обновляющиеся, растущие и стабильные ткани*.

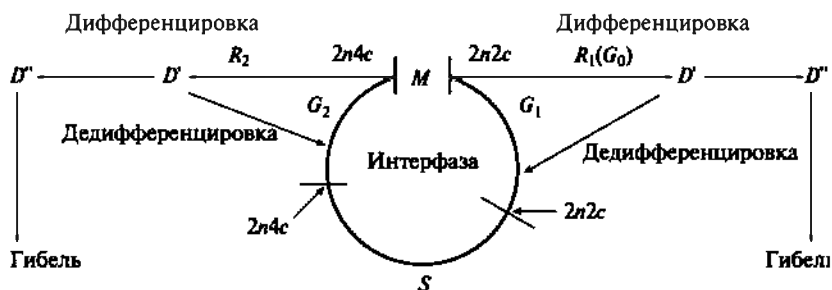


Рис. 9.1. Жизненный цикл клетки

В **обновляющихся** тканях, к которым относятся, например, эпителий желудочно-кишечного тракта, красный костный мозг, эпидермис кожи, многие клетки делятся митозом, что позволяет осуществлять быструю замену погибающих клеток за счет нового клеточного поколения. В этих тканях до 80% клеток постоянно находятся в митотическом цикле, их жизненный цикл фактически совпадает с митотическим. Такие клетки составляют фракцию роста. Часть из них является *стволовыми клетками*, обладающими способностью дифференцироваться в различных направлениях. Остальные клетки выходят из цикла, дифференцируются и приступают к выполнению специфических функций.

Основная популяция клеток **растущих** тканей существует в течение всей жизни, однако среди них есть способные к митотическому делению. В результате их размножения может наблюдаться увеличение органа. К таким органам можно отнести почки, печень, некоторые железы и др. В них только 5—10% клеток непрерывно делятся, а другие

выходят из митотического цикла либо до, либо после митоза и дифференцируются. В случае потери тканью клеток вследствие травмы или заболевания часть этих специализированных клеток обратимо может утратить черты (дедифференцироваться), позволяющие выполнять специфические функции, вернуться в митотический цикл и делиться. В результате их размножения может наблюдаться увеличение органа.

Стабильные ткани характеризуются отсутствием делящихся клеток. Клетки нервной и поперечно-полосатой мышечной ткани практически не делятся после рождения организма, существуют в течение жизни, претерпевая возрастные изменения. Некоторые биологи полагают, что среди клеток стабильных тканей существует небольшая группа не делящихся, но и не дифференцированных стволовых клеток. В экспериментальных условиях их удастся стимулировать к делению и последующей специализации.

9.2. Клеточный цикл

Существует несколько механизмов деления клеток. Среди них деление надвое, при котором путем образования перетяжки родительская клетка делится на две дочерние. Такой способ наблюдается у бактерий, сине-зеленых водорослей. Основным механизмом деления клеток является митоз, с помощью которого пролиферируют соматические клетки всех многоклеточных организмов, а также осуществляется репродукция некоторых одноклеточных, например простейших, зеленых и бурых водорослей. В результате митотического деления образуются дочерние клетки, генетически идентичные материнским, т.е. они имеют хромосомный набор, по количеству и качеству содержащейся в нем информации являющийся точной копией материнского. *Совокупность процессов, происходящих в клетке от одного деления до другого, в результате которого образуются из одной материнской две дочерние клетки новой генерации, называется клеточным (митотическим) циклом.* Митотический цикл включает *интерфазу* (подготовку к делению) и *само деление*. В ходе митотического цикла наблюдаются изменения степени компактизации генетического материала. Хромосомы эукариот состоят из хроматина (комплекса ДНК и белков, см. параграф 5.4). Белки хроматина — гистоны образуют нуклеосомы, с которыми связывается молекула ДНК. Каждая хромосома содержит молекулу ДНК, содержащую от нескольких сотен до нескольких тысяч

генов. Суммарная длина всех молекул ДНК типичной клетки человека составляет около 2 м. Во время деления хроматин компактизуется (молекулы ДНК спирализуются), образуя короткие (несколько мк) хромосомы (рис. 9.2). Таким образом, особенности строения хроматина зависят от функций, которые он выполняет. Хромосомы в митозе обеспечивают равномерное распределение наследственной информации между дочерними клетками, в интерфазу могут осуществляться процессы репликации и транскрипции ДНК.

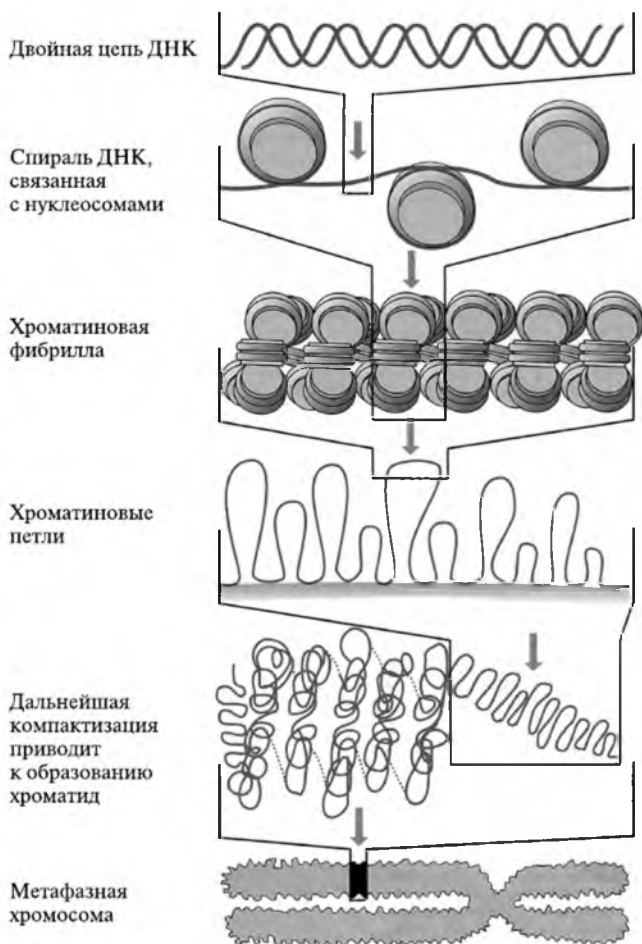


Рис. 9.2. ДНК в метафазной хромосоме

9.2.1. Интерфаза

Новые клетки, образовавшиеся в результате митоза, мелкие, не имеют полностью сформированной структуры и не могут сразу осуществить новое деление. Они вступают в *постмитотический* (*пре-синтетический*), или G_1 -, *период*, который следует сразу за делением. В этом периоде молодые клетки увеличивают свой объем, восстанавливают структуру ядра и цитоплазмы. В клетке активно протекают синтетические процессы, накапливаются РНК и белки, а также могут запасаться предшественники ДНК, ферменты ее синтеза, энергия в виде АТФ и др. G_1 — самый продолжительный период интерфазы (у разных видов клеток млекопитающих может длиться от 2—3 ч до нескольких суток). В это время в клетке идет образование органоидов, синтезируются все типы РНК, образуются структурные и функциональные белки. Клетка растет, накапливает энергию и вещества для последующего удвоения ДНК. Клетки в этот период имеют диплоидный набор хромосом $2n2c$ (n — гаплоидное число хромосом). Каждая хромосома содержит одну молекулу ДНК (c — количество ДНК в гаплоидной клетке).

Синтетический период (S) обычно длится 6—10 ч. В это время происходит репликация (удвоение ДНК, см. параграф 7.1), клетка синтезирует белки хроматина, происходит удвоение центриолей. К концу S -периода хромосомы состоят из двух идентичных молекул ДНК (двух хроматид). Суммарное количество ДНК в ядре увеличивается вдвое, и формула клетки приобретает вид $2n4c$.

Постсинтетический, или *премитотический*, *период* (G_2) длится около 2—5 ч. В это время активно синтезируется белок микротрубочек тубулин, используемый для формирования веретена деления, накапливается энергия для предстоящего деления. Количество генетического материала остается неизменным — $2n4c$.

9.2.2. Митоз

В результате митоза образуются дочерние клетки, генетически идентичные материнской (рис. 9.3). Это обеспечивается редупликацией ДНК в S -периоде интерфазы, а также расхождением хроматид в анафазе митоза с последующим разделением материнской клетки на две дочерние клетки. Митозом делятся соматические клетки многоклеточных организмов, а также осуществляется репродукция некоторых одноклеточных эукариот.

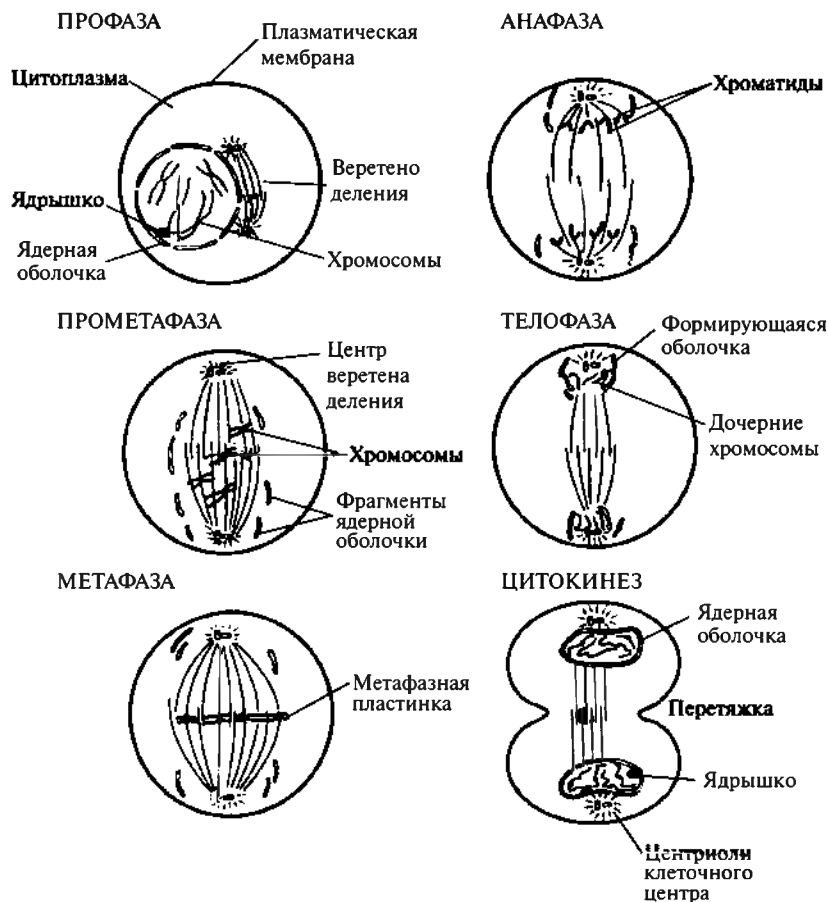


Рис. 9.3. Фазы митоза

Митоз начинается с деления ядра (*кариокинез*), затем следует деление цитоплазмы (*цитокинез*). Митоз подразделяют на четыре последовательные, сменяющие одна другую фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

В **профазе** осуществляется спирализация ДНК, хроматиды укорачиваются и утолщаются. Каждая хромосома содержит две идентичные хроматиды, соединенные во многих местах с помощью специальных белков (*2n4c*). Центриоли расходятся к полюсам клетки, и от них начинается сборка тубулиновых микротрубочек, формирующих верете-

но деления. Ядерная оболочка распадается на отдельные мелкие фрагменты, ядрышко постепенно исчезает.

Спирализация хромосом в **метафазу** достигает максимума. Они выстраиваются в экваториальной плоскости клетки, образуя метафазную пластинку. К центромерным областям хромосом прикрепляются нити веретена деления от обоих полюсов клетки. Постепенно в хромосомах разрушаются связывающие хроматиды белки.

В **анафазу** хроматиды теряют связь друг с другом и начинают расходиться к полюсам клетки. Движение хромосом обеспечивает изменение длины микротрубочек и участие специализированных белков. Хроматиды каждой хромосомы расходятся к противоположным полюсам и представляют собой дочерние хромосомы. Каждая хромосома содержит одну молекулу ДНК (**4n4c**).

На стадии **телофазы** начинается деспирализация хромосом. В телофазе группы дочерних хромосом, достигшие полюсов клетки, окружаются ядерными мембранами, в каждом из вновь образованных ядер начинают образовываться ядрышки. Постепенно распадаются нити ахроматинового веретена, происходит деление цитоплазмы (цитотомия) путем образования перетяжки, разделяющей материнскую клетку на две дочерние. В каждой из них находится диплоидный набор деспирализованных хромосом, содержащих по одной молекуле ДНК каждая, т.е. генетический набор клетки — **2n2c**.

Таким образом, митоз является механизмом, обеспечивающим постоянство кариотипа в ряду поколений клеток. Продолжительность фаз митоза определяется многими факторами — типом ткани, состоянием организма, внешними факторами — и может колебаться от нескольких минут до многих часов.

В некоторых случаях в клетках наблюдается увеличение генетического материала, которое осуществляется на основе митотического цикла и позволяет клеткам интенсифицировать обмен веществ, повысить уровень функционирования. К таким процессам относятся *эндомитоз* и *политения*. Эндомитоз — в клетке происходит удвоение числа хромосом, за которым не следует деления ядра и самой клетки. Эндомитоз встречается в клетках интенсивно функционирующих органов, например печени. При политении увеличение количества генетического материала достигается многократной репликацией ДНК в составе хромосомы. Хромосомы достигают гигантских размеров, содержат иногда более 1 тыс. молекул ДНК, но общее их число при этом остается диплоидным. Такие политенные хромосомы обнаруживаются в слюнных железах комара и других представителей двукрылых.

9.2.3. Регуляция митотического цикла

Деление клеток — биологический процесс, лежащий в основе размножения и индивидуального развития всех живых организмов. В разные периоды индивидуального развития действуют разнообразные механизмы, обеспечивающие рост и поддержание клеточного состава тканей и органов организма. Вступление клеток в митотический цикл, прохождение его фаз, выход из митотического цикла, дифференцировка, функционирование в составе тканей, гибель находятся под контролем организма и могут зависеть от различных воздействий. В разные периоды индивидуального развития организма действуют различные механизмы, обеспечивающие рост и поддержание клеточного состава тканей. Поддержание клеточного состава организма достигается балансом между *репродукцией клеток* каждой ткани и генетически запрограммированной гибелью клеток — *апоптозом*.

Ученые, занимающиеся изучением пролиферации клеток, придают большое значение регуляции митотического цикла. Установлено, что закономерная последовательность смены периодов митотического цикла обусловлена активностью генов и осуществляется при взаимодействии специализированных белков — *циклинов* и *циклин-зависимых киназ*. Циклин-зависимые киназы фосфорилируют (переносят остаток фосфорной кислоты с АТФ) на определенные белки, вовлеченные в соответствующую фазу цикла, и таким образом активируют или ингибируют их, определяя смену фаз клеточного цикла. Молекула циклин-зависимой киназы сама по себе неактивна. Для ее активации требуется связывание с ней циклина.

Существует несколько разных циклинов и циклин-зависимых киназ, их концентрация в клетке в течение митотического цикла изменяется циклическим образом. При этом могут быть разные сочетания циклинов и циклин-зависимых киназ; и каждое такое сочетание характерно для строго определенной фазы цикла. В таких комплексах киназа выполняет каталитическую роль, а циклин — регуляторную, они контролируют вступление и переход клетки из одного периода митотического цикла в другой.

В ходе митотического цикла в клетках не только происходят соответствующие процессы, но и осуществляется контроль за их результатом. Наиболее существенным является состояние генетического материала. Для этого в цикле существует несколько контрольных точек. В контрольной точке G_1 -периода могут обнаруживаться двухцепочечные разрывы молекул ДНК, неправильное распределение хромосом или разрушение системы микротрубочек. В контрольной точке

S-периода имеет значение наличие нуклеотидов, правильность репликации ДНК. В контрольной точке G_2 -периода выявляются незавершенность репликации каких-либо участков хромосом либо крупные повреждения ДНК. В контрольной точке метафазы осуществляется контроль правильной сборки веретена деления. В зависимости от состояния генетического аппарата клетки могут:

- перейти к следующей фазе цикла;
- задержаться в текущей стадии митотического цикла для исправления обнаруженных нарушений (если такое возможно);
- включить механизмы *апоптоза* (программируемой клеточной гибели), если нарушения неисправимы.

В большинстве случаев хромосомных повреждений центральную роль в остановке клеточного цикла играет белок p53. Он синтезируется в клетке постоянно, но очень быстро разрушается. Двухцепочечные разрывы ДНК узнает фермент ДНК-зависимая протеинкиназа. Она фосфорилирует белок p53, он становится активным. Активный p53 является транскрипционным фактором для гена белка p21, который является ингибитором всех комплексов циклин-циклинкиназа. По этой причине происходит остановка клеточного цикла. При значительном повреждении хромосом длительная активность p53 начинает стимулировать как транскрипционный фактор группу генов, запускающих апоптоз.

Защитные механизмы клеток (ферменты репарации ДНК, контроль за процессами митоза, апоптоз и др.) не являются стопроцентными. При определенных условиях возможно образование клеток с дефектным генотипом. В клетке может оказаться несбалансированный набор хромосом (в случае нерасхождения хромосом за счет нарушения веретена деления); могут образовываться полиплоидные клетки (в результате неразделения цитоплазмы); кроме того, в клетке могут присутствовать различные мутации.

В процессе *апоптоза* в клетке включаются специальные энергозависимые механизмы самоуничтожения, которые осуществляют генетически контролируемое разрушение компонентов клетки. Поврежденные клетки распадаются на фрагменты и фагоцитируются соседними клетками. С помощью апоптоза осуществляется регуляция количества клеток в той или иной ткани. Посредством апоптоза организм избавляется от лишних и «отработавших» клеток, например во время эмбрионального развития, при формировании нервной системы и при иммунном ответе. Путем апоптоза разрушаются измененные клетки при опухолевой трансформации, вирусной инфекции или необратимом повреждении ДНК в случае облучения. В случае модифицирования генов, ответственных за процессы клеточного деления,

клетка может потерять контроль над делением и превратиться в опухоль. К онкогенезу могут иметь отношение 120—150 генов человека и некоторое количество вирусных генов.

Опорные точки

- Клетки многоклеточного организма отличаются по особенностям и продолжительности жизненного цикла.
- Часть клеток фракции роста ткани являются стволовыми и сохраняют потенции к специализации в различных направлениях.
- Главным событием интерфазы является редупликация ДНК.
- В процессе митоза происходит точное и равномерное распределение хромосомного материала между дочерними клетками.
- Митотическое деление растительных клеток протекает без участия клеточного центра.
- В результате митотического деления образуются генетически идентичные дочерние клетки.
- Поддержание структурного гомеостаза обеспечивается балансом между репродукцией клеток и их гибелью.
- Регуляция интенсивности размножения клеток и запрограммированной клеточной гибели осуществляется нервной, эндокринной, тканевыми и внутриклеточными регуляторными системами.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое жизненный цикл клетки?
2. Дайте определение митотического цикла клетки.
3. Расскажите, как осуществляется синтез ДНК.
4. Опишите процесс митоза.
5. Дайте определение митоза и сформулируйте его биологическое значение.
6. В чем заключается биологический смысл митоза?
7. Охарактеризуйте биологический смысл запрограммированной клеточной гибели — апоптоза.
8. Как осуществляется движение хромосом в анафазе и что общего во всех двигательных реакциях живого организма?
9. В чем заключается биологический смысл различий в течение митотического цикла клеток разных тканей многоклеточного организма?
10. Раскройте сущность и биологическое значение размножения клеток путем митоза.
11. Каков биологический смысл генетической однородности клеток многоклеточного организма?

12. Как соотносятся образование новых клеток в результате митоза и запрограммированная гибель клеток в разные периоды индивидуального развития?

9.3. Мейоз

Мейоз (от греч. «мейозис» — уменьшение) — особый тип клеточного деления, приводящий к уменьшению числа хромосом (гаплоидности) и возникновению новых комбинаций наследственного материала в гаметах и спорах. Мейоз состоит из двух последовательных делений, которым предшествует однократная редупликация ДНК в интерфазе перед первым делением. Интерфаза перед вторым делением мейоза практически отсутствует, и деления быстро следуют одно за другим. В каждом из делений мейоза различают те же четыре стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу, которые характерны для митоза, но отличаются рядом особенностей (рис. 9.4).

Мейоз I (первое редукционное мейотическое деление) приводит к уменьшению вдвое числа хромосом. В результате из одной диплоидной клетки ($2n$) образуются две клетки с гаплоидным набором хромосом (n).

Профаза первого деления мейоза наиболее продолжительна и сложна. Помимо типичных для профазы митоза процессов спирализации ДНК и образования веретена деления в профазе I происходят два важных в биологическом отношении события: *конъюгация* гомологичных хромосом и *кроссинговер*.

Конъюгация — это процесс тесного сближения соответствующих пар материнских и отцовских гомологичных хромосом. Такие спаренные хромосомы образуют *биваленты* и удерживаются в его составе с помощью специальных белков. Поскольку каждая из хромосом состоит из двух хроматид, бивалент включает четыре хроматиды и называется также *тетрадой*. В профазе I число бивалентов соответствует гаплоидному набору. После конъюгации формула клетки приобретает вид $n4c$.

В некоторых местах бивалента хроматиды конъюгированных хромосом перекрещиваются и обмениваются соответствующими участками. Такой процесс обмена фрагментами гомологичных хромосом называется *кроссинговером*. Он обеспечивает образование новых комбинаций отцовских и материнских генов в хромосомах будущих гамет. К концу профазы I степень спирализации хромосом возрастает, хромосомы становятся хорошо различимыми.

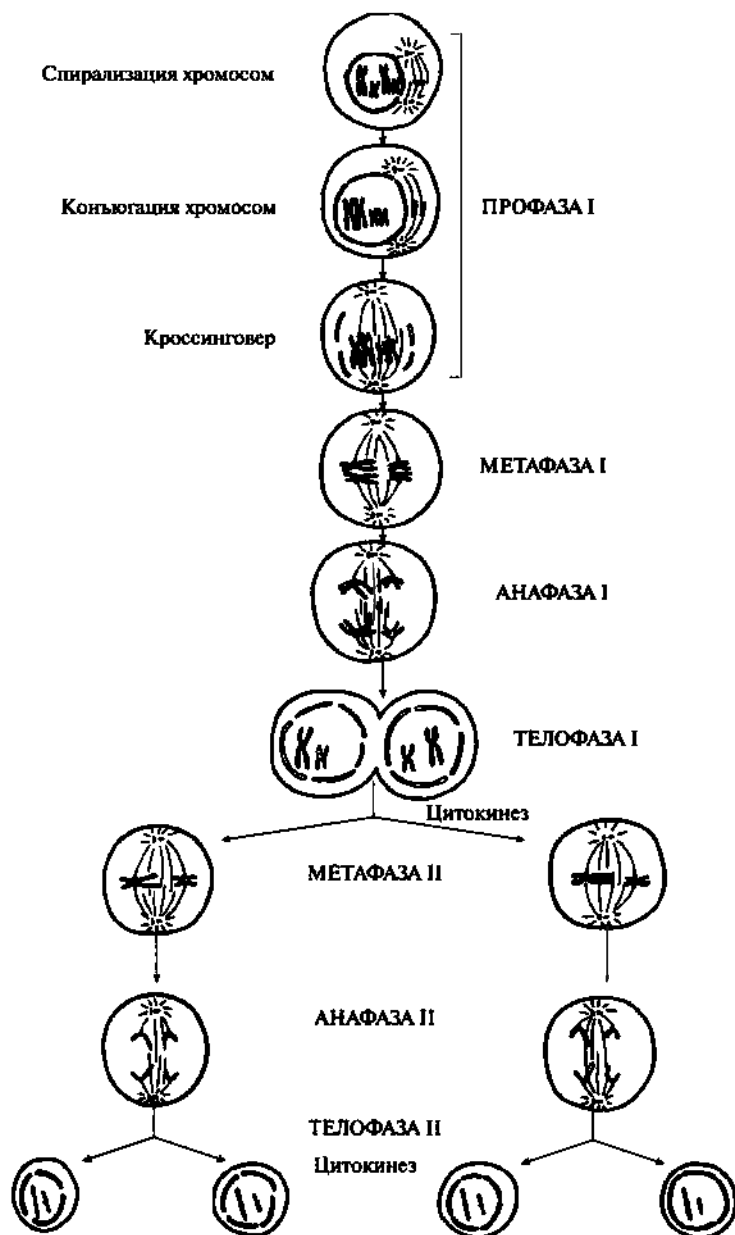


Рис. 9.4. Первое и второе деления мейоза. Показаны две пары гомологичных хромосом

Ядерная оболочка разрушается, ядрышки исчезают, центриоли расходятся к полюсам, формируется веретено деления, и биваленты направляются к плоскости экватора клетки.

В **метафазе первого деления мейоза** завершается формирование веретена деления. Нити веретена деления от каждого полюса прикрепляются к центромере одной из хромосом бивалента, биваленты устанавливаются в плоскости экватора клетки.

В **анафазе первого деления мейоза** под действием нитей веретена гомологичные хромосомы отходят друг от друга, направляясь к противоположным полюсам клетки. В результате у каждого из полюсов клетки формируется гаплоидный набор хромосом, содержащий по одной хромосоме из каждого бивалента. В составе каждой хромосомы имеются две хроматиды. В анафазе I хромосомы каждой пары расходятся независимо от других пар, обеспечивая образование самых различных комбинаций отцовских и материнских хромосом в гаплоидном наборе будущих гамет. Число таких комбинаций соответствует формуле 2^n , где n — число пар гомологичных хромосом.

Таким образом, кроссинговер и независимое расхождение гомологичных хромосом в мейозе обеспечивают:

- редукцию числа хромосом;
- возникновение новых комбинаций наследственного материала

в гаметах.

В **телофазе первого деления мейоза** происходит формирование клеток, ядра которых имеют гаплоидный набор хромосом и удвоенное количество ДНК, поскольку каждая хромосома состоит из двух хроматид. Клетки, образующиеся в результате мейоза I, имеют формулу $n2c$ и после короткой интерфазы приступают к следующему делению.

Мейоз II (второе мейотическое деление) протекает как типичный митоз (см. рис. 9.4), но отличается тем, что вступающие в него клетки содержат гаплоидный набор хромосом. В результате такого деления каждая двуххроматидная хромосома в анафазу II разделяется на хроматиды, или дочерние хромосомы (nc).

Следовательно, после двух делений мейоза из одной клетки с диплоидным набором хромосом ($2n4c$) образуются четыре клетки с гаплоидным набором хромосом (nc). Биологическое значение мейоза заключается в образовании клеток с редуцированным набором хромосом и поддержании постоянства кариотипа в ряду поколений организмов, размножающихся половым путем. Мейоз служит основой

комбинативной изменчивости, обеспечивая генетическое разнообразие гамет благодаря процессам кроссинговера, расхождения и комбинаторики отцовских и материнских хромосом. Изменения структуры хромосом вследствие неравного кроссинговера, нарушение расхождения всех или отдельных хромосом в анафазе I и хроматид в анафазе II мейотических делений приводят к образованию аномальных гамет и могут служить основой наследственных заболеваний человека, обусловленных нарушением структуры или числа хромосом (см. параграф 14).

Вопросы и задания для повторения

1. Каково биологическое значение мейоза?
2. Как клетка готовится к делению?
3. Чем объяснить, что образующиеся в результате митоза клетки идентичны материнской клетке?
4. Каков механизм обеспечения упорядоченного распределения хромосом между дочерними клетками?
5. Какие функции жизни обеспечиваются делением клеток?
6. Что такое гаметогенез? Какие периоды выделяют в ходе этого процесса? В чем заключаются особенности овогенеза по сравнению со сперматогенезом?
7. Что такое мейоз? Какое место он занимает в процессе гаметогенеза?
8. В чем заключается биологическое значение мейоза как особой формы клеточного деления, каковы его отличия от митоза?
9. Какие события в мейозе обеспечивают уменьшение числа хромосом в гаметах вдвое по сравнению с соматическими клетками?
10. Что такое конъюгация? В чем биологическое значение этого процесса?
11. Какие механизмы обуславливают генетическое разнообразие гамет, образуемых организмом?
12. Что такое кроссинговер? Когда он происходит? В чем биологическое значение кроссинговера?
13. Каковы основные особенности анафазы I мейоза? Каково биологическое значение событий, происходящих в этой фазе?
14. В митоз вступила двуядерная клетка печени человека с диплоидными ядрами. Какое количество хромосом будет иметь эта клетка в метафазе при формировании единого веретена деления и дочерних ядер в телофазе митоза?
15. Сколько бивалентов образуется в профазе первого деления мейоза в клетке с диплоидным набором, равным 46 хромосомам, 48 хромосомам, восьми хромосомам?

16. Схематично изобразите конъюгацию гомологичных хромосом с последовательностями аллельных генов *AbcDEF* * *Hi* и *ABCdef* * *hI* (* обозначены центромеры гомологичных хромосом).
17. Между двумя соседними хроматидами гомологичных хромосом с последовательностями генов *AB*cd* и *ab*CD* произошел кроссинговер. Разрыв хроматид соответствует области между *C* (*c*) и центромерой. Схематически изобразите последовательность генов в рекомбинантных гомологичных хромосомах в составе бивалента.
18. Сколько бивалентов образуется в профазе первого деления мейоза человека ($2n = 46$ хромосом), собаки ($2n = 78$ хромосом), тритона ($2n = 24$ хромосомы), сазана ($2n = 104$ хромосомы), шимпанзе ($2n = 48$ хромосом)?

Глава 10

РАЗМНОЖЕНИЕ ОБЕСПЕЧИВАЕТ НЕПРЕРЫВНОСТЬ И ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ ЖИЗНИ

Жизненный цикл включает все стадии развития организма и при половом размножении характеризуется чередованием *диплоидной* и *гаплоидной* стадий развития.

Гаметы несут гаплоидный набор хромосом. Образующиеся в результате оплодотворения зигота и соматические клетки, строящие ткани и органы многоклеточного организма, — диплоидны. *Оплодотворение, митотические деления* соматических клеток и *мейоз* половых клеток необходимы для смены поколений вида (рис. 10.1).

Размножение организмов обеспечивает возможность воспроизводить себе подобных представителей того же вида. В процессе размножения особи родительского поколения передают потомкам наследственную информацию, обеспечивающую воспроизведение у них признаков как конкретных родителей, так и вида, к которому они принадлежат. Благодаря размножению осуществляются смена и материальная преемственность поколений. В ходе размножения создаются уникальные комбинации наследственного материала у потомков и закрепляются возникающие у отдельных особей наследственные изменения. Это обуславливает генетическое разнообразие особей в пределах вида и служит основой для изменчивости вида и дальнейшей его эволюции. Таким образом, размножение, а точнее, смена поколений служит непременным условием поддержания во времени биологических видов и жизни как таковой. Существуют различные формы размножения, но все они могут быть объединены в два типа — *бесполое* и *половое*.



Рис. 10.1. Жизненный цикл человека

10.1. Бесполое размножение

Бесполое размножение характеризуется тем, что особи нового поколения развиваются из клеток тела (соматических клеток) одной родительской особи. Оно является более древней формой размножения, возникшей в процессе развития жизни раньше полового. Наиболее широко бесполое размножение распространено среди бактерий, простейших грибов и растений, а также встречается и у кишечнополостных, губок и червей. Основным клеточным механизмом бесполого размножения является митоз, особи дочернего поколения оказываются точными копиями родительского организма. Бесполое размножение обеспечивает увеличение численности особей данного вида, воспроизведение большого количества генетически идентичных особей. Новые признаки у таких организмов появляются только в результате мутаций. Видами бесполого размножения являются *спорообразование* и *вегетативное размножение*.

У водорослей, мхов, папоротников, грибов и некоторых одноклеточных животных на определенной стадии жизненного цикла может происходить *спорообразование*. Споры — мелкие гаплоидные клетки, покрытые плотной оболочкой и устойчивые к действию неблагоприятных факторов внешней среды. Большинство спор неподвижны и расселяются во внешней среде пассивно. Некоторые водоросли и грибы образуют подвижные зооспоры. Споры служат не только для размножения, но и для расселения и переживания неблагоприятных условий. При возникновении благоприятных условий споры прорастают, давая начало новому организму.

У одноклеточных растений и животных бесполое размножение осуществляется путем деления. Ядро один или несколько раз делится митозом с образованием двух или большего числа дочерних ядер, каждое из которых окружается цитоплазмой и формирует самостоятельный организм.

Размножение при помощи частей материнского организма называют вегетативным размножением. Вегетативное размножение распространено среди растений, у которых оно происходит частями вегетативных органов или за счет видоизменений вегетативных органов (усов, луков, корневищ, клубней и др.).

К вегетативному размножению относят *почкование*. У дрожжевых грибов и кишечнополостных от родительской особи отделяется небольшой участок тела — *почка*, из которой впоследствии развивается новый организм. У морских гидроидных и коралловых полипов многократно почкующиеся особи не отделяются от материнского организма, формируя *колонии*.

У многоклеточных животных бесполое размножение осуществляется путем деления тела на две части (медузы, кольчатые черви) или же путем *фрагментации* тела на несколько частей (плоские черви, иглокожие).

Опорные точки

- Бесполое размножение возникло в процессе эволюции раньше полового.
- В основе всех форм бесполого размножения растений и животных лежит митотическое деление клеток.
- Бесполое размножение характерно для растений и большинства беспозвоночных животных.

Вопросы и задания для повторения

1. У каких организмов встречается бесполое размножение?
2. Какие формы бесполого размножения вам известны? Приведите примеры.

3. Почему при бесполом размножении потомки генетически сходны?
4. В каких случаях при бесполом размножении отдельные особи отличаются от родительских?
5. Каково биологическое значение бесполого размножения?

10.2. Половое размножение

Особенностью полового размножения является объединение в гено-типе (совокупности генов диплоидного организма) гаплоидных наборов мужских и женских гамет обоих родителей. Это обуславливает новые комбинации генетической информации потомков. Таким образом, образуемые в результате *оплодотворения* организмы отличаются друг от друга по генотипу, признакам, свойствам, характеру приспособленности к условиям обитания. В результате в процессе отбора повышаются возможности организмов к приспособлению к условиям окружающей среды, что позволяет считать половое размножение биологически более прогрессивным, чем бесполое. Половое размножение возникло около 3 млрд лет назад и характерно для всех крупных групп ныне существующих организмов.

У некоторых видов организмов (пчел, дафний, некоторых видов муравьев, амфибий и др.) встречается особая форма полового размножения — без оплодотворения, при которой женские половые клетки развиваются во взрослый организм. Организм развивается при этом на основе генетической информации одного из родителей. Такую форму полового размножения называют *партеногенезом* (у растений — *апомиксисом*). Хотя партеногенетическое размножение не предусматривает слияния мужских и женских гамет, партеногенез все же считается половым размножением, так как организм развивается из половой клетки. Партеногенез обеспечивает быстрый рост численности видам, использующим этот вид размножения. Партеногенез может быть вызван искусственно разнообразными воздействиями (химическими, механическими, термическими и др.) на неоплодотворенную яйцеклетку, в норме нуждающуюся в оплодотворении.

Большинство животных являются раздельнополыми организмами. Пол можно рассматривать как совокупность признаков и структур, обеспечивающих воспроизводство потомства и передачу в поколения наследственной информации. Наличие морфофизиологических различий между особями мужского и женского пола

называют *половым диморфизмом*. Он проявляется в широком спектре соматических, физиологических и поведенческих различий. Его сущность — в особенностях процессов воспроизведения и собственно размножения. В нем отражается природная целесообразность — наиболее оптимальный механизм в воспроизведении потомства. На организменном уровне половой диморфизм проявляется в половых признаках. Выделяют *первичные* половые признаки и *вторичные*. К первичным половым признакам относятся те признаки, которые связаны с репродуктивной системой и относятся к строению половых органов. Вторичные половые признаки не участвуют непосредственно в процессе размножения, однако способствуют сексуальному отбору, определяя предпочтения в выборе сексуальных партнеров. Вторичные половые признаки развиваются в период полового созревания.

Формирование морфологических и функциональных половых признаков определяется наличием в кариотипе половых хромосом. Детерминация пола у человека происходит в момент оплодотворения и зависит от того, какие половые хромосомы попадут в зиготу. Все яйцеклетки женщины содержат 22 аутосомы и одну *X*-хромосому; 50% сперматозоидов мужчины имеют 22 аутосомы и *X*-хромосому, вторая половина — 22 аутосомы и *Y*-хромосому. Яйцеклетка с одинаковой вероятностью может быть оплодотворена как сперматозоидом с *X*-хромосомой, так и сперматозоидом с *Y*-хромосомой. Таким образом, если в зиготе окажется 44 аутосомы и *XX*-хромосомы, то пол будущего организма будет женский, а если 44 аутосомы и *XY*-хромосомы, то мужской. Первичное соотношение полов будет близким к 1:1.

Родители	44A XX × 44A XY	
Гаметы	22A X	22 X и 22 Y
Дети	44A XX, 44A XY	

Y-хромосома человека детерминирует развитие мужского пола. Формирование мужского пола запускается рядом генов *Y*-хромосомы (*SRY* — в первую очередь). Из зачатков гонад формируются яички. В результате секреции мужских половых гормонов происходит формирование мужских половых признаков. Если *Y*-хромосома отсутствует, то у плода развиваются яичники. Под влиянием женских половых гормонов происходит развитие женских половых признаков.

Опорные точки

- Половой процесс впервые в эволюции появился у одноклеточных организмов.
- У многоклеточных организмов половое размножение осуществляется при помощи половых клеток — гамет.
- Развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки носит название партеногенеза.

Вопросы и задания для повторения

1. Какие периоды выделяют в развитии половых клеток?
2. Опишите развитие мужских половых клеток, женских половых клеток.
3. Расскажите, как протекает период созревания (мейоз) в процессе сперматогенеза, овогенеза.
4. Укажите отличия мейоза от митоза.
5. Чем половое размножение отличается от бесполого? В чем заключается биологический смысл мейоза?
6. Почему зрелые половые клетки одного организма несут разные комбинации генов?
7. В чем состоят эволюционные преимущества полового размножения перед бесполом?
8. Какое размножение называется бесполом?
9. Какой способ деления клеток лежит в основе бесполого размножения?
10. Назовите основные способы бесполого размножения.
11. В чем заключается значение бесполого размножения?
12. Чем отличается половое размножение от бесполого?
13. В чем заключается биологическое значение полового процесса?
14. Какие виды называются раздельнополыми? Гермафродитными?
15. Почему партеногенез является разновидностью полового размножения?
16. В чем состоит значение естественного партеногенеза?
17. В чем заключается значение полового диморфизма?
18. Чем определяется развитие признаков пола?
19. Какой набор хромосом содержится в половых клетках?
20. В чем заключается значение искусственного партеногенеза? Приведите примеры.
21. Укажите пол индивидуумов со следующими кариотипами: 46, XY; 46, XX; 47, XXX; 50, XXXXY.
22. Объясните, почему партеногенетическое развитие нельзя считать формой бесполого размножения организмов.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМА (ОНТОГЕНЕЗ)

Процесс индивидуального развития особи представляет совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от момента его возникновения до конца жизни. Онтогенез организма определяется наследственной информацией, полученной от родителей. Ее реализация в конкретных условиях среды необходима для роста и развития особи, а также для последующего воспроизведения себе подобных.

При бесполом размножении онтогенез начинается с обособления одной или группы клеток материнского организма. У видов с половым размножением он начинается с оплодотворения яйцеклетки.

В ходе индивидуального развития многоклеточные организмы претерпевают ряд закономерных процессов: рост организма, развитие тканей и органов, осуществление специфических функций, достижение половой зрелости, размножение, старение и смерть.

Различают *личиночный*, или *непрямой*, тип онтогенеза, характерный для многих видов беспозвоночных и некоторых позвоночных животных (рыб, земноводных). У таких организмов в процессе развития формируются одна или несколько личиночных стадий. Наличие личинки обусловлено относительно малыми запасами желтка в яйцах этих животных, а также необходимостью смены среды обитания в ходе развития либо необходимостью расселения видов, ведущих сидячий, малоподвижный или паразитический образ жизни. Личинки ведут самостоятельную жизнь, активно питаются, растут, развиваются. У них имеется ряд специальных *провизорных*, т.е. временных, отсутствующих у взрослых форм, органов. Личиночный тип развития сопровождается превращением личинки во взрослую форму — *метаморфозом*.

Неличиночный, или яйцекладный, тип развития имеет место у ряда беспозвоночных, а также у рыб, пресмыкающихся, птиц и некоторых млекопитающих, яйца которых богаты желтком. При этом зародыш длительное время развивается внутри яйца. Основные жизненные функции у таких зародышей осуществляются специальными провизорными органами — зародышевыми оболочками.

Внутриутробный тип онтогенеза характерен для высших млекопитающих и человека, яйцеклетки которых почти лишены желтка. Все жизненные функции зародыша осуществляются через материнский организм. В связи с этим из тканей матери и зародыша развивается *плацента*. Завершается этот тип развития процессом деторождения.

В онтогенезе выделяют три периода.

1. Период *прогенеза* — предэмбрионального развития — связан с образованием гамет в процессе гаметогенеза.

2. *Эмбриональный* период — до выхода из яйцевых или зародышевых оболочек либо до рождения у плацентарных млекопитающих (*пренатальный* период). Этот период в свою очередь включает стадии *зиготы, дробления, гаструляции, гисто- и органогенеза*. У рептилий, птиц и млекопитающих в эмбриогенезе происходит также образование зародышевых оболочек.

3. *Постэмбриональный* период начинается с момента выхода организма из яйцевых оболочек (либо после рождения у человека и плацентарных млекопитающих — *постнатальный* период) и продолжается вплоть до смерти организма.

11.1. Прогенез (предзародышевое развитие) — гаметогенез

Первичные половые клетки (гоноциты) обособляются от соматических клеток (из них развиваются ткани и органы) на ранних этапах развития. У млекопитающих гоноциты первоначально скапливаются в энтодерме желточного мешка, а затем мигрируют в зачатки половых желез. В ходе гаметогенеза происходит дифференциация яйцеклеток и сперматозоидов. Эти процессы называют *овогенез* и *сперматогенез* (рис. 11.1).

Овогенез. Первичные половые клетки развиваются у женщин в корковом веществе яичника. Скопления корковых клеток образуют первичные фолликулы, заключающие в себе одну или несколько первичных половых клеток, которые увеличиваются в размерах и превращаются в *овогонии* (стволовые клетки яичника).

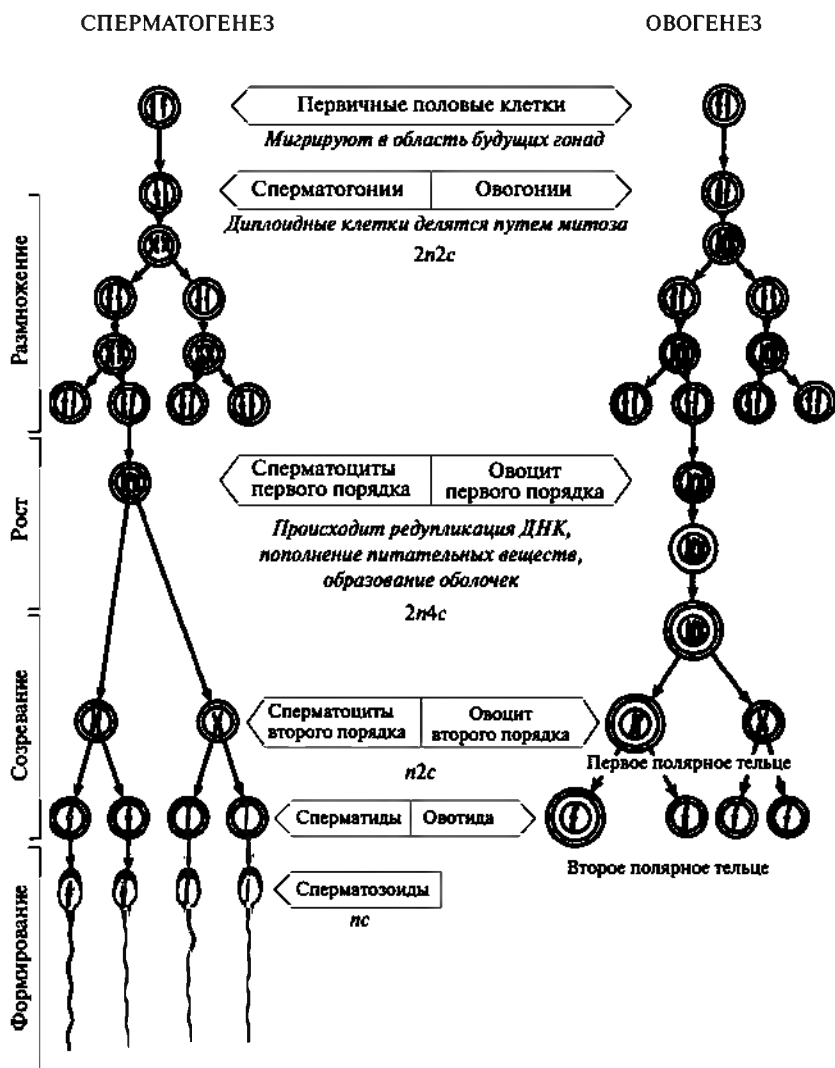


Рис. 11.1. Сперматогенез и овогенез. Показана одна пара гомологичных хромосом

В овогенезе выделяют три периода: *размножение, рост и созревание*.

1. Период **размножения** заканчивается до рождения. Оогонии делятся путем митоза, и к концу 20-й недели развития плода человека число их достигает примерно 7 млн. Затем в результате атрезии (обратное

развитие фолликулов) к моменту рождения остается около 1 млн овогониев, а ко времени полового созревания — примерно 400 тыс. Из них лишь около 450 клеток созревают и выходят из яичника в течение детородного периода жизни женщины, а все остальные дегенерируют.

2. В периоде **роста** образуются *овоциты I порядка*, которые реплицируют ДНК и до полового созревания остаются на стадии профазы первого мейотического деления (стадия диктиотены). Овоциты I порядка на этой стадии могут оставаться очень долго (десятки лет). С наступлением половой зрелости каждый месяц один из овоцитов I порядка увеличивается, окружается фолликулярными клетками, обеспечивающими его питание.

3. Наступает третий период — **созревание**. Перед овуляцией (выходом в брюшную полость яйцеклетки в результате разрыва зрелого фолликула) *овоцит I порядка* заканчивает первое мейотическое деление (см. параграф 9.3) и образуется гаплоидный *овоцит II порядка* и *первое полярное (редукционное) тельце*. Овоцит II, окруженный фолликулярными клетками вместе с первым полярным тельцем, выходит в брюшную полость и попадает в маточную трубу. Второе мейотическое деление идет до стадии метафазы, но не продолжается дальше до тех пор, пока овоцит не соединится со сперматозоидом (оплодотворение). Это происходит в яйцеводах. Овоцит II порядка заканчивает второе деление мейоза, образует *овотиду* (зрелую яйцеклетку) — крупную клетку и *второе полярное тельце*. Полярные тельца практически не содержат цитоплазмы и в дальнейшем развитии участия не принимают.

В медицинской практике выявлены различные виды патологии развития, обусловленные аномальным кариотипом. Причиной подобных аномалий является чаще всего нерасхождение в анафазе I хромосом или в анафазе II хроматид в процессе мейоза овоцитов. В результате этого в одну клетку попадают две хромосомы и формируется набор половых хромосом XX, а в другую не попадает ни одна. При оплодотворении таких яйцеклеток спермиями с X- или Y-половыми хромосомами могут образоваться следующие кариотипы: 1) кариотип OY (45 хромосом) — нежизнеспособный; 2) кариотип XO (45 хромосом) — женский организм с рядом изменений — невысоким ростом, недоразвитием половых органов (яичника, матки, яйцеводов), отсутствием менструаций и вторичных половых признаков (синдром Тернера); 3) кариотип с 47 хромосомами, из них три хромосомы X (тип XXX) — трисомия по X (нормальное физическое развитие, пониженная плодовитость и, как правило, умственная отсталость); 4) кариотип XXY (47 хромосом) — мужской организм с рядом нарушений: уменьшены мужские половые железы, отсутствует сперматогенез, увеличены молочные железы (синдром Клайнфельтера).

Сперматогенез в извитых канальцах яичка начинается в период полового созревания подростка и далее протекает непрерывно (у большинства мужчин практически до конца жизни). Время, необходимое для превращения сперматогония в спермий, занимает у человека около 74—75 суток. Различают четыре периода сперматогенеза: *размножение, рост, созревание и формирование*.

1. В период **размножения** диплоидные клетки — *сперматогонии*, — делятся митотически.

2. В периоде **роста** сперматогонии увеличиваются в объеме и дифференцируются в *сперматоциты I порядка*, вступающие в мейоз.

3. В периоде **созревания** из сперматоцитов I порядка в результате первого деления мейоза образуется популяция гаплоидных *сперматоцитов II порядка*, проходящих впоследствии второе деление мейоза и образующих *сперматиды*.

4. Период **формирования** — самый продолжительный (около 50 суток). Большая часть цитоплазмы, сперматиды, ЭПС, рибосомы, аппарат Гольджи отторгаются; формируются жгутик и акросома.

11.2. Особенности половых клеток

Гаметы отличаются от соматических клеток прежде всего вдвое меньшим гаплоидным числом хромосом и новыми комбинациями наследственного материала, что является результатом мейоза (см. главу 9).

Яйцеклетки животных в зависимости от количества желтка (липидов, белков, углеводов, витаминов и др.) имеют различную величину (рис. 11.2):

- у червей, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, иглокожих, ланцетника и плацентарных млекопитающих они относительно небольших размеров (диаметр яйцеклетки человека около 150 мкм);

- яйцеклетки осетровых рыб и земноводных имеют диаметр около 1,5—2 мм и содержат среднее количество желтка, основная масса которого сосредоточена на одном из полюсов (вегетативном);

- яйцеклетки некоторых рыб, пресмыкающихся, птиц и яйцекладущих млекопитающих содержат очень много желтка, занимающего почти весь объем цитоплазмы яйцеклетки (10—15 мм³ и более).

Во время овогенеза в яйцеклетках накапливаются огромные резервы информационных РНК рибосом, тРНК и всех предшественников, необходимых для синтеза жизненно важных белков будущего зародыша. Особенностью структуры яйцеклеток является наличие защитных оболочек. Они защищают яйцеклетку от механических повреждений, а также являются видоспецифическим барьером для сперматозоидов.

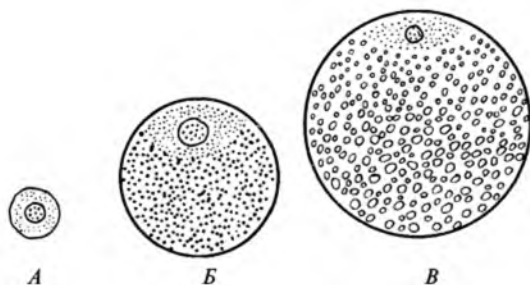


Рис. 11.2. Типы яйцеклеток хордовых животных: *A* — яйцеклетка человека; *B* — яйцеклетка земноводных; *V* — яйцеклетка птиц

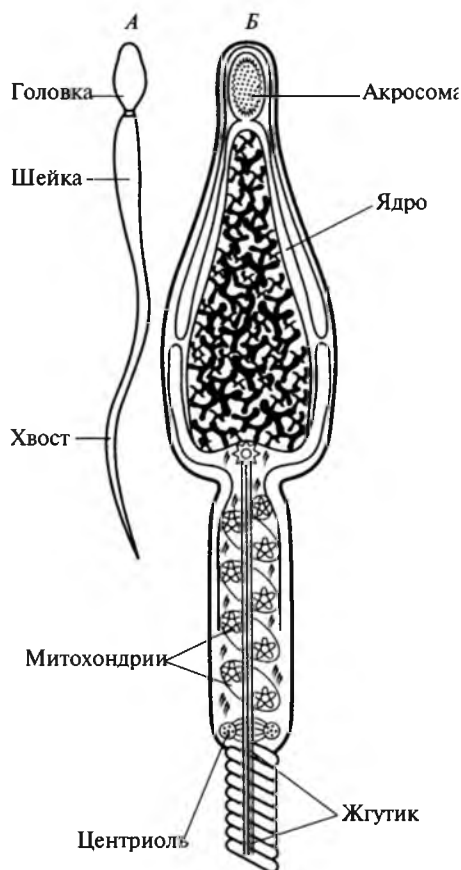


Рис. 11.3. Строение сперматозоида: *A* — общий вид; *B* — схема строения

Сперматозоиды выполняют две основные функции: вводят в клетку гаплоидный набор хромосом для половой рекомбинации и запускают программу развития яйцеклетки. Обычно это небольшие клетки (20—70 мкм), которые имеют головку, шейку и хвост (рис. 11.3). Головка содержит ядро и очень небольшое количество цитоплазмы. На переднем конце головки располагается *акросома* — видоизмененный комплекс Гольджи, который содержит ферменты для растворения оболочки яйцеклетки при оплодотворении. В шейке находятся многочисленные митохондрии и две центриоли. От шейки отрастает хвост, образованный микротрубочками и обеспечивающий подвижность сперматозоидов.

11.3. Оплодотворение

Оплодотворение представляет собой процесс слияния сперматозоида с яйцеклеткой, сопровождающийся объединением гаплоидных наборов хромосом отцовского и материнского организмов, в результате чего возникает первая одноклеточная стадия развития — *зигота*. Объединение в зиготе мужского и женского гаплоидных наборов хромосом представляет собой генетическую основу комбинативной изменчивости. Оплодотворение у разных видов может быть *наружным*, когда половые клетки сливаются вне организма, и *внутренним*, когда половые клетки сливаются в половых путях самки. Для большинства видов животных, обитающих или размножающихся в воде, свойственно *наружное перекрестное* оплодотворение. Подавляющее большинство наземных животных и некоторые водные виды имеют *внутреннее перекрестное* оплодотворение. *Самооплодотворение* встречается среди гермафродитов в исключительных случаях.

У человека процесс оплодотворения происходит в маточной трубе, куда после овуляции попадают овоцит II порядка и многочисленные сперматозоиды (рис. 11.4). При контакте с яйцеклеткой сперматозоид выделяет ферменты, разрушающие ее оболочку. Плазматическая мембрана сперматозоида сливается с плазматической мембраной яйцеклетки, и ядро сперматозоида попадает в цитоплазму яйцеклетки. Оболочка яйцеклетки приобретает свойства, препятствующие проникновению других сперматозоидов. Проникновение сперматозоида стимулирует овоцит II порядка к дальнейшему делению. Он осуществляет анафазу и телофазу II мейотического деления и становится зрелым яйцом. В результате в цитоплазме яйцеклетки оказываются два гаплоидных ядра, которые сливаются, и зигота начинает готовиться к последующим делениям.

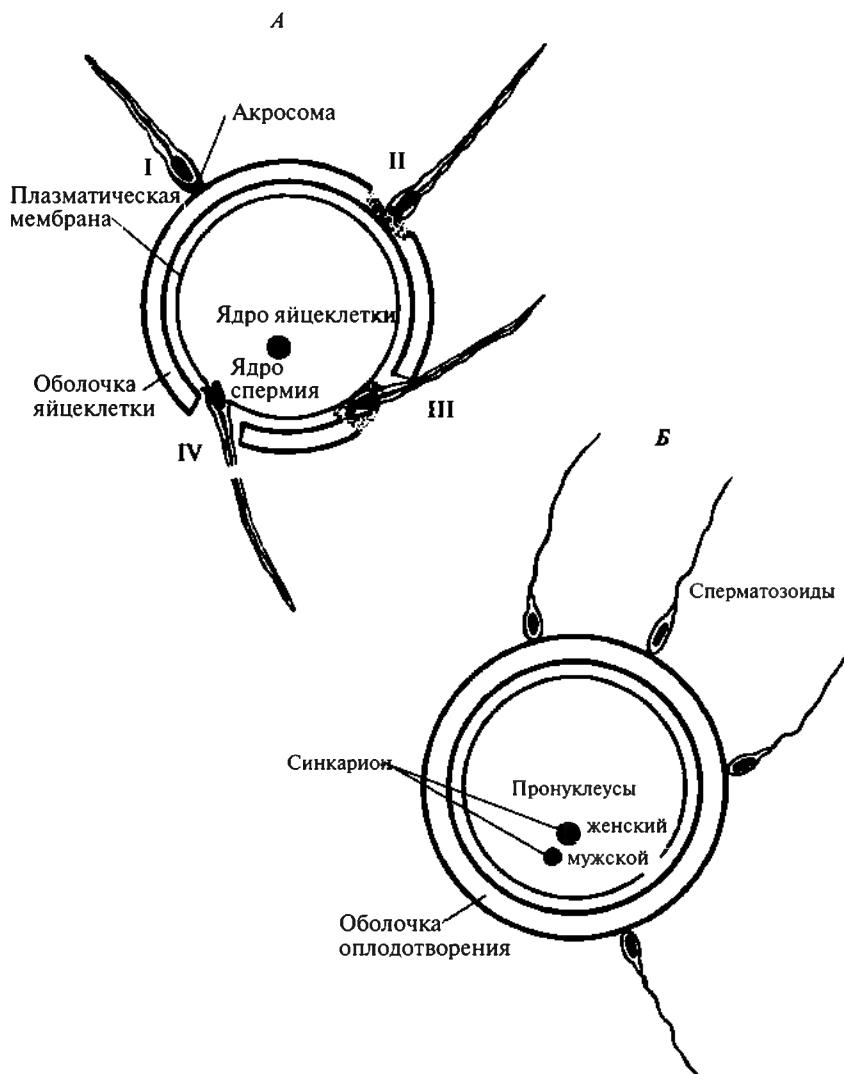


Рис. 11.4. Этапы оплодотворения яйцеклетки млекопитающего:
А — акросомная реакция; **Б** — образование оболочки оплодотворения:
I — контакт сперматозоида с оболочкой яйца; **II** — высвобождение содержимого акросомы и проникновение сперматозоида через оболочку яйца;
III — слияние плазматических мембран сперматозоида и яйцеклетки;
IV — проникновение спермия в яйцеклетку

11.4. Эмбриональный период

Эмбриональным называют период развития зародыша с момента образования зиготы до рождения либо выхода из яйцевых оболочек. У многоклеточных животных в эмбриональном периоде выделяют три основных этапа развития: дробление, гаструляцию и образование тканей и органов.

Дробление — процесс митотических делений зиготы, приводящий к образованию многоклеточного зародыша — бластулы. Образующиеся в результате дробления клетки — *бластомеры* характеризуются уменьшением размеров. Митотический цикл очень короткий, бластомеры не растут. Во время дробления объем цитоплазмы остается примерно постоянным, а число ядер, их общий объем, и в особенности площадь поверхности, увеличиваются. Это значит, что в период дробления восстанавливаются нормальные (т.е. свойственные соматическим клеткам) ядерно-плазменные отношения. Митозы в ходе дробления особенно быстро следуют один за другим. Это происходит за счет сокращения интерфазы: период G_1 полностью выпадает, период G_2 также сокращается. Интерфаза практически сводится к S -периоду: как только ДНК удваивается, клетка вступает в митоз. Характер дробления у разных групп организмов различен и определяется типом яйцеклетки (рис. 11.5).

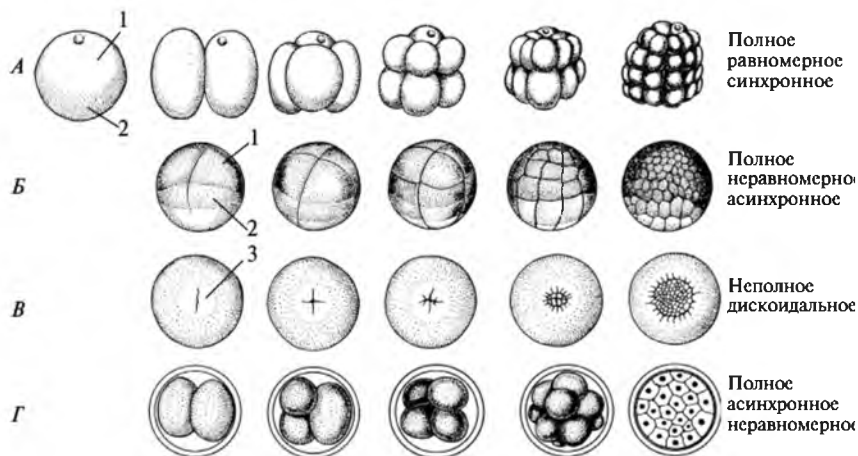


Рис. 11.5. Дробление у хордовых животных: А — ланцетник; Б — амфибии; В — птицы; Г — млекопитающие (1 — анимальный полюс зиготы; 2 — вегетативный полюс зиготы; 3 — зародышевый диск)

Неполное дробление происходит у животных (головоногих моллюсков, насекомых, пресмыкающихся, птиц, яйцекладущих млекопитающих). Дробится только часть цитоплазмы с ядром, а сам желток остается без изменений.

Полное дробление характерно для яйцеклеток с небольшим содержанием желтка (ланцетников, амфибий и плацентарных млекопитающих). Когда зигота дробится целиком, образующиеся бластомеры примерно одинаковы по величине. У земноводных яйцеклетки содержат больше желтка, он неравномерно распределяется в процессе дробления, поэтому бластомеры отличаются по размерам. В результате дробления образуется многоклеточный зародыш (*бластула*), состоящий из группы тесно прилегающих друг к другу клеток (*бластодерма*) и полости внутри (*бластоцель*). У человека на шестой-седьмой день после оплодотворения бластула поступает в полость матки и внедряется в ее стенку (имплантация зародыша), затем начинается формирование плаценты. Развитие особи осуществляется из небольшой группы клеток, образовавшихся при дроблении. Повреждения бластомеров на этой стадии очень часто приводят к гибели зародыша. Самое распространенное отклонение на стадии дробления (разделение бластомеров вследствие нарушения межклеточных контактов) или на стадии бластоцисты (бластулы млекопитающих) — разделение клеток внутренней клеточной массы — может являться причиной образования *однояйцевых* (монозиготных) близнецов. Частота их рождения у человека составляет 0,25% (рис. 11.6). Если у женщины одновременно созревают две или более яйцеклетки, при их оплодотворении могут развиться *разноййцевые* (дизиготные) близнецы (0,75%).

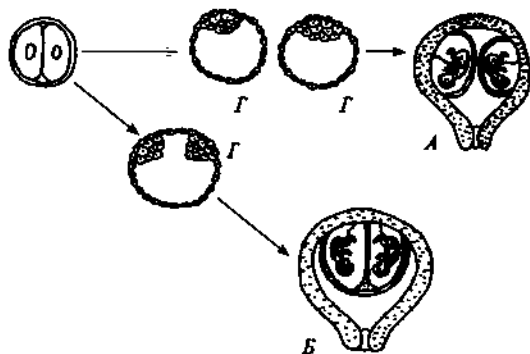


Рис. 11.6. Механизмы образования монозиготных близнецов с отдельными (А) или общими (Б) плацентами, бластоцисты (Г)

После образования бластулы начинается процесс гастрюляции. **Гастрюляция характеризуется образованием зародышевых листков в результате перемещения клеточного материала с поверхности бластулы вовнутрь.** Зародышевыми листками (**эктодерма**, **энтодерма** и **мезодерма**) называют группы клеток, занимающие определенное место в зародыше, из которых затем развиваются определенные органы.

У ланцетника гастрюла возникает путем впячивания бластодермы в полость бластоцеля (рис. 11.7). Наружный слой клеток называют **эктодермой**, а внутренний — **энтодермой**. Полость гастрюлы называется **гастроцель** (полость первичной кишки), а отверстие, которое в нее ведет, **бластопор** (первичный рот). Губки и кишечнополостные завершают свое развитие на стадии двух зародышевых листков. У всех остальных животных параллельно с образованием экто- и энтодермы образуется третий зародышевый листок — **мезодерма** (у ланцетника она образуется в процессе нейруляции). Во время гастрюляции начинается дифференцировка клеток. Возникают биохимические и структурные различия между группами клеток за счет дифференциальной активности их генов. Дальнейшее развитие зародышевых листков приводит к образованию тканей и органов.

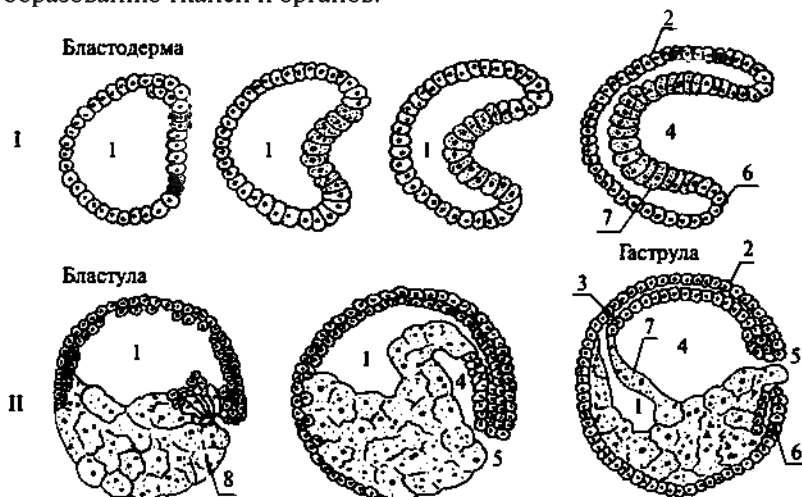


Рис. 11.7. Гастрюляция у ланцетника (I) и амфибий (II): 1 — бластоцель; 2 — эктодерма; 3 — будущая хорда; 4 — гастроцель; 5 — бластопор; 6 — будущая мезодерма; 7 — энтодерма; 8 — крупные, окруженные желтком клетки вегетативного полюса

Образование органов и тканей. В ходе дальнейшего развития деление клеток и их перемещения продолжают, появляются и нарастают струк-

турные, биохимические и функциональные различия между отдельными клетками и частями развивающегося зародыша. Дифференциальная активность генов обеспечивает синтез разнообразных белков и, следовательно, метаболические характеристики многих типов клеток и формирующихся из них структур. После завершения гастрულიции у зародышей хордовых в процессе раннего органогенеза, или *нейруляции*, образуется *комплекс осевых органов*, закладывается план будущего организма (рис. 11.8). У ланцетника эктодерма на спинной стороне (*нервная пластинка*) прогибается, образуя желобок, над которым нарастают и затем смыкаются расположенные справа и слева части эктодермы. Из желобка образуется нервная трубка, а из оставшейся эктодермы — зачаток кожного эпителия. Из первичной кишки обособляются тяж мезодермальных клеток (*хорда*) и остальная мезодерма, а также *вторичная кишка*, из которой развивается впоследствии эпителий пищеварительной и дыхательной систем. Дальнейшая дифференцировка клеток зародышевых листков приводит к образованию тканей и органов.

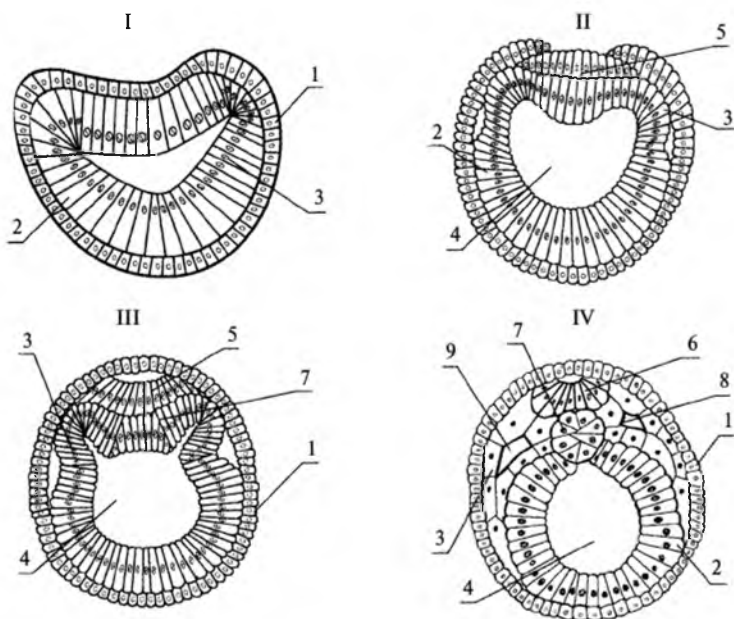


Рис. 11.8. Образование комплекса осевых органов у ланцетника (поперечный разрез): I — гастрולה; II — формирование нервной трубки; III, IV — формирование остальных зачатков осевых органов (хорды, кишечной трубки); 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — зачаток мезодермы; 4 — гастральная полость; 5 — нервная пластинка; 6 — нервная трубка; 7 — хорда; 8 — мезодерма; 9 — вторичная полость тела

Из *эктодермы* образуется нервная трубка, дающая начало центральной и периферической нервной системе, а также нервный гребень (ганглиозная пластинка), из которого формируются ганглии нервной системы, клетки мозгового слоя надпочечников, пигментные клетки кожи и др. Производными *эктодермы* являются также компоненты органов зрения, слуха, обоняния, эпидермис кожи, волосы, ногти, потовые, сальные и млечные железы, эмаль зубов, эпителий ротовой полости и прямой кишки.

Производными *энтодермы* являются эпителий средней кишки и связанные с ним печень, поджелудочная железа, а также эпителий жабр и легких, эпителий дыхательных путей.

Из *мезодермы* образуются соединительная ткань, дерма кожи, хрящевой или костный скелет, скелетные мышцы, органы сердечно-сосудистой системы, кроветворные органы, кровь, лимфа, органы выделительной и половой систем организма.

В процессе эмбрионального развития одни части зародыша влияют на характер развития других. Такие влияния получили название *эмбриональной индукции*. Немецкий эмбриолог Г. Шпеман пересадил часть спинной мезодермы (из нее обычно развивается хорда) одного зародыша тритона на брюшную сторону другого зародыша (рис. 11.9), в результате чего у второго зародыша развился дополнительный комплекс осевых органов. При этом зародыш, у которого взяли клетки для пересадки, погиб. Части зародыша, направляющие развитие связанных с ними структур, называют *индукторами*, а процесс влияния одних частей зародыша на характер развития других — *эмбриональной индукцией*. Явление эмбриональной индукции наблюдается при развитии многих органов у зародышей. Таким образом, на всех стадиях индивидуального развития организм представляет собой единую целостную систему, все части которой находятся в тесной взаимосвязи и взаимозависимости.

Огромное влияние на развитие зародыша оказывает среда, в которой формируется будущий организм. Температура, свет, влажность, разнообразные химические вещества (ядохимикаты, алкоголь, никотин, ряд лекарственных препаратов и др.) могут нарушать нормальный ход эмбриогенеза и приводить к формированию различных уродств или полной остановке развития. *Пороки развития* — отклонения от нормального строения организма, возникающие в процессе внутриутробного или, реже, послеродового развития, которые снижают жизнеспособность организма. Пороки развития возникают под действием разнообразных внутренних (наследственность, гормональные нарушения, патология гамет и др.) и внешних (ионизирующее излучение,

вирусные инфекции, воздействие некоторых химических веществ (алкоголь, курение во время беременности, некоторые лекарственные средства и т.д.) факторов. Формирование пороков происходит преимущественно в период эмбрионального морфогенеза (на третьей-десятой неделе беременности) в результате нарушения процессов размножения, миграции, дифференциации и гибели клеток.

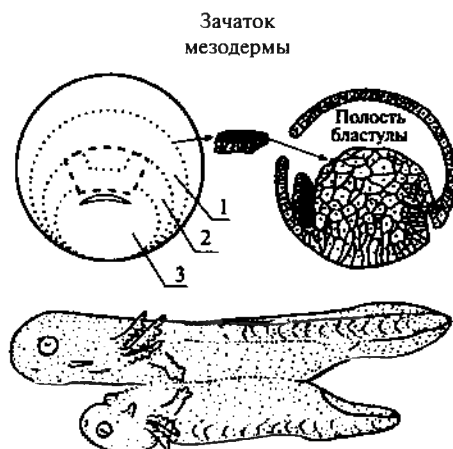


Рис. 11.9. Схема пересадки частей зародыша у тритона на стадии ранней гаструлы:

1 — зачаток хордомезодермы; 2 — полость бластулы; 3 — зачаток энтодермы.

Внизу — развитие зародышей в результате пересадки

Опорные точки

- Основателем современной эмбриологии по праву считается академик Российской академии наук К.М. Бэр.
- Заслуга создания эволюционной эмбриологии принадлежит замечательным русским ученым А.О. Ковалевскому и И.И. Мечникову.
- Онтогенезом, или индивидуальным развитием, называют весь период жизни особи, сопровождающийся закономерной сменой комплексов признаков и свойств организма с момента слияния сперматозоидов с яйцом и образования зиготы до гибели организма.
- С момента образования зиготы и до выхода из яйцевых оболочек или рождения продолжается зародышевый период.
- В эмбриональном периоде происходит увеличение числа клеток, а затем и их дифференцировка.

- Специализация клеток зародыша приводит к возникновению первых тканей и органов.
- В процессе эмбрионального развития ткани зародыша оказывают влияние друг на друга.
- Зародыши проявляют известное общее сходство в пределах типа.
- На различных этапах эмбрионального развития возможно появление новых признаков.
- Изменения у зародышей могут носить характер перестройки, надстройки или полной замены предкового признака.
- Развитие организма протекает нормально лишь в привычных для вида условиях.
- Внешние воздействия, нарушающие гомеостаз, могут привести к нарушению развития.
- Компенсаторные возможности организма достаточно велики и позволяют восстановить естественную убыль клеточных структур и целых клеток, а также восполнить клеточные потери, возникающие вследствие травмы или заболевания.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое эмбриональное развитие животных?
2. Назовите стадии эмбрионального развития многоклеточных животных.
3. Охарактеризуйте период дробления.
4. Чем дробление отличается от митотического деления клеток взрослых животных?
5. Как образуется двуслойный зародыш?
6. Какие зародышевые листки образуются в ходе эмбрионального развития?
7. Что собой представляет и в чем выражается дифференцировка клеток в процессе эмбрионального развития?
8. Что такое эмбриональная индукция? Как можно доказать, что зачаток одного органа влияет на другой и определяет направление его развития?
9. О чем свидетельствует гомология зародышевых листков?

11.5. Постэмбриональный период развития

В момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек наступает период постэмбрионального развития. Постэмбриональное развитие человека включает *ювенильный* (лат. *juvenilis* — юношеский, детский возраст — не достигший полового созревания), *пубертатный*

(лат. *pubertas* — возмужалость, половая зрелость) и период *старения*, который заканчивается смертью — прекращением жизнедеятельности организма. Смерть необходима для смены поколений — одной из основных движущих сил эволюции.

Постэмбриональное развитие животных может быть *прямым*, когда из яйца или организма матери появляется организм, сходный с взрослым (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие), и *непрямым*, когда образовавшаяся в эмбриональный период *личинка* устроена проще, чем взрослый организм, и отличается от него способами питания, движения и др. (кишечнополостные, плоские и кольчатые черви, ракообразные, насекомые, земноводные). Благодаря активному питанию личинка интенсивно растет, и со временем личиночные органы заменяются органами, свойственными взрослым животным. При *неполном метаморфозе* у насекомых из яйца вылупляется личинка. Замена личиночных органов на органы взрослого организма происходит постепенно без прекращения питания и перемещения организма (у саранчи). *Полный метаморфоз* кроме личинки включает стадию неподвижной *куколки*. Внутри куколки происходят сложные изменения, связанные с перестройкой и образованием органов взрослой стадии — *имаго* (у бабочек).

Личиночная форма амфибий — головастик характеризуется наличием жаберных щелей, боковой линией, двухкамерным сердцем, одним кругом кровообращения. В процессе метаморфоза рассасывается хвост, появляются конечности, исчезает боковая линия, развиваются легкие и второй круг кровообращения (рис. 11.10). Ряд черт строения головастиков и рыб (боковая линия, строение сердца и кровеносной системы, жаберные щели) схожи. После завершения метаморфоза образуется организм, имеющий черты взрослого.

Постэмбриональное развитие характеризуется интенсивным ростом, установлением окончательных пропорций тела, постепенным переходом систем органов к функционированию в режиме, свойственном зрелому организму. Постэмбриональное развитие, так же как и эмбриогенез, сопровождается ростом. Различают неопределенный рост, продолжающийся в течение всей жизни, и определенный, ограниченный каким-то сроком. Неопределенный рост наблюдается у древесных форм растений, некоторых моллюсков, из позвоночных — у рыб, крыс. Однако их размеры ограничиваются продолжительностью жизни организмов данного вида. У многих животных рост прекращается вскоре после достижения полового созревания. У человека рост заканчивается к 20—25 годам. В периоде старения происходит некоторое уменьшение размеров тела, изменяется характер деятельности

эндокринных желез, прекращается гаметогенез и ослабевают физиологические функции.

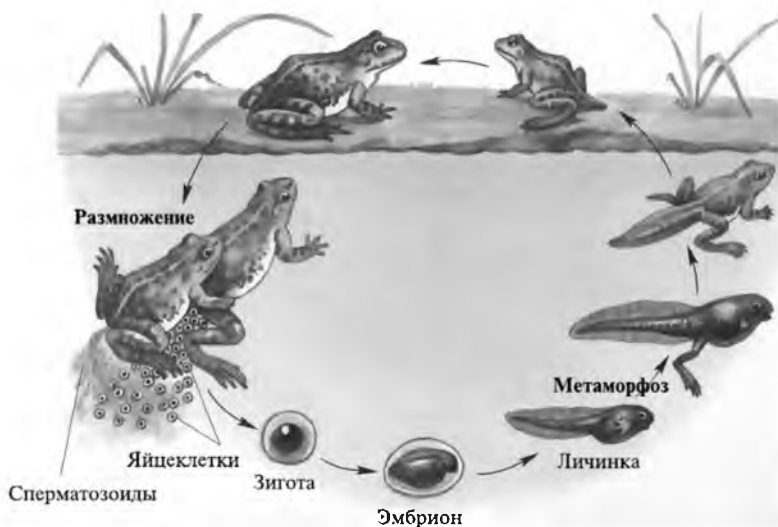


Рис. 11.10. Жизненный цикл лягушки

Старение человека, как и старение других организмов, это биологический процесс снижения морфофункциональных возможностей организма при достижении определенного возраста. Происходит постепенная деградация систем тела человека и последствия этого процесса. Физиологические изменения, которые происходят в теле человека с возрастом, в первую очередь выражаются в снижении биологических функций и способности приспосабливаться к стрессовым ситуациям. Эти физиологические изменения обычно сопровождаются психологическими и поведенческими изменениями.

Старение сопровождается многочисленными молекулярными изменениями нуклеиновых кислот и белков, число структурных нарушений хромосом возрастает, возможны изменения митохондрий и других органоидов клеток. В процессе старения организма все системы и органы подвергаются необратимым изменениям, снижающим их функциональные возможности. Смерть, как правило, наступает в результате болезней пожилого возраста — инсультов, инфарктов, онкологических заболеваний и т.д. Смерть — это естественный этап онтогенеза всех организмов. Без смерти не было бы смены поколений

и биологической эволюции организмов на Земле. Различают клиническую и биологическую смерть.

Клиническая смерть — обратимый переходный период между жизнью и смертью — выражается в потере сознания, остановке сердечной деятельности, дыхания, исчезают все внешние признаки жизнедеятельности организма. В то же время наступившее кислородное голодание еще не вызывает необратимых изменений в наиболее к нему чувствительных органах и системах. При восстановлении сердечной и дыхательной деятельности возможно «возвращение» организма к жизни. В этом заключается цель реанимационных мероприятий. Однако способность восстановления нормальной функции у клеток разных тканей неодинакова: первой (через 5 мин) гибнет кора головного мозга, затем — клетки кишечника, легких, печени, мышц и сердца.

Биологическая смерть представляет собой практически полное прекращение физиологических процессов в клетках и тканях. Время до смерти тканей, составляющих тело человека, в основном определяется их способностью выживать в условиях пониженного содержания или отсутствия кислорода. У разных тканей и органов эта способность различна. По мере развития медицины меняются возможности реанимации умерших пациентов. С явлением переживаемости органов и тканей тела человека связана возможность их трансплантации. Чем более жизнеспособными являются органы, тем больше вероятность их успешного дальнейшего функционирования в другом организме.

Опорные точки

- Постэмбриональное развитие в основном сводится к росту, половому созреванию и репродукции.
- У многих просто устроенных животных стадии активного размножения предшествует личиночная стадия, завершающаяся метаморфозом.
- Постэмбриональное развитие можно разделить на три периода: дорепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный.
- Дорепродуктивный период у высокоорганизованных позвоночных сводится к интенсивному росту и половому созреванию.

11.6. Регенерация

Способность организмов к поддержанию и восстановлению структурно-функциональной целостности клеточных и тканевых структур называют *регенерацией*. Регенерация поддерживает строение и функ-

ции организма, его целостность. *Физиологическая регенерация* протекает постоянно и обеспечивает восстановление органов, тканей, клеток или внутриклеточных структур после разрушения их в процессе жизнедеятельности организма. Восстановление структур после травмы или действия других повреждающих факторов называют *репаративной регенерацией*.

Физиологическая регенерация присуща организмам всех видов. Интенсивно она протекает у млекопитающих и человека. Постоянно происходит обновление макромолекул и органоидов цитоплазмы клеток. Образование мембран и других внутриклеточных структур происходит за счет процессов биосинтеза белков, жиров и углеводов в клетке: рибосомы образуются в ядре, в зоне ядрышка; восполнение числа митохондрий обеспечивается их делением; новые мембраны формируются за счет синтетической активности гранулярной ЭПС.

Во многих тканях и органах естественная потеря клеток компенсируется митотическим делением. Эпидермис кожи и роговицы глаза, эпителий слизистой кишечника, клетки периферической крови и др. интенсивно обновляются. Все эритроциты человека сменяются за два-четыре месяца, а эпителий тонкой кишки полностью сменяется за двое суток. Клетки таких органов, как печень, почки, надпочечники и др., обновляются значительно медленнее. Деление клеток — не единственный способ компенсации клеточных потерь в тканях. С возрастом у животных и человека в тканях все больше проявляется клеточная гипертрофия. При этом клетки увеличивают число хромосомных наборов в результате редупликации ДНК и становятся полиплоидными. Это приводит к сбалансированному увеличению дозы каждого гена и усиливает функцию клетки. В результате не восполняется количество клеток, а восстанавливается функция всего органа. Например, у взрослого человека в печени насчитывают до 5% и более тетраплоидных (4n4c) и около 1% октаплоидных (8n8c) клеток. События, связанные с гипертрофией клеток, характерны также и для физиологической регенерации нервной и поперечно-полосатой мышечной ткани.

Репаративная (восстановительная) регенерация наступает после повреждения ткани или органа. Она очень разнообразна по факторам, вызывающим повреждение, по объемам повреждения, по способам восстановления. Механическая травма, оперативное вмешательство, действие ядовитых веществ, ожоги, обморожения, инфекционные воздействия и др. сопровождаются последующей регенерацией.

Многие беспозвоночные способны к регенерации значительной части тела. У губок, гидроидных полипов, плоских, ленточных и кольчатых червей, мшанок, иглокожих и оболочников из небольшого фраг-

мента тела может регенерировать целый организм. Наиболее широко изучена регенерация после механической травмы. Способность некоторых животных, таких как гидра, планария, некоторые кольчатые черви, морские звезды, асцидия и др., восстанавливать утраченные органы и части организма издавна изумляла ученых. Моллюски, членистоногие и позвоночные не способны регенерировать целую особь из одного фрагмента, однако у многих из них происходит восстановление утраченного органа. Млекопитающие меньше других способны к регенерации. Регенерация после травмы у них протекает главным образом путем заживления ран. Во внутренних органах — печени, почках, легких — при повреждении усиливается клеточное размножение, восстанавливается масса этих органов, а вследствие этого и их функциональная активность. Кроме этого, внутриклеточные процессы приводят к увеличению числа органоидов, что повышает функциональные возможности клеток. Последний путь становится основным для поддержания определенной интенсивности функций при повреждении нервной и мышечных тканей, клетки которых не делятся во взрослом организме. Повреждения клеток и тканей у человека и животных могут возникать не только в результате травм, но и при отравлении химическими веществами или при заболеваниях. Вирус гепатита В разрушает клетки печени. Во время выздоровления протекают репаративные процессы, направленные на возмещение численности погибших клеток. Гибель клеток печени вызывает и алкоголь. Длительное его употребление, особенно при перенесенном ранее вирусном гепатите, приводит к развитию на месте разрушенных печеночных клеток соединительной ткани, что может привести к циррозу печени.

Эффективность процесса регенерации во многом определяется условиями, в которых он протекает. Важное значение имеет общее состояние организма. В регуляции процессов регенерации участвуют многочисленные факторы эндо- и экзогенной природы. Знание закономерностей восстановления органов и тканей после их повреждения чрезвычайно важно для практической медицины. Врачи широко используют природные и искусственные препараты, ускоряющие регенерацию, для лечения больных, перенесших инфекционные заболевания или травму.

Вопросы и задания для повторения

1. Чем объясняется разное строение яйцеклеток и сперматозоидов?
2. Какие типы яйцеклеток встречаются у животных?
3. Какую плоидность имеют клетки на разных стадиях спермато- и овогенеза?

4. Что такое мейоз? На какой стадии гаметогенеза он происходит?
5. Сравните процессы, происходящие в профазе митоза и мейоза (I и II).
6. Сравните процессы, происходящие в метафазе митоза и мейоза (I и II).
7. Сравните процессы, происходящие в анафазе митоза и мейоза (I и II).
8. В анафазе II мейотического деления нарушилось расхождение хроматид, в результате чего во втором полярном тельце оказалось 26 хромосом. Сколько хромосом оказалось в яйцеклетке? К каким последствиям для зародыша это приведет, если сперматозоид имел нормальное число хромосом?
9. В чем заключается значение оплодотворения?
10. Что такое онтогенез? На какие периоды его подразделяют?
11. В чем заключается содержание эмбрионального периода развития?
12. Каковы периоды эмбриогенеза?
13. Какова сущность и особенности периодов дробления, гастрюляции и органогенеза?
14. Чем определяется особенность типов дробления и способов гастрюляции?
15. Какие органы развиваются из эктодермы, мезодермы и энтодермы?
16. На стадии гастрюлы в одной из клеток мезодермы произошла мутация альбинизм. К чему это приведет? Та же мутация возникла в клетках эктодермы. Каковы будут последствия?
17. Что такое близнецы? Какова их роль в медицинской генетике?
18. Почему возникают врожденные пороки развития?
19. Какое значение имеет выяснение причин их возникновения?
20. К чему приводит употребление алкоголя в периоде беременности?
21. Что такое прямое и непрямое постэмбриональное развитие? Приведите примеры.
22. Какие процессы протекают в постэмбриональном периоде онтогенеза?
23. Что называется ростом организма? Какими клеточными процессами он обеспечивается?
24. Какой рост называется ограниченным? Каковы его закономерности?
25. Что называют регенерацией?
26. В чем заключается биологическое значение физиологической регенерации?
27. Какова роль репаративной регенерации?
28. Правильно ли считать старение и старость болезнью?
29. Каковы основные проявления и закономерности старения?
30. Как объяснить биологическое значение старения и смерти?
31. Можно ли повлиять на темпы старения?
32. В чем заключаются социальные проблемы и задачи, связанные со старением?
33. Что такое биологическая и клиническая смерть?

ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ. ЗАКОНЫ Г. МЕНДЕЛЯ

Генетика изучает наследственность и изменчивость — универсальные свойства живого. Наследственность — способность организмов передавать свои признаки и особенности развития потомству. Благодаря наследственности все живые существа сохраняют в своих потомках характерные черты вида. Такая преемственность наследственных свойств обеспечивается передачей генетической информации. В основе наследственности лежат особенности строения и функций нуклеиновых кислот клеток. У эукариот материальными единицами наследственности являются гены, локализованные в хромосомах ядра и ДНК митохондрий и хлоропластов. Наследственность наряду с изменчивостью обеспечивает постоянство и многообразие форм жизни и лежит в основе эволюции живой природы.

12.1. Основные термины генетики

Единицей наследственной информации является ген — *участок (локус) хромосомы, обеспечивающий возможность развития признака организма.* Экспрессия генов в процессе развития организмов приводит к синтезу белков, дифференцировке клеток, формированию тканей и органов, становлению **фенотипа** — совокупности всех признаков организма.

Генотип — *совокупность генов, имеющих фенотипическое проявление в соматических клетках диплоидного организма.* Вместе с факторами внешней среды генотип определяет фенотип организма. Генотип является индивидуальной характеристикой организма. Он представляет

результат комбинации мужского и женского гаплоидных наборов генов гамет в зиготе (см. главу 11). Гены, расположенные в одинаковых локусах гомологичных хромосом и отвечающие за развитие вариантов какого-либо признака, называют *аллельными*. Их принято обозначать буквами латинского алфавита. Аллельные гены могут быть *доминантными* (A , B) или *рецессивными* (a , b).

Организм, в локусах гомологичных хромосом которого находятся разные аллели (Aa ; $AaBb$), называют *гетерозиготой*. Если же в соответствующих локусах гомологичных хромосом расположены одинаковые аллели (AA , aa ; $AABB$, $aabb$), то такой организм называют *гомозиготой* по одному или нескольким признакам.

Доминантный аллель обуславливает развитие признака как у гомозигот, так и у гетерозигот. *Рецессивные аллели* вызывают развитие признака только в гомозиготном состоянии. Разные аллельные формы генов возникают в результате мутаций — изменения структуры полинуклеотидной последовательности ДНК. Ген может мутировать много раз, образуя много аллелей. Если в генофонде популяции существует серия мутаций какого-либо гена, определяющая многообразие вариантов признака, то имеет место явление *множественного аллелизма*. Примером множественных аллелей может служить наследование групп крови человека по системе ABO , детерминируемых геном (табл. 12.1). В популяциях людей существуют три аллеля гена: I^0 , I^a , I^b . В генотипах индивидуумов они комбинируются попарно, кодируя антигены поверхности эритроцитов.

Таблица 12.1

Группы крови человека в системе ABO

Аллели гена I	Возможные генотипы	Частота у населения (средние данные среди населения стран Европы), %
I^0	I^0I^0	46
I^A	I^AI^A , I^AI^0	42
I^B	I^BI^B , I^BI^0	9
	I^AI^B	3

Обычно исследователи имеют дело не непосредственно с генами, а с результатами их проявлений — *признаками*, или свойствами, организма. При изучении закономерностей наследования признаков рассматривают два организма, являющихся партнерами при скрещивании. Обычно скрещивают организмы, отличающиеся контрастными, *альтернативными* вариантами проявления какого-либо признака.

Совокупность всех признаков организма на определенной стадии онтогенеза называют фенотипом. Фенотип формируется в процессе реализации наследственной информации генотипа под воздействием факторов окружающей среды.

Опорные точки

- Генетика изучает два фундаментальных свойства живого — наследственность и изменчивость.
- Ген — участок молекулы ДНК или хромосомы, обуславливающий возможность проявления определенного признака.
- Признак — особенность строения на любом уровне организации.

12.2. Моногибридное скрещивание.

Первый и второй законы Менделя

Гибридологический метод, заключающийся в скрещивании и последующем учете расщеплений (соотношений фенотипических и генотипических разновидностей потомков), был разработан Г. Менделем (1865). К особенностям этого метода относят:

- проследивание при скрещивании не всего многообразного комплекса признаков у родителей и потомков, а анализ наследования отдельных, выделяемых исследователем альтернативных признаков. *Моногибридное* скрещивание — проследивают наследование одного, *дигибридное* — двух, *полигибридное* — нескольких признаков;
- количественный учет в ряду последовательных поколений гибридных потомков, различающихся по отдельным признакам;
- индивидуальный анализ потомства каждого организма.

Г. Мендель использовал для экспериментов *чистые линии*, т.е. совокупность гомозиготных по одному или нескольким признакам организмов, при скрещивании которых между собой (самоопылении у растений) расщепления по изучаемым признакам не наблюдалось.

Полученные данные Мендель обработал математически, в результате чего получилась четкая закономерность наследования отдельных признаков родительских форм их потомками в ряде последующих поколений. Эту закономерность Мендель сформулировал в виде правил наследственности, получивших позднее название законов Менделя.

Первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения (правило доминирования): *при скрещивании гомозиготных особей, отличающихся одной или несколькими парами альтернативных*

признаков, все гибриды первого поколения окажутся по этим признакам единообразными. У гибридов проявятся доминантные признаки одного из родителей.

Г. Мендель изучал наследование цвета семян гороха (его альтернативные варианты — желтый или зеленый — кодируются парой аллелей одного гена):

<i>P</i> (родители)	$AA \times aa$	
<i>G</i> (гаметы)	A	a
F_1 (гибриды первого поколения)	Aa	

Гибриды первого поколения оказались единообразными по исследуемому признаку. В F_1 проявился лишь один (желтый) из пары альтернативных вариантов признака цвета семян, названный *доминантным*.

Из гибридных семян гороха Г. Мендель вырастил растения, которые в результате самоопыления произвели семена второго поколения, как с желтой, так и с зеленой окраской семян. У части гибридов F_2 вновь возник признак, не обнаруженный у гибридов F_1 . Этот признак (зеленый) назван *рецессивным*. Соотношение потомков с доминантным и рецессивным проявлением признака оказалось близко к $3/4$ с доминантным признаком (желтые семена) и $1/4$ с рецессивным признаком (зеленые семена).

<i>P</i>	$Aa \times Aa$	
<i>G</i>	A, a	A, a
F_1	$1/4 AA, 1/4 Aa, 1/4 Aa, 1/4 aa$	

Второй закон Менделя можно сформулировать следующим образом: *при моногибридном скрещивании гетерозиготных особей (гибридов F_1) во втором поколении наблюдается расщепление по вариантам анализируемого признака в отношении 3:1 по фенотипу и 1:2:1 по генотипу.*

12.3. Цитологические основы наследования.

Правило «чистоты гамет»

Для объяснения распределения признаков у гибридов последовательных поколений Г. Мендель предположил, что каждый наследственный признак зависит от наличия в соматических клетках двух наследственных факторов, полученных от отца и матери. К настоящему времени установлено, что наследственные факторы Менделя со-

ответствуют генам, расположенным в хромосомах, поэтому сходство между поведением наследственных факторов и поведением хромосом при мейозе и оплодотворении стало очевидным.

Гомозиготные растения с желтыми семенами имеют генотип AA и образуют гаметы одного сорта с аллелью A ; растения с зелеными семенами имеют генотип aa и образуют гаметы с аллелью a . В момент оплодотворения происходит слияние половых клеток и возникают гетерозиготные диплоидные особи с генотипом Aa , образующие семена с доминантной желтой окраской.

В F_1 во время анафазы первого деления мейоза гомологичные хромосомы с аллелями A и a отходят к разным полюсам клетки и затем попадают в разные гаметы, причем яйцеклеток с аллелем A и с аллелем a образуется примерно в равном количестве, так же как и спермиев с A и a . Вероятность оплодотворения яйцеклеток с A и a аллелями спермиями с A аллелем равна вероятности оплодотворения их спермиями с a аллелем.

Соотношение генотипов особей гибридных поколений можно показать графически при помощи решетки Пеннета. При ее составлении гаметы одного из родителей выписывают снаружи решетки по вертикали, гаметы другого — по горизонтали. Возникающие в результате оплодотворения зиготы вписываются внутри в клетках на пересечении линий, идущих от соответствующих гамет.

		Гаметы женского организма	
		$\frac{1}{2}A$	$\frac{1}{2}a$
Гаметы мужского организма	$\frac{1}{2}A$	$\frac{1}{4}AA$	$\frac{1}{4}Aa$
	$\frac{1}{2}a$	$\frac{1}{4}Aa$	$\frac{1}{4}aa$

Таким образом, правило «чистоты гамет» можно сформулировать следующим образом: *в процессе образования половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из аллельной пары.*

Опорные точки

- Г. Мендель использовал для скрещивания особи, относящиеся к чистым линиям.
- Строгий математический анализ позволил выявить закономерности наследования альтернативных признаков.
- В настоящее время закономерности наследования признаков, выявленные Г. Менделем, возведены в ранг законов, носящих его имя.

12.4. Дигибридное скрещивание.

Третий закон Менделя (закон независимого комбинирования)

Дигибридным называют скрещивание, при котором прослеживается наследование по двум парам альтернативных признаков. В опытах Менделя при скрещивании гомозиготного сорта гороха, имевшего желтые *АА* и гладкие *ВВ* семена, с сортом гороха с зелеными *аа* и морщинистыми *bb* семенами гибриды F_1 имели желтые и гладкие семена, т.е. проявились доминантные признаки (гибриды единообразны).

<i>P</i>	<i>AABB</i> × <i>aabb</i>	
<i>G</i>	<i>AB</i>	<i>ab</i>
F_1	<i>AaBb</i>	

При скрещивании дигетерозигот (особей F_1) во втором поколении гибридов (F_2) будет наблюдаться расщепление признаков по фенотипу в соотношении 9:3:3:1.

$$P \rightarrow AaBb \times AaBb$$

Гаметы	$\frac{1}{4} AB$	$\frac{1}{4} Ab$	$\frac{1}{4} aB$	$\frac{1}{4} ab$
$\frac{1}{4} AB$	$\frac{1}{16} AABB$	$\frac{1}{16} AABb$	$\frac{1}{16} AaBB$	$\frac{1}{16} AaBb$
$\frac{1}{4} Ab$	$\frac{1}{16} AABb$	$\frac{1}{16} AAbb$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} Aabb$
$\frac{1}{4} aB$	$\frac{1}{16} AaBB$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} aaBB$	$\frac{1}{16} aaBb$
$\frac{1}{4} ab$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} Aabb$	$\frac{1}{16} aaBb$	$\frac{1}{16} aabb$

Гибридные семена в F_2 распределились на четыре фенотипические группы в соотношении: $\frac{9}{16}$ с гладкими желтыми (*A-B-*), $\frac{3}{16}$ с гладкими зелеными (*A-bb*), $\frac{3}{16}$ с морщинистыми желтыми (*aaB-*) и $\frac{1}{16}$ — с зелеными морщинистыми семенами (*aabb*). Таким образом, форма семян комбинировалась независимо от цвета семян и у потомков F_2 наблюдались новые комбинации признаков. Это явление получило название закона независимого комбинирования: *гены разных аллельных пар и соответствующие им признаки наследуются потомками независимо друг от друга, комбинируясь в различных сочетаниях.*

Одна пара аллельных генов комбинируется независимо от другой пары аллельных генов, так как они расположены в разных парах гомологичных хромосом.

При образовании гамет дигетерозигота $AaBb$ образует четыре типа гамет. В анафазе мейоза I гомологичные хромосомы каждой пары расходятся к разным полюсам клетки независимо от других пар гомологичных хромосом. Поэтому аллели одной пары распределяются по гаметам независимо от аллелей других пар. Каждая гамета может получить только один ген из каждой аллельной пары. Таким образом, каждая дигетерозигота образует четыре сорта гамет примерно в одинаковом количественном соотношении. Соответственно независимому распределению аллельных генов каждой пары гомологичных хромосом осуществляется и независимое наследование обусловленных ими признаков. Любая женская гамета имеет равные шансы быть оплодотворенной любой мужской.

Расщепления, полученные Г. Менделем, носят статистический характер, т.е. определяются вероятностным характером комбинирования хромосом в мейозе и гамет при оплодотворении. Поэтому экспериментальные данные не соответствуют абсолютно точно теоретически ожидаемому. Только специальные методы статистической обработки позволяют установить достоверность соответствия практических результатов теоретически ожидаемым.

12.5. Анализирующее скрещивание

При полном доминировании гетерозиготы (Aa) и доминантные гомозиготы (AA) характеризуются одинаковым доминантным фенотипом. Их генотипы можно различить только с помощью гибридологического анализа, т.е. по потомству, которое образуется в результате скрещивания, получившего название **анализирующего**. *Анализирующим является такой тип скрещивания, при котором испытываемую особь с доминантным признаком скрещивают с особью, гомозиготной по рецессивному аллелю.*

Если доминантная особь гомозиготна, потомство от такого скрещивания будет единообразным и расщепления не произойдет. В том случае, если особь с доминантным признаком гетерозиготна, расщепление произойдет в отношении 1:1 по фенотипу и генотипу при моногибридном скрещивании.

P	$Aa \times aa$	
G	A, a	a
F_1	Aa, aa	

При дигибридном анализирующем скрещивании расщепление по фенотипу и генотипу составит 1:1:1:1.

$$P \rightarrow AaBb \times aabb$$

	$\frac{1}{4} AB$	$\frac{1}{4} Ab$	$\frac{1}{4} aB$	$\frac{1}{4} ab$
ab	$\frac{1}{4} AaBb$	$\frac{1}{4} Aabb$	$\frac{1}{4} aaBb$	$\frac{1}{4} aabb$

Такой результат скрещивания прямо показывает, что у гетерозиготного организма образуется четыре сорта гамет, причем в приблизительно равном соотношении (по 25%). Одинаковые же гаметы гомозиготного рецессива как бы анализируют генотип организма, имеющего доминантный фенотип.

Опорные точки

- Гомозиготным называют организм, имеющий два одинаковых аллельных гена и образующий один сорт гамет по данной паре аллелей.
- Гетерозиготный организм содержит два различных варианта одной и той же аллели и образует два сорта гамет.
- Доминантный ген проявляется фенотипически как в гомо-, так и в гетерозиготном организме; рецессивный — только в гомозиготном.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое наследственность и изменчивость?
2. Какие методы используются при генетических исследованиях?
3. Кто является основоположником генетики?
4. Какими свойствами характеризуется материал наследственности? Кто впервые высказал предположение об этих свойствах?
5. В каких клеточных структурах в основном находятся гены?
6. Какова химическая природа генов?
7. Что такое гибринологический метод генетического анализа? Кем он разработан?
8. В чем главные особенности метода, примененного Менделем в его опытах?
9. Что такое альтернативные признаки? Какие признаки называются доминантными, какие рецессивными?
10. В чем суть закона единообразия гибридов первого поколения?
11. В чем суть закона расщепления?

12. Что такое аллельные гены, каково их происхождение?
13. Чем обусловлено явление множественного аллелизма?
14. Каковы клеточные основы правила чистоты гамет?
15. Какой характер носит расщепление в F_2 , наблюдавшееся Менделем при моногибридном скрещивании?
16. Что такое полигибридное и дигибридное скрещивание?
17. Проявляется ли при полигибридном скрещивании закон единообразия гибридов F_1 ? На основании каких фактов сделан вывод о независимом наследовании двух разных признаков у гороха в опытах Менделя?
18. На основании каких наблюдений сделан вывод о свободном комбинировании вариантов этих признаков в потомстве F_2 ?
19. Как формулируется закон независимого наследования признаков? Каковы клеточные основы этой закономерности?
20. Какие гены подчиняются закону независимого наследования?
21. Что такое анализирующее скрещивание?
22. Какие заключения можно сделать на основании результатов анализирующего скрещивания?
23. От чего зависит количество типов гамет, образуемых организмом?
24. Сколько типов гамет образуют организмы со следующими генотипами: Aa , $AaBb$, $AABBCCDD$, $aabbccdd$, $AabbCCdd$, $AabbCcdd$?
25. Какой вывод можно сделать о генотипе организма, если при анализирующем скрещивании образуется два вида потомков в отношении 1:1, четыре вида потомков в отношении 1:1:1:1?
26. У человека карий цвет глаз доминирует над голубым. Голубоглазая женщина выходит замуж за гетерозиготного кареглазого мужчину. Какой цвет глаз может быть у их детей?
27. У человека близорукость доминирует над нормальным зрением. У близоруких родителей родился ребенок с нормальным зрением. Каков генотип родителей? Какие еще дети могут быть от этого брака?
28. У человека полидактилия (шестипалость) обусловлена доминантным геном. Его рецессивный аллель обуславливает развитие нормального количества пальцев. От брака гетерозиготных шестипалых родителей родился ребенок с шестью пальцами. Можно ли ожидать появления у них детей с нормальным количеством пальцев?
29. У человека ген, вызывающий одну из наследственных форм глухонемоты, рецессивен по отношению к гену нормального слуха.
 - А) Может ли от брака глухонемой женщины с нормальным гомозиготным мужчиной родиться глухонемой ребенок?
 - В) Каких внуков можно ожидать, если сын этих родителей женится на девушке с таким же генотипом по генам наследственной глухонемоты, как он сам?

30. У человека карий цвет глаз доминирует над голубым, а курчавые волосы — над гладкими. Голубоглазый курчавый мужчина, гетерозиготный по гену формы волос, женился на гомозиготной кареглазой женщине, имеющей гладкие волосы. Какие дети могут родиться в этой семье?
31. У человека умение лучше владеть правой рукой доминирует над леворукостью, а близорукость — над нормальным зрением. Мужчина и женщина, оба правши, страдающие близорукостью, вступили в брак. У них родилось трое детей: близорукий правша, близорукий левша и правша с нормальным зрением. Каковы генотипы родителей?
32. Резус-положительность (Rh^+) наследуется как доминантный аутосомный признак, а резус-отрицательность (Rh^-) — как рецессивный признак. В каком случае у резус-отрицательной женщины могут родиться дети с резус-положительной и резус-отрицательной кровью?

ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ. СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

Число генов у каждого организма значительно больше числа хромосом. Например, в геноме человека идентифицировано около 25 тыс. генов. Следовательно, в каждой хромосоме находится много генов. Работы Т. Моргана и его учеников в начале 20-х гг. XX в. показали, что гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются вместе, или **сцепленно**, т.е. *передаются в поколениях, преимущественно не обнаруживая независимого наследования*. Гены, расположенные в одной хромосоме, называют *группой сцепления*. Так как гомологичные хромосомы содержат аллельные гены, то в группу сцепления включают обе гомологичные хромосомы. Поэтому число групп сцепления соответствует гаплоидному набору. У человека — 23 группы сцепления, у плодовой мушки (дрозофилы) — четыре, у гороха — семь и т.п. Гомологичные хромосомы могут обмениваться аллельными генами в процессе кроссинговера (профаза первого деления мейоза), частота которого зависит от расстояния между генами.

Гены могут быть расположены в хромосоме непосредственно друг за другом. В таком случае кроссинговер между ними практически невозможен. Они почти всегда наследуются вместе. Такое сцепление называют *полным*. Т. Морган изучал наследование двух признаков (цвета тела и длины крыльев) у дрозофилы. При скрещивании гетерозиготного самца ($BbVv$) с серым телом и нормальной длиной крыльев с гомозиготной рецессивной самкой ($bbvv$ — черное тело и короткие крылья) образуется всего два фенотипических класса потомков: 50%

мух с серым телом и длинными крыльями и 50% мух с черным телом и короткими крыльями. Комбинаций признаков у потомков не происходило (рис. 13.1). У самцов дрозофилы кроссинговер практически не происходит, поэтому гены у дигетерозиготных самцов, расположенные в одной хромосоме, обнаруживают полное сцепление, т.е. наследуются вместе.

<i>P</i>	♂ $\frac{BV}{bv}$	×	♀ $\frac{bv}{bv}$
Гаметы	$\frac{BV}{bv}$		$\frac{bv}{bv}$
<i>F</i> ₁	$\frac{BV}{bv}$		$\frac{bv}{bv}$
	50%		50%

Рис. 13.1. Полное сцепление

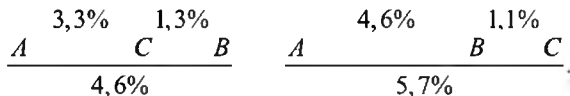
Если в анализирующем скрещивании поменять местами родительские формы, т.е. скрестить дигибридную самку с гомозиготным рецессивным самцом (рис. 13.2), то образуются четыре категории потомков: 41,5% мух серых с длинными крыльями, 41,5% — черных с укороченными крыльями, 8,5% — серых с укороченными крыльями и 8,5% — черных с длинными крыльями. Если бы каждая пара генов находилась в разных парах гомологичных хромосом (независимое наследование), то число сортов потомков должно быть примерно одинаковым (по 25% каждого из четырех сортов; см. параграф 12.5). *Такое отклонение от ожидаемого при независимом расщеплении свидетельствует о наличии сцепления.* Однако в отличие от скрещивания, где гетерозиготным был самец, у гетерозиготных самок в мейозе возможен обмен (кроссинговер) между локусами гомологичных хромосом, где находятся гены *B* и *V*. Рекомбинантные типы потомства при таком скрещивании возникают из кроссоверных гамет, которые несут рекомбинантные хромосомы, образующиеся у самки в процессе кроссинговера при мейозе. Такое сцепление генов называют *неполным*.

<i>P</i>	♀ $\frac{BV}{bv}$	x	♂ $\frac{bv}{bv}$
Гаметы	$\frac{BV}{bv}$, $\frac{bv}{bv}$, $\frac{Bv}{bv}$, $\frac{bV}{bv}$		$\frac{bv}{bv}$
<i>F</i> ₂	$\frac{BV}{bv}$	$\frac{bv}{bv}$	$\frac{Bv}{bv}$ $\frac{bV}{bv}$
	41.5%	41.5%	8.5% 8.5%

Рис. 13.2. Неполное сцепление

Расстояние между генами выражают в процентах кроссинговера между ними. Процент кроссинговера между двумя генами равен сумме процентов особей с новыми (отличными от родителей) комбинациями признаков. Так, в рассмотренном выше примере 17% потомков было с новыми комбинациями признаков (8,5% + 8,5%). Следовательно, расстояние между генами *B* и *V* равно 17%.

Частота кроссинговера зависит от расстояния между генами одной группы сцепления. Чем дальше гены расположены в хромосоме, тем кроссинговер между ними чаще и наоборот. Следовательно, о расстоянии между генами в хромосоме можно судить по частоте кроссинговера. Т. Морган и его сотрудники показали, что, установив частоту рекомбинаций (процента кроссинговера) между генами, относящимися к одной группе сцепления, можно построить карты хромосом с нанесенным на них порядком расположения генов. Например, если известно, что расстояние между двумя генами одной группы сцепления *A* и *B* составило 4,6% и требуется установить место расположения третьего гена *C* этой же хромосомы, то достаточно выяснить процент кроссинговера между геном *C* и генами *A* и *B*. Если процент кроссинговера между генами *A* и *C* составил 3,3%, а между генами *B* и *C* — 1,3%, то ген *C* расположен между генами *A* и *B*. Если же процент кроссинговера между генами *A* и *C* составил 5,7%, то ген *C* расположен на одном из концов хромосомы.



Опорные точки

- Т. Морган выявил закономерности наследования признаков, гены которых находятся в одной хромосоме.
- Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно.
- Кроссинговер — процесс, приводящий к возникновению новых комбинаций генов.

13.1. Хромосомное определение пола. Сцепленное с полом наследование

При изучении кариотипов клеток многих видов животных и растений было установлено, что ядра соматических клеток содержат

двойной набор аутосом, одинаковый у самцов и самок, и две половые хромосомы, по которым различаются оба пола. Так, например, у человека в соматических клетках женского организма имеются 44 аутосомы и две половые хромосомы — XX. У мужчин имеются также 44 аутосомы и одна X- и одна Y-хромосома (см. рис. 5.11). *Y-хромосома у млекопитающих, большинства насекомых, многих рыб, растений и др. организмов является определяющей в развитии мужского пола.* При созревании половых клеток в результате мейоза гаметы получают гаплоидный набор хромосом. Все яйцеклетки имеют 22 аутосомы и X-хромосому. Сперматозоиды будут двух сортов: 50% при сперматогенезе получают 22 аутосомы и Y-хромосому, другая половина — 22 аутосомы и X-хромосому. Пол будущего организма будет определяться при оплодотворении:

- если в яйцеклетку попадет Y-содержащий сперматозоид, то из зиготы разовьется особь мужского пола;
- если X-содержащий — то особь женского пола.

Таким способом поддерживается первичное соотношение полов 1:1, что является прямым результатом хромосомного механизма определения пола. Женский пол, который образует гаметы, одинаковые по половой хромосоме, называют *гомогаметным*, а мужской пол, образующий разные гаметы по X- и Y-хромосомам — *гетерогаметным*. У млекопитающих (в том числе человека), червей, ракообразных, большинства насекомых (в том числе дрозофилы), большинства земноводных, некоторых рыб гомогаметным является женский пол, гетерогаметным — мужской (рис. 13.3).

У некоторых насекомых (например, водяного клопа, кузнечика и др.) Y-хромосома вообще отсутствует. В этих случаях у самцов имеется всего одна X-хромосома. В результате половина сперматозоидов имеет половую хромосому, а другая — ее лишена.

У птиц, пресмыкающихся, некоторых земноводных и рыб, части насекомых (бабочек и ручейников) *гетерогаметным является женский пол, а мужской гомогаметным*. В этом случае для обозначения половых хромосом используют другие символы. Например, у кур, имеющих в соматических клетках 78 хромосом, хромосомная формула мужского пола $76A + ZZ$, женского — $76A + ZW$.

У пчел и муравьев нет половых хромосом: самки диплоидны, самцы гаплоидны. Самки развиваются из оплодотворенных яйцеклеток, трутни — из неоплодотворенных.

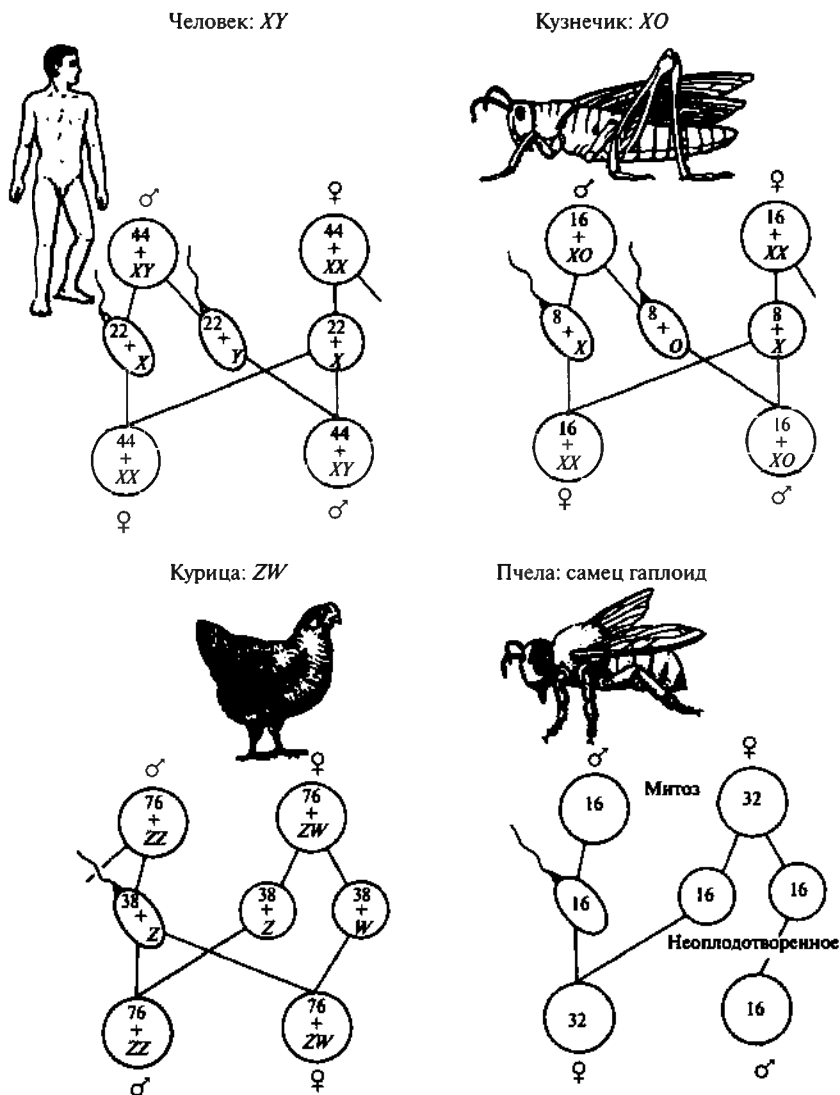


Рис. 13.3. Основные типы хромосомного определения пола

Сцепленно с полом наследуются признаки, гены которых находятся в половых хромосомах. У многих видов X- и Y-хромосомы резко раз-

личны по величине. *Y*-хромосома невелика по размерам и не содержит аллелей многих генов, расположенных в *X*-хромосоме (рис. 13.4). Таким образом, у мужчин большинство генов, локализованных в *X*-хромосоме, находятся в *гемизиготном* состоянии, т.е. представлены в единственном числе и не имеют аллельной пары. Наследование, сцепленное с *X*-хромосомой, может быть доминантным и рецессивным. Например, у человека сцепленно с *X*-хромосомой наследуются рецессивные болезни дальтонизм (цветовая слепота) и гемофилия (несвертываемость крови). Они встречаются чаще у мужчин.



Рис. 13.4. Локализация некоторых генов в половых хромосомах человека

P	$X^H X^h \times X^H Y$	
G	X^H, X^h	X^H, Y
F ₁	$X^H X^H, X^H Y, X^H X^h, X^h Y$	

H — нормальная свертываемость, *h* — гемофилия.

В брак вступили здоровый мужчина и женщина — носительница рецессивного гена гемофилии. Вероятность рождения больного мальчика в этой семье составит 50%. Девочки — здоровы, но половина будет носителями гена гемофилии.

При локализации гена в *Y*-хромосоме признаки передаются от отца к сыну. В *Y*-хромосоме находится ген, обуславливающий дифференцировку мужского пола, и ряд других генов.

Опорные точки

- Кариотип подавляющего большинства видов живых организмов включает аутосомы — хромосомы, одинаковые у представителей

обоих полов, и гетерохромосомы, по которым оба пола отличаются друг от друга.

- В половых хромосомах помимо генов, определяющих половую принадлежность, содержатся гены, не имеющие отношения к признакам того или иного пола.
- Аллельные гены в X - и Y -хромосомах наследуются в соответствии с законами Менделя.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое сцепленное наследование признаков? Кем и на каком объекте впервые было обнаружено такое наследование?
2. В чем главное отличие результатов анализирующего скрещивания в опытах Моргана от результатов аналогичного скрещивания при независимом наследовании признаков?
3. Кем были сформулированы основные положения хромосомной теории наследственности?
4. Каковы основные положения хромосомной теории наследственности?
5. Что такое ген? Каковы его свойства?
6. Что такое аллель? Что такое множественный аллелизм?
7. В чем заключаются клеточные основы сцепленного наследования признаков?
8. Что такое группа сцепления? Чему соответствует количество групп сцепления у организмов разных видов?
9. Каковы особенности анализирующего скрещивания при полном и неполном сцеплении? Приведите примеры.
10. Каковы клеточные основы неполного сцепления? От чего зависит сила сцепления между генами?
11. Как формулируется закон Моргана?
12. Что такое кроссоверные и некрссоверные гаметы, кроссоверное и некрссоверное потомство?
13. В каких единицах выражается расстояние между генами в хромосоме?
14. Сколько типов гамет и в каком процентном отношении образуют организмы с генотипом $AaBb$:
 - а) если аллельные гены расположены в разных парах гомологичных хромосом;
 - б) если аллельные гены расположены в одной паре гомологичных хромосом и расстояние между генами A и B составляет 12 морганид?
15. У человека признак гемофилии рецессивен и сцеплен с X -хромосомой. Девушка, отец которой страдал гемофилией, выходит замуж за здорового по этому признаку мужчину. Каких детей можно ожидать от этого брака?

16. У человека дальтонизм определяется рецессивным аллелем гена, сцепленного с X-хромосомой. От брака родителей с нормальным зрением родился ребенок дальтоник. Каков пол ребенка?
17. У человека наличие веснушек — доминантный аутосомный признак, а дальтонизм — рецессивный, сцепленный с полом признак. Гетерозиготная женщина с веснушками, имеющая отца дальтоника, выходит замуж за мужчину с нормальным зрением, не имеющего веснушек. Какое потомство может быть от такого брака?
18. Выпишите гаметы, образуемые дигибридным организмом, если данные гены сцеплены и расстояние между ними 18 морганид. Укажите, в каком процентном отношении образуются разные типы гамет.
19. Чем отличаются кариотипы организмов разного пола одного вида?
20. В чем отличие аутосом от половых хромосом (гетерохромосом)?
21. Что характеризует гетерогаметный и гомогаметный пол?
22. Когда у большинства видов, и в том числе человека, определяется пол потомства?
23. В каком соотношении распределяются по полу особи вида? От чего это зависит?
24. Что такое гемизиготность? У какого пола и по каким генам наблюдается гемизиготность?
25. Какие признаки наследуются сцепленно с полом? В чем заключаются особенности их наследования по сравнению с аутосомными признаками?
26. Сколько типов гамет образует голубоглазый мужчина дальтоник? Кареглазая, гетерозиготная по этому гену женщина, отец которой был гемофиликом?

13.2. Взаимодействие генов

Генотип любого организма представляет собой сложную систему взаимодействующих генов, как *аллельных*, так и *неаллельных*. Развитие признаков является результатом взаимодействия генов. Точнее, взаимодействия не самих генов (участков молекул ДНК), а образуемых на основе их генетической информации генных продуктов (РНК, а затем белков). Синтезируемые в клетках организма белки, образуя структуры или управляя процессами обмена веществ, играют важную роль в процессах формирования фенотипа организма.

При *взаимодействии аллельных генов* возможны разные варианты проявления признака. Если аллели находятся в гомозиготном состоянии, то развивается соответствующий аллелю вариант признака.

В случае гетерозиготности развитие признака будет зависеть от конкретного вида взаимодействия аллельных генов.

При полном доминировании фенотип гетерозиготы (Aa) не отличается от фенотипа доминантной гомозиготы (AA). Рecessивный признак имеют только рецессивные гомозиготы (aa). Примером полного доминирования может служить высокий рост растений над карликовостью, вьющиеся волосы над прямыми у человека и т.д.

Неполное доминирование наблюдается в случаях, когда фенотип гетерозигот (Aa) отличается от фенотипа гомозигот (AA и aa) промежуточной степенью проявления признака. Аллель, отвечающий за формирование признака, находясь в двойной дозе у гомозиготы (AA), проявляется интенсивнее, чем в одинарной дозе у гетерозиготы (Aa). Примером расщепления при неполном доминировании может служить наследование окраски цветков у растения ночной красавицы.

P	AA (растения с красными цветками) $\times$ aa (растения с белыми цветками)	
G	A	a
F_1	Aa (растения с розовыми цветками)	

P	$Aa \times Aa$	
G	A, a	A, a
F_2	$AA Aa Aa aa$	

В F_2 наблюдается расщепление 1:2:1 как по фенотипу, так и по генотипу.

При кодоминировании у гетерозиготных организмов каждый из аллельных генов вызывает формирование в фенотипе контролируемого им признака (антигена A и антигена B). Примером этой формы взаимодействия аллелей служит развитие IV группы крови человека по системе ABO .

P	$I^A I^A \times I^B I^B$	
G	I^A	I^B
F_1	$I^A I^B$	

Если человек гетерозиготен $I^A I^B$, его эритроциты имеют два поверхностных антигена: AB (IV группа).

Неаллельные гены — это гены, расположенные в негомологичных участках хромосом и кодирующие неодинаковые белки. Неаллельные

гены также могут взаимодействовать между собой. Это приводит к значительным численным отклонениям расщеплений по фенотипу от установленных Менделем при дигибридном скрещивании. Различают три основных типа взаимодействия неаллельных генов: *комплементарность, эпистаз и полимерию*.

Под комплементарностью понимают такой тип взаимодействия двух доминантных неаллельных генов, при котором эти гены вместе обуславливают развитие нового признака, отличного от родительских вариантов. Так, у душистого горошка есть ген *A*, обуславливающий синтез бесцветного предшественника пигмента — пропигмента. Ген *B* определяет синтез фермента, под действием которого из пропигмента образуется пигмент. Цветки душистого горошка с генотипом *aaBB* и *Aabb* имеют белый цвет: в первом случае есть фермент, но нет пропигмента, во втором — есть пропигмент, но нет фермента, переводящего пропигмент в пигмент. При скрещивании двух растений душистого горошка с белыми цветками (*Aabb* × *aaBB*) получается гибрид с пурпурной окраской цветков (*AaBb*), а в F_2 будет наблюдаться расщепление: $\frac{9}{16}$ растений будут с пурпурными лепестками цветов и $\frac{7}{16}$ белыми (9:7).

$$P \rightarrow AaBb \times AaBb$$

Гаметы	$\frac{1}{4} AB$	$\frac{1}{4} Ab$	$\frac{1}{4} aB$	$\frac{1}{4} ab$
$\frac{1}{4} AB$	$\frac{1}{16} AABB$	$\frac{1}{16} AABb$	$\frac{1}{16} AaBB$	$\frac{1}{16} AaBb$
$\frac{1}{4} Ab$	$\frac{1}{16} AABb$	$\frac{1}{16} AAbb$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} Aabb$
$\frac{1}{4} aB$	$\frac{1}{16} AaBB$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} aaBB$	$\frac{1}{16} aaBb$
$\frac{1}{4} ab$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} Aabb$	$\frac{1}{16} aaBb$	$\frac{1}{16} aabb$

Лепестки душистого горошка с генотипами *aaBB*, *aaBb*, *AAaa*, *Aabb*, *aabb* имеют белый цвет. Во всех остальных генотипах присутствуют оба доминантных неаллельных гена, что обуславливает образование пропигмента и фермента, участвующего в образовании пурпурного пигмента.

Эпистаз — *взаимодействие неаллельных генов, при котором один из них подавляется другим*. Подавляющий ген называется *эпистатическим*, подавляемый — *гипостатическим*. Эпистатическое взаимодействие неаллельных генов может быть *доминантным* и *рецессивным*.

Доминантный эпистаз наблюдается при наследовании окраски оперения кур. Ген *C* в доминантной форме определяет нормальную продукцию пигмента, доминантный ген *I* является эпистатическим по отношению к гену *C* ($I > C$). В результате этого куры, имеющие в ге-

нотипе доминантный аллель гена окраски, в присутствии эпистатического гена оказываются белыми. При скрещивании двух белых птиц (*IIcc* и *iiCc*) все особи F_1 тоже будут белыми (*IiCc*), но в F_2 произойдет расщепление по фенотипу в отношении: $^{13}/_{16}$ белых и $^3/_{16}$ окрашенных. Особи с генотипами *iiCc* и *I-C-* (вторые аллели могут быть как доминантными, так и рецессивными) будут белыми, а *iiC-* — окрашенными.

$$P \rightarrow IiCc \times IiCc$$

Гаметы	$^1/_4 IC$	$^1/_4 Ic$	$^1/_4 iC$	$^1/_4 ic$
$^1/_4 IC$	$^1/_16 IICC$	$^1/_16 IICc$	$^1/_16 IiCC$	$^1/_16 IiCc$
$^1/_4 Ic$	$^1/_16 IIcC$	$^1/_16 IIcc$	$^1/_16 IiCc$	$^1/_16 Iicc$
$^1/_4 iC$	$^1/_16 IiCC$	$^1/_16 IiCc$	$^1/_16 iiCC$	$^1/_16 iiCc$
$^1/_4 ic$	$^1/_16 IiCc$	$^1/_16 Iicc$	$^1/_16 iiCc$	$^1/_16 iiicc$

Рецессивный эпистаз характерен при наследовании окраски шерсти у домовых мышей. Окраска агути (рыжевато-серая окраска шерсти) определяется доминантным геном *A*. Его рецессивный аллель *a* в гомозиготном состоянии обуславливает черную окраску. Доминантный ген другой пары *B* не препятствует синтезу пигмента, гомозиготы по рецессивному аллелю *bb* являются альбиносами с белой шерстью и красными глазами (отсутствие пигмента в шерсти и радужной оболочке глаз). При скрещивании черной мыши с генотипом *aabb* и белой — с генотипом *AAbb* все потомки в F_1 (*AaBb*) будут иметь окраску агути. В F_2 расщепление по фенотипу происходит следующим образом: $^9/_{16}$ агути, $^3/_{16}$ черных и $^4/_{16}$ белых. Такое расщепление обусловлено гомозиготностью по эпистатическому гену *bb*.

$$P \rightarrow AaBb \times AaBb$$

Гаметы	$^1/_4 AB$	$^1/_4 Ab$	$^1/_4 aB$	$^1/_4 ab$
$^1/_4 AB$	$^1/_16 AABB$	$^1/_16 AABb$	$^1/_16 AaBB$	$^1/_16 AaBb$
$^1/_4 Ab$	$^1/_16 AABb$	$^1/_16 AAbb$	$^1/_16 AaBb$	$^1/_16 Aabb$
$^1/_4 aB$	$^1/_16 AaBB$	$^1/_16 AaBb$	$^1/_16 aaBB$	$^1/_16 aaBb$
$^1/_4 ab$	$^1/_16 AaBb$	$^1/_16 Aabb$	$^1/_16 aaBb$	$^1/_16 aabb$

Полимерия — такое взаимодействие доминантных неаллельных генов (полигенов), в результате которого степень развития признака зависит от числа этих генов в генотипе организма. Чем больше в генотипе доминантных неаллельных генов, тем сильнее выражен тот или иной признак. Признаки, зависящие от полимерных генов, относят

к *количественным* признакам (рост, вес у животных, длина колоса у злаков, количество сахара в корнеплодах сахарной свеклы и т.п.). Принципиальной особенностью количественных признаков является то, что различия по ним между отдельными организмами могут быть очень небольшими и требуют точных измерений; в отличие от качественных альтернативных признаков разница между некоторыми из них велика и видна просто при наблюдении.

Рассмотрим в качестве примера наследование цвета кожи у человека. Допустим, что темный цвет кожи зависит от двух пар доминантных неаллельных генов ($A_1A_1A_2A_2$). Рecessивные аллели этих генов обуславливают светлый цвет кожи человека ($a_1a_1a_2a_2$). Дети от брака мужчины негроидной расы и белой женщины будут мулатами.

P	$A_1A_1A_2A_2 \times a_1a_1a_2a_2$	
G	A_1A_2	a_1a_2
F_1	$A_1a_1A_2a_2$	

В потомстве от двух мулатов вероятность рождения представителя негроидной расы ($A_1A_1A_2A_2$) или белого ($a_1a_1a_2a_2$) будет равна $1/16$. Остальные генотипы попадают в промежуточные фенотипические классы.

$$P \rightarrow A_1a_1A_2a_2 \times A_1a_1A_2a_2$$

Гаметы	$1/4 A_1A_2$	$1/4 A_1a_2$	$1/4 a_1A_2$	$1/4 a_1a_2$
$1/4 A_1A_2$	$1/16 A_1A_1A_2A_2$	$1/16 A_1A_1A_2a_2$	$1/16 A_1a_1A_2A_2$	$1/16 A_1a_1A_2a_2$
$1/4 A_1a_2$	$1/16 A_1A_1A_2a_2$	$1/16 A_1A_1a_2a_2$	$1/16 A_1a_1A_2a_2$	$1/16 A_1a_1a_2a_2$
$1/4 a_1A_2$	$1/16 A_1a_1A_2A_2$	$1/16 A_1a_1A_2a_2$	$1/16 a_1a_1A_2A_2$	$1/16 a_1a_1A_2a_2$
$1/4 a_1a_2$	$1/16 A_1a_1A_2a_2$	$1/16 A_1a_1a_2a_2$	$1/16 a_1a_1A_2a_2$	$1/16 a_1a_1a_2a_2$

Чем больше доминантных генов в генотипе, тем темнее кожа и наоборот.

Множественное (плейотропное) действие гена. Один и тот же ген может влиять на формирование ряда признаков организма. Например, ген, вызывающий образование бурой семенной кожуры у гороха, способствует развитию пигмента и в других частях растений. У человека есть ген, определяющий рыжую окраску волос. Этот же ген обуславливает более светлую окраску кожи, а также появление веснушек. Для большинства генов с той или иной степенью плейотропии характерно сильное влияние на один признак и значительно более слабое влияние

на другие. На уровне первичного действия ген имеет единственную функцию — кодирование одного полипептида. Плейотропный эффект проявляется в том, что действие фермента помимо влияния на один признак отражается на вторичных реакциях биосинтеза, которые в свою очередь влияют на формирование различных признаков организма. Действие гена может быть изменено соседством других генов и условиями внешней среды. Таким образом, *в онтогенезе действуют не отдельные гены, а весь генотип как целостная сбалансированная система со сложными связями и взаимодействиями между ее компонентами*. Эта система динамична: появление в результате мутаций новых аллелей или генов, формирование новых хромосом и даже новых геномов приводит к заметному изменению генотипа во времени.

Рассмотрев различные виды взаимодействия генов, можно считать, что *генотип является сбалансированной системой взаимодействующих генов; развитие признака есть результат проявления нескольких генов в конкретных условиях среды*.

Опорные точки

- Генотип представляет собой систему взаимодействующих генов организма.
- Аллельные гены взаимодействуют между собой по принципу полного и неполного доминирования, кодоминирования и сверхдоминирования.
- Некоторые гены могут оказывать влияние на развитие многих признаков, проявляя плейотропное действие.

13.3. Цитоплазматическая наследственность

Помимо нуклеиновых кислот, входящих в состав хромосом и обуславливающих хромосомное наследование, в цитоплазме клеток про- и эукариот находятся молекулы ДНК (реже РНК), реплицирующиеся либо в виде автономных структур, либо в составе органоидов. Количество нехромосомной ДНК сравнительно невелико и составляет для разных организмов от десятых долей до нескольких процентов. Нехромосомные молекулы нуклеиновых кислот, реплицирующиеся автономно от хромосом в клетках эукариот и бактерий, называют общим термином — **плазмиды**. В составе плазмид могут находиться гены, кодирующие ряд признаков клеток-хозяев. Наследование этих генов не подчинено менделевским закономерностям наследования признаков.

У растений было обнаружено наследование пестролистности. Признак пестролистности связан с мутациями в ДНК хлоропластов, нарушающими синтез хлорофилла. Вследствие этого отдельные части листа и других зеленых органов растений лишены хлорофилла и оказываются светлыми. Во время мейоза хлоропласты попадают в цитоплазму яйцеклеток, а в клетках пыльцы большинства видов растений они практически отсутствуют. Таким образом, наследование пестролистности передается по материнской линии.

Митохондрии также содержат кольцевидные молекулы ДНК и имеют собственный аппарат белкового синтеза. Митохондриальные гены кодируют в основном две группы признаков, связанных с работой ферментативных систем синтеза АТФ и устойчивостью к антибиотикам и другим клеточным ядам. У многоклеточных организмов, размножающихся половым путем, передача в поколениях признаков, обусловленных митохондриальными генами, возможна только от материнского организма. Это связано с тем, что яйцеклетка в цитоплазме содержит много митохондрий, тогда как сперматозоид почти не содержит цитоплазмы.

Вопросы и задания для повторения

1. В чем заключается плейотропное действие генов?
2. Какие типы взаимодействия аллельных генов вы знаете? Приведите примеры.
3. Какое потомство можно получить от скрещивания растений ночной красавицы:
 - а) с розовым и розовым цветом лепестков;
 - б) с красным и розовым цветом лепестков;
 - в) с розовым и белым цветом лепестков?
4. Какие виды взаимодействия аллельных генов имеют место при наследовании групп крови у человека по системе АВ0?
5. Какое потомство может появиться от брака людей:
 - а) с I и IV группами крови;
 - б) гетерозиготных по II и III группам крови?
6. Какова вероятность появления потомства с I группой крови от брака двух гомозигот по генам II и III групп?
7. Что такое комплементарное взаимодействие генов?
8. Что такое эпистаз? Какие виды эпистаза вы знаете?
9. Что такое полимерное взаимодействие генов? Какие признаки организма наследуются полимерно?

10. Серповидноклеточная анемия (изменение нормального гемоглобина A на гемоглобин S) детерминруется рецессивным аллелем аутосомного гена. Заболевание у гомозиготных особей приводит к смерти обычно до полового созревания; гетерозиготные особи жизнеспособны, анемия у них чаще всего проявляется субклинически. Интересно, что малярийный плазмодий не может использовать для своего питания S -гемоглобин, поэтому люди, имеющие эту форму гемоглобина, не болеют малярией.
- А) Какова вероятность рождения детей, устойчивых к малярии, в семье, где один из родителей гетерозиготен в отношении серповидноклеточной анемии, а другой гомозиготен по гену нормального гемоглобина?
- Б) Какова вероятность рождения детей, устойчивых к малярии, в семье, где оба родителя устойчивы к этому паразиту?
11. У человека система ABO групп крови обусловлена аллелями гена J . Гомозиготы по рецессивному аллелю J^0 имеют I группу крови. Аллели J^AJ^B , обуславливающие II и III группы крови, доминируют над аллелем J^0 , а по отношению друг к другу кодоминантны — генотип J^AJ^B обуславливает IV группу крови.
- А) Гетерозиготная женщина со II группой крови вышла замуж за гетерозиготного мужчину с III группой крови. Какую группу крови и генотип могут иметь их дети?
- Б) Группа крови у матери II, у отца — III. Можно ли установить их генотип, если у их ребенка IV группа крови?
- В) Ребенок имеет I группу крови, его мать — II, отец — III. Определите генотипы родителей. Какова вероятность рождения у этих родителей детей со II, III и IV группами крови?
12. В роддоме перепутали двух мальчиков. Один из них имел I группу крови, а другой — IV. Одна пара родителей имела I и II группы крови, а другая — II и IV. Кто чей сын?
13. Что такое цитоплазматическая наследственность? Какие клеточные структуры ее определяют?

Глава 14

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Изменчивость — способность организмов изменять свои признаки и свойства. Изменчивость возникает под воздействием внешней среды или появляется в результате изменений наследственного материала организма. Различают **ненаследственную (модификационную)** и **наследственную (комбинативную и мутационную)** изменчивость. В живой природе существуют различия не только между индивидами разных видов, но и между индивидами одного и того же вида, сорта, породы и т.п. В пределах одного вида практически не встречаются совершенно идентичные особи. Разнообразие организмов, несомненно, представляет собой наиболее характерную особенность живого мира. Благодаря разнообразию различные группы особей могут использовать разные элементы среды, что позволяет им расселиться практически повсеместно. Разнообразие также является основой эволюции.

Опорные точки

- Изменчивость представляет собой всеобщее свойство живых организмов приобретать новые признаки и свойства.
- Мутациями называют изменения структуры наследственного материала на разных уровнях его организации.
- Комбинативная изменчивость приводит к образованию уникальных генотипов.

14.1. Мутационная изменчивость

*Мутации (от лат. *mutatio* — изменение) — внезапные скачкообразные изменения наследственного материала организма, происходящие под влиянием среды.* Они могут приводить к изменению признаков, которые

могут быть унаследованы потомками данной клетки или организма. По проявлению в фенотипе могут быть доминантными и рецессивными, полезными, не затрагивающими жизнеспособность и плодовитость организма, а также вредными. Процесс возникновения мутаций получил название *мутагенеза*.

Различают *генеративные* мутации, возникающие в половых клетках и передающиеся по наследству, и *соматические* мутации, образующиеся в соматических клетках, не участвующих в половом размножении. Соматические мутации приводят к возникновению *генетических мозаик*, т.е. к изменению какой-то части организма, развивающейся из мутантной клетки. У растений соматические мутации могут передаваться потомству в том случае, если растения размножают не семенами, а вегетативно (например, черенками, почками, клубнями).

Изменения генома клетки могут осуществляться тремя путями:

- 1) в результате изменения нуклеотидного состава генов (*генные мутации*);
- 2) изменения порядка расположения генов в хромосомах (*хромосомные мутации*);
- 3) а также изменения числа хромосом (*геномные мутации*).

Генные мутации — *изменения первичной структуры ДНК*. В некоторых случаях достаточно изменений одной пары комплементарных нуклеотидов ДНК. Могут происходить замены, выпадения и вставки одного или нескольких нуклеотидов (рис. 14.1). Так как триплеты нуклеотидов ДНК кодируют аминокислоты белков, возможны следующие последствия генных мутаций:

- сохранение кодируемой до мутации аминокислоты в связи с вырожденностью генетического кода. Такая мутация не приведет к изменению первичной структуры белка и изменению признака организма;
- изменение одной пары комплементарных нуклеотидов в молекуле ДНК может привести к замене аминокислоты в соответствующем месте полипептидной цепи. Такой белок может привести к изменению признака организма;
- образование стоп кодона в начале или в середине гена с преждевременным прекращением синтеза полипептида также изменит фенотип организма.

С генными мутациями связано большинство изменений морфологических, биохимических и физиологических признаков организма. В результате генных мутаций для многих генов характерно наличие не двух аллельных форм (доминантной и рецессивной), а целой серии мутаций — множественных аллелей (см. параграф 12.1). Способность

мутировать — одно из свойств гена. Вероятность возникновения мутаций в природных условиях колеблется в отношении как отдельных генов, так и отдельных организмов. У фагов и бактерий частота мутаций отдельного гена варьирует от 10^{-9} до 10^{-8} в расчете на цикл размножения и клеточное деление. Для эукариот она выше и составляет 10^{-6} — 10^{-5} на одно поколение.

Г Ц Г	А Ц Ц	Ц А Т	Т Г Г ...	Исходная последовательность ДНК
Ц Г Ц	Т Г Г	Г Т А	А Ц Ц ...	
Г Ц Г	А Т Ц	Ц А Т	Т Г Г ...	Замена пары Ц—Г на Т—А
Ц Г Ц	Т А Г	Г Т А	А Ц Ц ...	
Г Ц Г	А Ц Ц	Т Ц А	Т Т Г	Г ... Вставка Т—А (обратите внима-
Ц Г Ц	Т Г Г	А Г Т	А А Ц	Ц ... ние на сдвиг рамки считыва-
				ния генетического кода)
Г Ц А	Ц Ц Ц	А Т Т	Г Г ...	Выпадение Г—Ц
Ц Г Т	Г Г Г	Т А А	Ц Ц ...	

Рис. 14.1. Некоторые виды генных мутаций

Мутагенные факторы могут вызывать повреждение генетического материала вследствие ошибок в ходе репликации, репарации и рекомбинации ДНК. К ним относят ионизирующую радиацию, ультрафиолетовое излучение, многие химические вещества и продукты метаболизма клеток. Однако, несмотря на обилие мутагенных факторов и большое разнообразие вызываемых ими нарушений структуры наследственного материала, далеко не все изменения в ДНК реализуются в виде наследственных изменений, мутаций. Многие первичные повреждения ДНК могут репарироваться (восстанавливаться) клетками как до репликации нуклеиновых кислот, так и после с помощью специальных ферментных систем. Только сохранившиеся после всех репараций повреждения ДНК, а также неточности восстановления первичной структуры ДНК в процессе репарации реализуются фенотипически в виде измененных признаков организма.

Хромосомные мутации — изменения расположения генов в хромосомах — происходят в результате дупликации (повторения) гена, инверсии (переворота одного или несколько генов на 180°), транслокации (переноса участка хромосомы, соизмеримого по длине с геном, в новое положение в той же или другой хромосоме), а также делеции — выпадения участка хромосомы (рис. 14.2). При транслокации ряда генов наблюдается так

называемый эффект положения гена — изменение проявления активности гена при перемещении его в другой участок хромосомы.

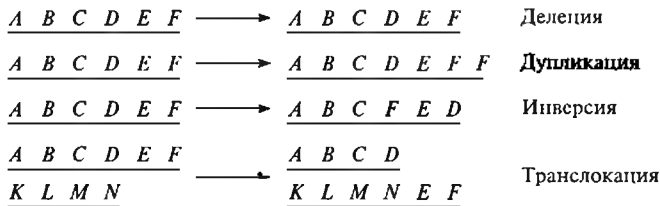


Рис. 14.2. Некоторые виды хромосомных мутаций.

Латинскими буквами показана локализация генов в хромосомах

Хромосомные перестройки могут возникать в результате образовавшихся при мутагенном воздействии разрывов хромосом, последующей утраты некоторых фрагментов и воссоединения частей хромосомы в ином порядке по сравнению с нормальной хромосомой, а также в результате неравного кроссинговера. Эти довольно значительные нарушения наследственного материала, как правило, обнаруживаются при микроскопировании хромосом, что используется в диагностике наследственных заболеваний человека.

Геномные мутации — изменения числа хромосом — могут быть двух видов.

Может происходить утрата или приобретение одной или нескольких хромосом (*анеуплоидия*, или *гетероплоидия*). Причиной анеуплоидий является нерасхождение хромосом в анафазе первого деления мейоза. В результате появляются гаметы, в которых некоторые хромосомы либо отсутствуют, либо представлены в двойном количестве. Особи, образующиеся из таких гамет, характеризуются измененным числом хромосом в кариотипе. Различают *моносомию*, *трисомию* и *полисомию* по отдельным хромосомам. Например, у человека могут быть лишняя X-хромосома, или 21-я хромосома, что является причиной аномалий развития.

Может происходить образование организмов или клеток, геном которых представлен более чем двумя ($3n$, $4n$, $6n$ и т.д.) наборами хромосом — *полиплоидия*. К полиплоидии могут привести следующие процессы: нерасхождение гомологичных хромосом в анафазе мейоза, вызывающее образование гамет с нередуцированным числом хромосом; слияние соматических клеток или их ядер; удвоение хромосом без последующего деления клеток. Полиплоидные формы растений широко распространены в природе и сельском хозяйстве. Полиплоидия всего организма у животных обычно несовместима с жизнью, так как

она вызывает нарушение генного баланса и механизма хромосомного определения пола, хотя часто встречаются полиплоидные соматические клетки в некоторых дифференцированных тканях печени, нервной системы и других органов.

Большинство мутантов уступает исходному типу в приспособленности, они менее жизнеспособны и поэтому отсеиваются в процессе отбора. Для эволюции и селекции большое значение имеют довольно редкие особи с благоприятными и нейтральными изменениями. Значение мутационного процесса связано прежде всего с тем, что он постоянно поддерживает высокую степень неоднородности природных популяций, являющуюся основой действия эволюционных факторов, прежде всего естественного отбора.

Задания для повторения

1. Участок гена, кодирующий полипептид, имеет в норме следующий порядок нуклеотидов:

3' ААААЦЦААААТАЦТТАТАЦАА 5'

Во время репликации третий слева аденин выпал из цепи. Определите структуру полипептидной цепи, кодируемой данным участком ДНК, в норме и после выпадения аденина.

2. Участок молекулы иРНК, который транскрибируется с ДНК, имеет в норме следующий порядок нуклеотидов:

АУГ ГГЦ УЦУ УГЦ ААА ГГЦ УАУ АГУ АГУ УАГ

Вследствие мутаций в кодирующей области гена произошли следующие изменения структуры иРНК:

АУГ	ГГЦ	УЦУ	УГЦ	ААА	ГГЦ	УАУ	АГУ	АГУ	УАГ	Неизменная иРНК
АУГ	ГГЦ	ЦУ	УГЦ	ААА	ГГЦ	УАУ	АГУ	АГУ	УАГ	Выпадение нуклеотида
		–У								
АУГ	ГГЦ	УЦУ		ААА	ГГЦ	УАУ	АГУ	АГУ	УАГ	Выпадение триплета
			–УГЦ							
АУГ	ГГЦ	УЦУ	УУГ	ЦАА	АГГ	УАУ	АГУ	АГУ	УАГ	Выпадение и вставка нуклеотидов
		+У			–Ц					

3. Определите структуру иРНК и полипептидной последовательности, которую она кодирует в норме и в каждом случае после мутации. Укажите возможные последствия генных мутаций:
 - а) на молекулярно-генетическом уровне;
 - б) на организменном уровне.

14.2. Комбинативная изменчивость

Комбинативная изменчивость возникает в результате перекомбинирования генов в процессе полового размножения диплоидных организмов и приводит к возникновению новых комбинаций генов в генотипах потомков. Комбинативная изменчивость есть результат следующих процессов:

- рекомбинации генов при кроссинговере в профазе первого деления мейоза;
- независимого расхождения хромосом в анафазе того же деления;
- случайного сочетания разных сортов гамет при оплодотворении.

Гены при комбинативной изменчивости не изменяются, но возникают новые их сочетания, что и приводит к появлению организмов с новыми фенотипами. Особь, гетерозиготная по n аллельным генам, образует 2^n типов гамет. В гаметах эукариотических организмов — десятки тысяч генов, и они могут дать громадное количество вариантов при скрещивании, что приводит к разнообразию потомков. Комбинативная изменчивость имеет колоссальное значение для эволюционных процессов:

- она постоянно изменяет фенотипы потомков;
- при взаимодействии неаллельных генов создает новые признаки;
- повышает жизнеспособность потомства;
- рецессивные мутации сохраняются у гетерозигот.

14.3. Модификационная изменчивость

Модификации — это эволюционно закрепленные реакции организма на изменения условий внешней среды при неизменном генотипе. Такой тип изменчивости имеет следующие особенности:

- изменения затрагивают большинство особей в популяции, живущих в сходных условиях среды;
- эти изменения обычно имеют приспособительный характер;
- как правило, модификационные изменения не передаются следующему поколению.

Каждый организм развивается и обитает в определенных условиях окружающей среды, испытывая на себе колебания освещенности, температуры, влажности, количества и качества пищи, влияние взаимодействий с другими организмами. Эти факторы могут оказывать действие на фенотип организмов. Например, клетки побегов клубней картофеля в темном подвале содержат пластиды, лишенные хлоро-

филла. На свету побеги зеленеют. Следовательно, синтез хлорофилла зависит не только от соответствующих генов, но и от внешнего фактора — освещенности. Под влиянием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, возникает загар — накопление в клетках кожи пигмента меланина. Для разных групп признаков характерна большая или меньшая зависимость от внешних условий. Границы изменчивости признака, возникающие под действием факторов среды, определяют его *норму реакции* (рис. 14.3). Норму реакции обуславливают гены организма, а от среды зависит, какой вариант в пределах этой нормы реакции реализуется в данном случае. Благодаря тому, что большинство модификаций имеют приспособительное значение, они способствуют адаптации организма в изменяющихся условиях существования. Широта индивидуальной нормы реакции обусловлена генотипом, а групповой — генофондом вида и зависит от важности признака в жизнедеятельности организма и в конечном счете от естественного отбора. Узкая норма реакции свойственна таким признакам, как размеры сердца или головного мозга у животных и человека или форма и размеры цветка у насекомоопыляемых растений. В то же время количество жира в организме млекопитающих и размер листьев растений изменяются в широких пределах.

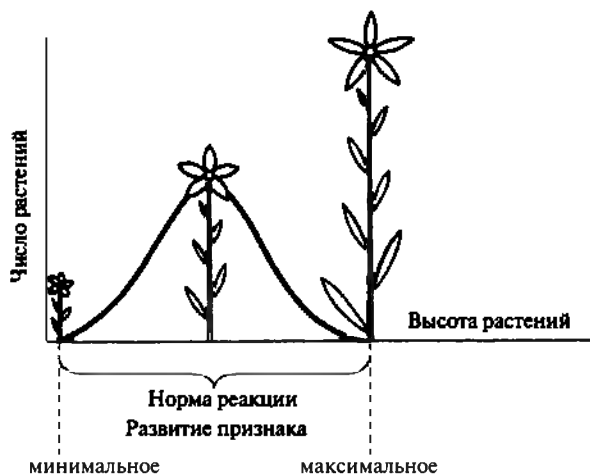


Рис. 14.3. Генетически обусловленная норма реакции определенного вида растений.

Вариационная кривая модификаций отражает частоту встречаемости различных форм. На организм редко воздействует сразу много неблагоприятных факторов среды, поэтому чаще всего встречаются средние члены вариационного ряда, а индивидуумов с минимальным или максимальным развитием какого-либо признака бывает немного.

Один и тот же ген может влиять на развитие признака различным образом у разных организмов. Это обусловлено генотипом и условиями внешней среды, в которых развивается организм. Фенотипическое проявление гена, т.е. степень выраженности признака, может варьировать. Это явление называется *экспрессивностью*. Например, аллели групп крови АВ0 у человека имеют постоянную экспрессивность (всегда проявляются), а аллели, определяющие окраску глаз, — варьирующую экспрессивность.

В некоторых случаях один и тот же мутантный признак может проявляться у одних и не проявляться у других особей одинакового генотипа по изучаемому гену. Это явление было названо *пенетрантностью*. Пенетрантность измеряется по проценту особей в популяции, имеющих мутантный фенотип. При полной пенетрантности (100%) мутантный ген проявляет свое действие у каждой особи, обладающей им; при неполной пенетрантности (меньше 100%) ген проявляет свой фенотипический эффект не у всех особей. Например, пенетрантность врожденного вывиха бедра (аутосомно-рецессивный тип наследования) у человека составляет 25%, т.е. болезнью страдает только $\frac{1}{4}$ рецессивных гомозигот. Это означает, что здоровый человек имеет непроявляющийся мутантный ген и может передать его детям. Экспрессивность и пенетрантность зависят от условий развития и обусловлены взаимодействием генов в генотипе и различной реакцией организмов на факторы внешней среды. В медицине пенетрантность — это доля людей с мутантным геном, имеющих наследственное заболевание, от общего числа носителей этого гена в популяции. Пенетрантность определяет вероятность заболевания, тяжесть заболевания зависит от экспрессивности данного гена. Пенетрантность может иметь значение при медико-генетическом консультировании в случае аутосомно-доминантных заболеваний. Здоровый человек, у которого один из родителей страдал подобным заболеванием, может иметь непроявляющийся мутантный ген и передать его детям.

Опорные точки

- Модификационная изменчивость представляет собой способность организмов приобретать признаки под непосредственным воздействием факторов окружающей среды.
- Модификации не затрагивают структуру наследственного материала.
- Возможность изменений того или иного признака под действием фактора среды определяется генотипом организма.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое изменчивость?
2. Какие существуют формы изменчивости?
3. Что такое комбинативная изменчивость? В чем ее эволюционное значение?
4. Какие клеточные процессы обеспечивают комбинативную изменчивость?
5. Что такое мутации? Чем они характеризуются? В чем их эволюционное значение?
6. Что такое генеративные и соматические мутации?
7. Что такое генные, хромосомные и геномные мутации?
8. Назовите виды геномных мутаций.
9. Назовите виды хромосомных мутаций.
10. Что такое мутагенные факторы?
11. Передаются ли потомству мутации, возникающие в соматических клетках родителей?
12. Что такое модификационная изменчивость? В чем ее эволюционное значение?
13. Что такое норма реакции?
14. Чем характеризуются модификации?
15. Что такое экспрессивность и пенетрантность?
16. Приведите примеры, подтверждающие важную роль среды в определении отдельных признаков.
17. Какие факторы определяют развитие фенотипа?
18. В одной из соматических клеток у женщины в анафазе митоза не произошло расхождение хроматид одной из X-хромосом. Клетки с какими кариотипами могут быть обнаружены у этой женщины?
19. Объясните механизм возникновения у человека кариотипа 47, XYY. Какой пол у этого человека?

ЗНАЧЕНИЕ ГЕНЕТИКИ ДЛЯ МЕДИЦИНЫ И ЗДРАВООХРАНЕНИЯ

Генетика человека имеет большое значение для медицины, так как около 5% новорожденных появляются на свет с теми или иными генетически обусловленными отклонениями в развитии. В настоящее время уже известно более 5 тыс. форм генетически обусловленных болезней человека. Очевидна роль генетики в изучении наследственных болезней человека и способов их профилактики, лечения, а также путей предотвращения вредного воздействия на наследственность неблагоприятных факторов среды. Изучение наследственности и изменчивости человека затруднено вследствие невозможности применить многие стандартные подходы генетического анализа. В частности, невозможно осуществить направленное скрещивание или экспериментально получить мутации. Человек является трудным объектом для генетических исследований также из-за позднего полового созревания и малочисленности потомства. Тем не менее в генетике человека разработаны и успешно используются методы, применяемые для изучения наследственных болезней человека.

15.1. Генеалогический метод

Он состоит в изучении *родословных* на основе менделевских законов наследования. Этот метод позволяет установить характер наследования признака (аутосомный, сцепленный с полом, доминантный или рецессивный), а также его моногенность или полигенность. На основе полученных сведений прогнозируют вероятность проявления изучаемого признака в потомстве, что имеет большое значение

для предупреждения наследственных заболеваний. На рисунке 15.1 приведены условные обозначения, используемые при составлении родословных. Анализ родословной имеет значение для оценки риска проявления наследственного заболевания у конкретного члена той или иной семьи, т.е. необходим при проведении медико-генетического консультирования.



Рис. 15.1. Условные обозначения родословной

При *аутосомном наследовании* признак характеризуется равной вероятностью проявления у мужчин и женщин. *Аутосомно-доминантное наследование* — доминантный аллель реализуется в признак как в доминантном гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии. При наличии хотя бы у одного родителя доминантного признака последний с разной вероятностью проявляется во всех последующих поколениях (рис. 15.2). Однако для доминантных мутаций характерна низкая пенетрантность. В ряде случаев это создает определенные трудности для определения типа наследования.

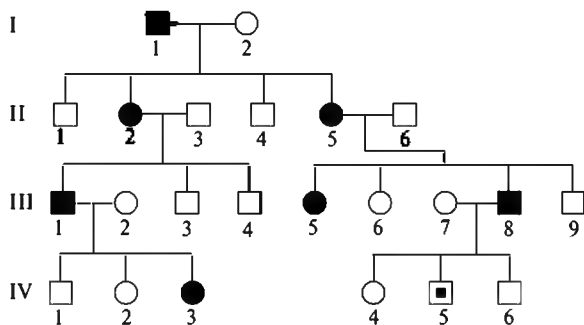


Рис. 15.2. Аутосомно-доминантный тип наследования. I—IV — число поколений

При *аутосомно-рецессивном наследовании* рецессивный аллель реализуется в признак только у рецессивных гомозигот. Рецессивные заболевания у детей встречаются чаще при браках между фенотипи-

чески нормальными гетерозиготными родителями. У гетерозиготных родителей ($Aa \times Aa$) вероятность рождения больных детей (aa) составит 25%, такой же процент (25%) будут здоровы (AA), остальные 50% (Aa) будут также здоровы, но окажутся гетерозиготными носителями рецессивного аллеля. В родословной при аутосомно-рецессивном наследовании заболевание может проявляться через одно или несколько поколений (рис. 15.3). Интересно отметить, что частота появления рецессивного потомства значительно повышается при близкородственных браках, так как концентрация гетерозиготного носительства у родственников значительно превышает таковую в общей массе населения.

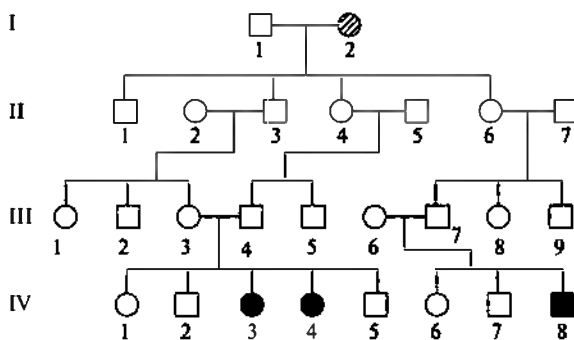


Рис. 15.3. Аутосомно-рецессивный тип наследования

Сцепленное с полом наследование характеризуется, как правило, неравной частотой встречаемости признака у мужчин и женщин и зависит от локализации соответствующего гена в X - или Y -хромосоме. Напомним (см. параграф 13.1), что в X - и Y -хромосомах человека имеются гомологичные участки, содержащие парные гены (см. рис. 13.4). Гены, локализованные в гомологичных участках, наследуются так же, как и любые другие гены, расположенные в аутосомах. В негомологичном участке Y -хромосомы находится ген, обуславливающий дифференцировку мужского пола, и ряд других генов. Они передаются от отца к сыну и проявляются только у мужчин (голандрический тип наследования). В X -хромосоме имеются два негомологичных участка, содержащих около 150 генов, которым нет аллельных в Y -хромосоме. Поэтому вероятность проявления рецессивного аллеля у мальчиков более высока, чем у девочек. По генам, локализованным в половых хромосомах, женщина может быть гомозиготной или гетерозиготной.

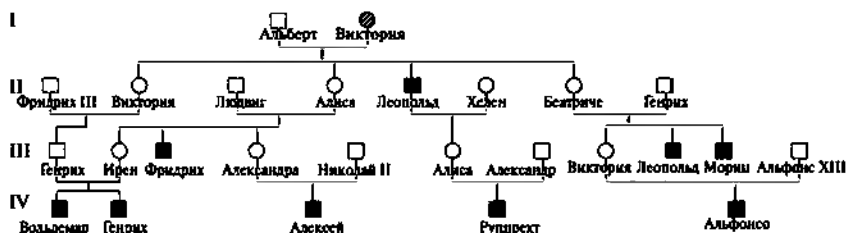


Таблица 15.1

Аутосомное наследование		
	Доминантное	Рецессивное
Глаза	Карие, светло-карие или зеленые	Серые или голубые
	Длинные ресницы	Короткие ресницы
Нос	Нос с горбинкой	Прямая или вогнутая переносица
	Узкая переносица	Широкая переносица
	Кончик носа смотрит прямо	Курносый нос
	Широкие ноздри	Узкие ноздри
Уши	Свободная мочка	Приросшая мочка
	Широкие	Узкие
Другие черты лица	Полные губы	Тонкие губы
	Ямочка на подбородке	Гладкий подбородок
	Выдающиеся скулы	Норма
	Выступающие зубы и челюсти	Норма
	Толстая нижняя губа	Норма

Окончание

Аутосомное наследование		
	Доминантный	Рецессивный
Волосы	Темные	Светлые
	Вьющиеся	Прямые
	Обильная волосатость тела	Мало волос на теле
	Преждевременное поседение	Норма
Кожа	Темная кожа	Светлая кожа
	Толстая	Тонкая
	Веснушки	Отсутствие веснушек
Руки	Праворукость	Леворукость
	Кисть с шестью или семью пальцами	Кисть с пятью пальцами
Сцепленное с X-хромосомой наследование		
Зрение	Нормальное цветовое зрение	Дальтонизм
Свертывание крови	Нормальное свертывание крови	Гемофилия
Сцепленное с Y-хромосомой наследование		
Гены, определяющие развитие мужского пола		

15.2. Популяционно-статистический метод

Генетическая характеристика популяции (группы особей одного вида, объединенных общей территорией и свободным скрещиванием) заключается в оценке распространенности изучаемого заболевания или признака среди населения. По этим данным определяются частоты генов и соответствующих генотипов в популяции. Популяционная генетика ведет свое начало с 1908 г., с формулировки *принципа генетического равновесия* Харди—Вайнберга: частоты генотипов по какому-либо гену будут поддерживаться постоянными из поколения в поколение для *идеальной популяции* (большая численность, отсутствие мутаций, дрейфа генов, миграций особей из других популяций, равная выживаемость фенотипов). Сумма частот аллелей одного гена (A , a), согласно формуле Харди—Вайнберга $pA + qa = 1$, в генофонде популяции является величиной постоянной. Сумма частот генотипов аллелей данного гена $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$ также величина постоянная.

Приведем пример: в одном из городов при обследовании на резус-фактор 16% людей оказались резус-отрицательными (рецессивный признак) и 84% — резус-положительными (доминантный признак).

- Гомозиготы по рецессивному аллелю составляют 16%, или 0,16,

отсюда частота рецессивного аллеля $a(q) = \sqrt{0,16} = 0,40$, или 40%.

- Частота доминантного аллеля $A(p) = 1 - 0,40 = 0,60$, или 60%.
- Гомозиготы $AA = p^2 = (0,60)^2 = 0,36$, или 36%.
- Гетерозиготы $Aa = 2pq = 2 \times 0,60 \times 0,40 = 0,48$, или 48%.

Следовательно, среди обследованного населения положительный резус-фактор имели 36% с генотипом AA и 48% с генотипом Aa . В итоге 84% населения были резус-положительными, а 16% — резус-отрицательными (aa).

Анализ распространения отдельных наследственных признаков (генов) в популяциях людей позволяет определить адаптивную ценность конкретных генотипов. Однажды возникнув, мутации могут передаваться потомству на протяжении многих поколений. Это приводит к полиморфизму (генетической неоднородности) человеческих популяций. Среди населения Земли практически невозможно (за исключением однояйцевых близнецов) найти генетически одинаковых людей. В гетерозиготном состоянии в популяциях находится значительное количество рецессивных аллелей (*генетический груз*), обуславливающих развитие различных наследственных заболеваний. Частота их возникновения зависит от концентрации рецессивного гена в популяции и значительно повышается при заключении близкородственных браков.

15.3. Близнецовый метод

Этот метод используют в генетике человека для выяснения степени наследственной обусловленности исследуемых признаков. Близнецы могут быть однояйцевыми (образуются на ранних стадиях дробления зиготы, когда из двух или реже из большего числа blastomeres развиваются полноценные организмы). Однояйцевые близнецы генетически идентичны. Когда созревают и затем оплодотворяются разными сперматозоидами две или реже большее число яйцеклеток, развиваются разнояйцевые близнецы. Разнояйцевые близнецы сходны между собой не более чем братья и сестры, рожденные в разное время. Частота появления близнецов у людей составляет около 1% ($1/3$ однояйцевых,

$2/3$ разнойцевых); подавляющее большинство близнецов является двойнями. Так как наследственный материал однойцевых близнецов одинаков, то различия, которые возникают у них, зависят от влияния среды на экспрессию генов. Сравнение частоты сходства по ряду признаков пар одно- и разнойцевых близнецов позволяет оценить значение наследственных и средовых факторов в развитии фенотипа человека.

15.4. Цитогенетический метод

Цитогенетический метод используют для изучения нормального кариотипа человека, а также при диагностике наследственных заболеваний, связанных с геномными и хромосомными мутациями. Кроме того, этот метод применяют при исследовании мутагенного действия различных химических веществ, пестицидов, инсектицидов, лекарственных препаратов и др.

В период деления клеток на стадии метафазы хромосомы имеют более четкую структуру и доступны для изучения. Диплоидный набор человека (см. рис. 5.11) состоит из 46 хромосом: 22 пар аутосом и одной пары половых хромосом (XX — у женщин, XY — у мужчин). Обычно исследуют лейкоциты периферической крови человека, которые помещают в специальную питательную среду, где они делятся. Затем готовят препараты и анализируют число и строение хромосом. Разработка специальных методов окраски значительно упростила распознавание всех хромосом человека, а в совокупности с генеалогическим методом и методами клеточной и генной инженерии дала возможность соотносить гены с конкретными участками хромосом. Комплексное применение этих методов лежит в основе составления карт хромосом человека.

Цитологический контроль необходим для диагностики хромосомных болезней, связанных с анеупloidией и хромосомными мутациями. Наиболее часто встречаются болезнь Дауна (трисомия по 21-й хромосоме), синдром Клайнфельтера ($47XXY$), синдром Шершевского—Тернера ($45X$) и др. Потеря участка одной из гомологичных хромосом 21-й пары приводит к заболеванию крови — хроническому миелолейкозу.

При цитологических исследованиях интерфазных ядер соматических клеток можно обнаружить так называемое тельце Барра, или половой хроматин (рис. 15.5). Оказалось, что половой хроматин в норме

есть у женщин и отсутствует у мужчин. Он представляет собой результат гетерохроматизации одной из двух X -хромосом у женщин. Зная эту особенность, можно идентифицировать половую принадлежность и выявлять аномальное количество X -хромосом.

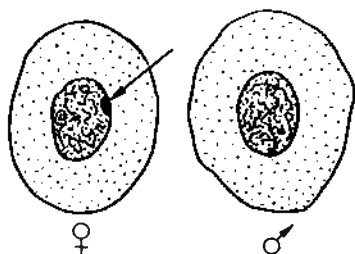


Рис. 15.5. Половой хроматин в ядре эпителиальной клетки слизистой оболочки рта (указан стрелкой)

Выявление многих наследственных заболеваний возможно еще до рождения ребенка.

Метод пренатальной диагностики заключается в получении околоплодной жидкости, где находятся клетки плода, и в последующем биохимическом и цитологическом определении возможных наследственных аномалий. Это позволяет поставить диагноз на ранних сроках беременности и принять решение о ее продолжении или прерывании.

15.5. Биохимический метод

Наследственные заболевания, которые обусловлены генными мутациями, изменяющими структуру или скорость синтеза белков, обычно сопровождаются нарушением углеводного, белкового, липидного и других типов обмена веществ. Наследственные дефекты обмена можно диагностировать посредством определения структуры затронутого белка или его количества, выявления дефектных ферментов или обнаружения промежуточных продуктов обмена веществ во внеклеточных жидкостях организма (крови, моче, поте и т.д.). Например, анализ аминокислотных последовательностей мутационно измененных белковых цепей гемоглобина позволил выявить несколько наследственных дефектов, лежащих в основе ряда заболеваний — гемоглобинозов. Так, при серповидно-клеточной анемии у человека аномальный гемо-

глобин вследствие мутации отличается от нормального заменой только одной аминокислоты (глутаминовой кислоты на валин).

В практике здравоохранения кроме выявления гомозиготных носителей мутантных генов существуют методы выявления гетерозиготных носителей некоторых рецессивных генов, что особенно важно при медико-генетическом консультировании. Так, у фенотипически нормальных гетерозигот по фенилкетонурии (рецессивный мутантный ген; у гомозигот нарушается обмен аминокислоты фенилаланина, что приводит к умственной отсталости) после приема фенилаланина обнаруживается повышенное его содержание в крови. При гемофилии гетерозиготное носительство мутантного гена может быть установлено с помощью определения активности фермента, измененного в результате мутации.

15.6. Медико-генетическое консультирование

Главные задачи медико-генетического консультирования заключаются в прогнозировании вероятности появления детей с той или иной наследственной аномалией. Детальное знакомство с родословными людей, применение разнообразных методов исследования позволяют врачу-генетику оценить степень риска рождения больного потомства. Рекомендации, даваемые в медико-генетических консультациях о разумности заключения данного брака, рождения детей, прерывания беременности, направлены на то, чтобы консультируемые лица могли их учитывать и добровольно принимать соответствующее решение.

Врачи не рекомендуют браки между близкими родственниками и между носителями наследственных болезней. В медико-генетические консультации супруги обычно обращаются уже после рождения у них детей с теми ли иными аномалиями и стремятся выяснить возможность появления наследственных дефектов у последующих детей. В некоторых случаях имеется возможность прогноза вероятности рождения второго здорового ребенка.

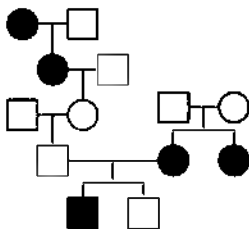
В ряде случаев медико-генетическое консультирование может выявить наличие таких наследственных болезней, развитие которых в значительной мере зависит от неблагоприятных воздействий среды. Тогда своевременное проведение профилактических мероприятий может предотвратить их фенотипическое развитие. Так, при генетической предрасположенности к ожирению рациональное питание, режим

труда и отдыха предотвращают или значительно снижают возникновение такой патологии.

В распоряжении врачей имеется весь арсенал рассмотренных выше методов генетики человека и ряд других методов, что позволяет не только лучше понять природу наследственных заболеваний, характер их наследования, но и прогнозировать степень риска рождения больных потомков, а также быстро диагностировать и лечить больных. Раннее выявление фенилкетонурии и назначение диеты с ограниченным количеством фенилаланина предотвращают возникновение повреждений в центральной нервной системе и появление наиболее тяжелых симптомов этого заболевания.

Вопросы и задания для повторения

1. Каковы особенности человека как объекта генетических исследований?
2. Какие методы применяются для изучения генетики человека?
3. В чем суть и каковы возможности генеалогического метода?
4. В чем суть и каковы возможности близнецового метода?
5. В чем суть и каковы возможности цитогенетического метода?
6. В чем суть и каковы возможности биохимического метода?
7. В чем суть и каковы возможности популяционно-статистического метода?
8. Какими особенностями характеризуется аутосомно-доминантный тип наследования? Аутосомно-рецессивный тип наследования?
9. Какими особенностями характеризуется сцепленное с полом наследование?
10. У мужчины произошла соматическая мутация — транслокация 21-й хромосомы на 15-ю. Клетки с какими кариотипами могут быть обнаружены у него при исследовании?
11. Определите доминантный или рецессивный характер наследования аутосомного признака и расставьте генотипы членов родословной.



ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Практическое воплощение законов наследственности и изменчивости нашло отражение в селекции животных, растений и микроорганизмов — способе выведения полезных для человека пород и сортов организмов. В этой главе вы познакомитесь с методами селекционной практики и некоторыми результатами работы ученых, узнаете о приемах, используемых в биотехнологии.

Селекция (от лат. *selectio* — отбор) представляет собой науку о создании новых и улучшении существующих пород домашних животных и сортов культурных растений. Вместе с тем под селекцией понимают и сам процесс изменения живых организмов, осуществляемый человеком для своих потребностей.

В процессе становления человека как вида ему пришлось не только защищаться от диких зверей, устраивать убежища и т.п., но и обеспечивать себя пищей. Поиск съедобных растений и охота — не очень надежные источники пищи, и голод был постоянным спутником первобытных людей.

Естественный отбор на интеллект и развитие общественных отношений в первобытном людском стаде создали возможность организации искусственной среды обитания для человека, уменьшающей его зависимость от природных условий. Одним из крупнейших достижений человека на заре его развития стало создание постоянного источника продуктов питания путем одомашнивания диких животных и возделывания растений.

16.1. Создание пород животных и сортов растений

Возникновение новых пород домашних животных и сортов культурных растений стало возможно вследствие существования у диких

видов комбинативной наследственной изменчивости как результата полового размножения и отбора, применяемого человеком. Животные и растения, выведенные человеком, имеют общие черты, резко отличающие их от диких видов. У культурных форм сильно развиты отдельные признаки, бесполезные или вредные для существования в естественных условиях, но полезные для человека. Например, способность некоторых пород кур давать 300 и более яиц в год лишена биологического смысла, поскольку такое количество яиц курица не может насиживать. Можно привести множество подобных примеров, относящихся не только к хозяйственно полезным признакам, но и к декоративным — у голубей, бойцовых петухов, некоторых пород собак.

Разнообразие и продуктивность культурных растений. Все современные домашние животные и возделываемые человеком растительные культуры произошли от диких предков. Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют одомашниванием. Оно началось, по-видимому, со случайного выращивания молодняка диких животных. Некоторые оказались способными существовать в контакте с человеком и начали размножаться в созданных для них условиях. Этот процесс широко известен уже 6—8 тыс. лет. Именно в это время человек вовлек в культуру большинство животных и растений, используемых и поныне.

Размеры и продуктивность культурных растений выше, чем у родственных диких видов, но вместе с тем они лишены средств защиты от поедания: горьких или ядовитых веществ, шипов, колючек. Для более полного удовлетворения пищевых и технических потребностей человека создаются все новые сорта растений и породы животных с заранее заданными свойствами. Разработка теории и методов создания и совершенствования пород животных и сортов растений представляет предмет селекции. Селекционеры исследуют специфические закономерности эволюции домашних животных и возделываемых растений, происходящей под направляющим влиянием человека.

Центры многообразия и происхождения культурных растений. Успех селекционной работы зависит главным образом от генетического разнообразия исходной группы растений или животных. Между тем генофонд существующих пород животных или сортов растений, естественно, менее разнообразен по сравнению с генофондом исходного дикого вида. Поэтому при выведении новых сортов растений и пород животных очень важны поиски и выявление полезных признаков у диких предков.

С целью изучения многообразия и географического распространения культурных растений Н.И. Вавилов организовал многочисленные экспедиции как в пределах территории нашей страны, так и во многие зарубежные страны. В результате этих экспедиций был собран огромный семенной материал, который был использован для селекционной работы. Н.И. Вавилов выделил семь центров происхождения культурных растений (табл. 16.1).

Таблица 16.1

Центры происхождения культурных растений (по Н.И. Вавилову)

Название центра	Географическое положение	Родина культурных растений
Южноазиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, о-ва Юго-Восточной Азии	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажан, 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, 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, чечевица, кормовые травы (11% культурных растений)
Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, кофейное дерево, сорго, бананы
Центральноамериканский	Южная Мексика	Кукуруза, длиннолопастный хлопчатник, какао, тыква, табак
Южноамериканский	Южная Америка вдоль западного побережья	Картофель, ананас, хинное дерево

Начатая Н.И. Вавиловым работа была продолжена другими ботаниками; после ряда уточнений в настоящее время насчитывается 12 первичных центров происхождения культурных растений.

Центры происхождения культурных растений, как показывают археологические исследования, тесно связаны с районами одомашнивания животных. Такие регионы получили название центров доместикации (от лат. *domesticus* — домашний). Многочисленные зоологические исследования подтвердили, что для каждого вида домашних животных, несмотря на обилие пород, существует, как правило, один дикий предок.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. На основе изучения богатейшего коллекционного материала Н.И. Вавиловым были сделаны важные обобщения, послужившие крупным вкладом в теорию селекции.

Изучение наследственной изменчивости у культурных растений и их предков позволило Н.И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство».

На примере семейства Злаковых Н.И. Вавилов показал, что сходные мутации обнаруживаются у целого ряда видов этого семейства. Так, черная окраска семян встречается у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и ряда других злаковых за исключением овса, проса и пырея, удлиненная форма зерна — у всех изученных видов. У животных также наблюдаются сходные мутации: альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Некоторые наследственные заболевания и уродства, встречающиеся у человека, отмечены и у некоторых животных. Животных с такими болезнями используют в качестве модели для изучения дефектов у человека. Например, катаракта бывает у мышей, крыс, собак, лошадей; гемофилия — у мыши и кошки; диабет у крысы; врожденная глухота — у морской свинки, мыши, собаки и т.д. То, что сходные, наследственно обусловленные нарушения жизнедеятельности встречаются у представителей разных видов одного и того же класса — класса Млекопитающих, убедительно

подтверждает закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Появление сходных мутаций объясняется общностью происхождения генотипов. В процессе возникновения новых видов от одного предка различия между ними устанавливаются только по части генов, обуславливающих успешное существование в конкретных условиях. Многие гены у видов, имеющих общее происхождение, остаются неизменными и при мутации дают сходные признаки.

Таким образом, обнаружение спонтанных или индуцированных мутаций у одного вида дает основание для поисков сходных мутаций у родственных видов растений или животных.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости успешно используется в селекционной практике. Работа по созданию семенных коллекций сортов культурных растений и их дикорастущих предков, начало которой положил Н.И. Вавилов, продолжается. В нашей стране в настоящее время коллекция включает более 320 тыс. образцов, относящихся к 1041 виду растений. Сюда входят дикие виды, сородичи культурных растений, старые местные сорта, все лучшее и новое, что создано за последнее время усилиями селекционеров всех стран мира. Из мирового генофонда ученые выделяют генетические источники хозяйственно ценных признаков: урожайности, скороспелости, устойчивости к болезням и вредителям, засухоустойчивости, устойчивости к полеганию и др. Современные генетические методы дают возможность добиваться в селекции растений очень крупных успехов. Так, использование ценных генов дикого эфиопского ячменя позволило создать выдающийся по продуктивности сорт ярового ячменя Одесский 100.

Опорные точки

- Богатейший коллекционный материал собран Н.И. Вавиловым в различных районах мира. Его изучение позволило выявить родину и диких предков многих культурных растений.
- Развитие идей Н.И. Вавилова позволило выделить 12 центров происхождения культурных растений.

Вопросы и задания для повторения

1. Чем отличаются одомашненные и культурные организмы от диких?
2. Какое значение для селекции имеет знание центров происхождения культурных растений?
3. Изложите сущность закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова.

16.2. Методы селекции растений и животных

Основная задача селекции — создание высокопродуктивных пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов, наилучшим образом удовлетворяющих пищевые и технические потребности человека.

Породой и сортом (чистой линией) называют популяцию организмов, искусственно созданную человеком, которая характеризуется специфическим генофондом, наследственно закрепленными морфологическими и физиологическими признаками, определенным уровнем и характером продуктивности. Каждой породе или сорту свойственна присущая ему норма реакции. Так, куры породы белый леггорн отличаются высокой яйценоскостью. Улучшение условий их содержания и кормления сопровождается повышением яйценоскости, а масса практически не меняется. Фенотип (в том числе продуктивность) наиболее полно проявляется лишь при определенных условиях, поэтому для каждого района с теми или иными климатическими условиями, агротехническими приемами и т.д. необходимо иметь свои сорта и породы.

Все эти факторы необходимо учитывать при интенсивном сельскохозяйственном производстве, цель которого — максимальное производство продуктов питания при минимальных затратах средств на единицу продукции. Интенсификация сельского хозяйства стала актуальной задачей нашего времени в связи с острой нехваткой продуктов питания в целых регионах мира. Особенно большое значение имеет дефицит белка, ничем не заменимого, без которого невозможно нормальное развитие. Решается эта проблема разными способами, включающими совершенствование агротехники, подбор пород животных и сортов культурных растений, наиболее продуктивных в данных условиях, производство кормового белка для животных из нетрадиционных источников и т.д. К числу таких способов относится и широкое использование современных методов селекции.

Отбор и гибридизация. Основными методами селекции являются отбор и гибридизация. В растениеводстве по отношению к перекрестно-опыляющимся растениям нередко применяется массовый отбор. При таком отборе в посеве сохраняют растения только с желательными качествами. При повторном посеве снова отбирают растения с определенными признаками. Так были выведены сорта ржи (например, сорт Вятка). Сорт, получаемый этим способом, не является генетически однородным, и отбор время от времени приходится повторять.

Индивидуальный отбор сводится к выделению отдельных особей и получению от них потомства. Индивидуальный отбор приводит

к выделению чистой линии — группы генетически однородных (гомозиготных) организмов. Путем отбора были выведены многие ценные сорта культурных растений (рис. 16.1).

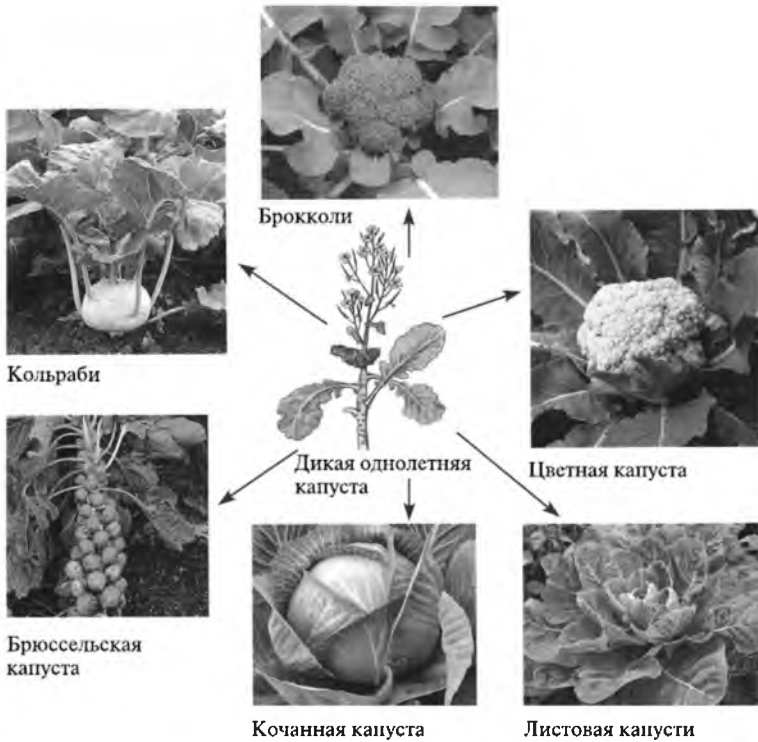


Рис. 16.1. Культурные разновидности капусты и их дикий предок

Для внесения в генофонд создаваемого сорта растений или породы животных ценных генов и получения оптимальных комбинаций признаков применяют гибридизацию с последующим отбором. Так, некий сорт пшеницы может иметь прочный стебель и быть устойчивым к полеганию, но в то же время легко поражается ржавчиной. Другой же сорт, с тонкой и слабой соломиной, устойчив к ржавчине. При скрещивании этих двух пшениц в потомстве обнаруживаются различные комбинации, в том числе у части растений сочетаются признаки устойчивости к полеганию и к ржавчине. Такие гибриды отбирают и используют для посева. В животноводстве трудно получить

массовый материал для отбора из-за малого числа потомков, поэтому широко используется индивидуальный отбор с тщательным учетом хозяйственно полезных признаков и гибридизации. У сельскохозяйственных животных проводят или близкородственное скрещивание с целью перевода большинства генов породы в гомозиготное состояние, или неродственное скрещивание между породами или видами. Неродственное скрещивание имеет целью комбинацию нескольких полезных признаков. Такое скрещивание при последующем строгом отборе приводит к улучшению свойств породы (рис. 16.2).



Рис. 16.2. Селекция животных: А — европейский кабан — представитель одного из видов, давшего начало породам домашних свиней; Б — чистопородная одомашненная свиноматка

При скрещивании разных пород животных или сортов растений, а также при межвидовых скрещиваниях в первом поколении гибридов повышается жизнеспособность и наблюдается мощное развитие (рис. 16.3). Это явление получило название гибридной силы, или *гетерозиса*. Оно объясняется переходом многих генов в гетерозиготное состояние и взаимодействием благоприятных доминантных генов. При последующих скрещиваниях гибридов между собой гетерозис затухает вследствие выщепления гомозигот.

Одно из выдающихся достижений современной селекции — разработка способов преодоления бесплодия межвидовых гибридов. Впервые это удалось осуществить в начале 1920-х гг. советскому генетику Г.Д. Карпеченко при скрещивании редьки и капусты. Это вновь созданное человеком растение не было похоже ни на редьку, ни на капусту. Стручки занимали как бы промежуточное положение и состояли из двух половинок, из которых одна напоминала стручок капусты, другая — редьки.



Рис. 16.3. Проявление гетерозиса у гибрида (в центре), полученного в результате скрещивания растений двух разных линий кукурузы (справа и слева)

Академику Н.В. Цицину удалось создать гибрид пшеницы с пыреем. На основе этого гибрида был выведен новый сорт пшеницы зерно-кормовой, который дает за три укоса в сезон до 300—450 ц/га зеленой массы. Методами отдаленной гибридизации получена новая зерновая и кормовая культура — гибрид пшеницы с рожью. Этот гибрид, названный тритикале, удачно сочетает ценные признаки пшеницы и ржи, давая высокие урожаи зерна и зеленой массы с высокими питательными качествами. Н.В. Цицину удалось получить этим способом и ряд кормовых культур.

Искусственный мутагенез. Естественные мутации, сопровождающиеся появлением полезных для человека признаков, возникают очень редко. На их поиски приходится затрачивать много сил и времени. Частота мутаций резко повышается при воздействии мутагенов. К ним относятся некоторые химические вещества, а также ультрафиолетовое и рентгеновское излучения. Эти воздействия нарушают строение молекул ДНК и служат причиной резкого возрастания частоты мутаций. Наряду с вредными мутациями нередко обнаруживаются и полезные, которые используются учеными в селекционной работе.

В качестве примеров можно привести полученные путем искусственного мутагенеза высокопродуктивные сорта ярового и озимого ячменя — важнейшей зернофуражной культуры в нашей стране — и сорт

яровой пшеницы Новосибирская 67, высеиваемой на большой площади. Таким путем удалось вывести также штаммы бактерий и грибов, активно синтезирующих необходимые человеку продукты — витамины, антибиотики.

Путем воздействия мутагенами в растениеводстве получают и полиплоидные растения, отличающиеся более крупными размерами, высокой урожайностью и более активным синтезом органических веществ. Широко распространены полиплоидные сорта клевера, сахарной свеклы, турнепса, ржи, гречихи (рис. 16.4), масличных растений.



Рис. 16.4. Растения гречихи: А — диплоидное ($2n = 16$); Б — тетраплоидное ($4n = 32$)

Опорные точки

- Селекция, по выражению Н.И. Вавилова, «представляет собой эволюцию, направленную волей человека».
- Первые попытки одомашнивания животных относятся к глубокой древности.
- Цель и задачи селекции — получение живых организмов с необходимыми человеку качествами.

Вопросы и задания для повторения

1. Что называют породой, сортом?
2. Какие основные методы селекции вы знаете?
3. С какой целью в селекционной работе производят скрещивание?
4. Что такое гетерозис?
5. С какой целью в селекции применяются мутагены?
6. Назовите мутагенные факторы.
7. Что такое массовый отбор? Индивидуальный отбор? Расскажите, как они проводятся.
8. Какие межвидовые гибриды вам известны? Что вы можете рассказать об их признаках и свойствах?
9. Какими особенностями отличаются полиплоидные сорта культурных растений?

16.3. Селекция микроорганизмов

Микроорганизмы интенсивно используются в самых разнообразных технологических процессах. Продукты жизнедеятельности прокарриот и одноклеточных эукариот с каждым годом все более широко применяют в разных отраслях народного хозяйства, где используется ферментативная деятельность этих организмов (в основном грибов и бактерий): в хлебопечении, пивоварении, виноделии, приготовлении многих молочных продуктов. В связи с этим развивается промышленная микробиология и ведется интенсивная селекция новых штаммов микроорганизмов с повышенной продуктивностью веществ, необходимых человеку. Такие штаммы имеют большое значение для производства кормового белка, ферментных и витаминных препаратов, используемых в пищевой промышленности, медицине, животноводстве. Например, микроорганизмы применяют для получения витаминов В₂, В₁₂. Дрожжевые грибы, растущие на гидролизатах древесины или за счет потребления парафинов, служат источником кормового белка. В дрожжах содержится до 60% белков. Применение этих высокобелковых концентратов позволяет дополнительно получать до 1 млн т мяса в год. Важное значение в народном хозяйстве имеет производство с помощью микроорганизмов незаменимых аминокислот. Недостаток в пище этих соединений резко тормозит рост. В традиционных для животных кормах незаменимых аминокислот мало, и для нормального питания скота приходится увеличивать рационы. Добавление же

1 т полученной путем микробиологического синтеза аминокислоты — лизина — позволяет сэкономить десятки тонн фуража.

Технологию получения необходимых человеку продуктов из живых клеток или с их помощью называют биотехнологией. Биотехнология развивается чрезвычайно быстро. За последние 20 лет возник ряд совершенно новых производств, основанных на использовании различных бактерий и грибов. Кроме уже упомянутых приведем еще два примера, отражающих широкие перспективы биотехнологии в близком будущем.

Первый пример — использование микроорганизмов в металлургии. Обычная технология извлечения металлов из руд не позволяет широко использовать бедные или сложные по составу руды. В результате их переработки образуются огромные скопления отходов, в атмосферу выбрасываются ядовитые газы. Биотехнология металлов основана на способности бактерий окислять минералы и переводить металлы в растворимые соединения. При окислении бактериями сульфидных минералов большинство цветных металлов и редких элементов переходит в раствор. Таким путем во всем мире только медь получают в количестве сотен тысяч тонн в год, причем стоимость ее в 2—3 раза ниже, чем стоимость меди, добываемой традиционным путем. С помощью бактерий извлекают из руды уран, золото и серебро, удаляют такую вредную примесь, как мышьяк.

Второй пример — использование способности микроорганизмов непрерывно синтезировать белки при благоприятных условиях. Ученые разработали способы внедрения в бактериальную клетку определенных генов, в том числе генов человека. Такие способы получили название генной инженерии. Бактериальная клетка синтезирует белок, кодируемый чужим для нее геном, в больших количествах. Так, при помощи кишечной палочки получают сейчас интерфероны — белки, подавляющие размножение вирусов, и инсулин, регулирующий уровень глюкозы в крови, гормон роста, а также другие биологически активные вещества и лекарственные препараты.

Перенос генов дает, кроме того, возможность преодолевать межвидовые барьеры и передавать отдельные признаки одних организмов другим.

Опорные точки

- Микроорганизмы широко используются в народном хозяйстве.
- Цель генетической инженерии — получение клеток, в первую очередь бактериальных, способных в промышленных масштабах вырабатывать некоторые белки человека для нужд медицинской практики.

Вопросы и задания для повторения

1. Какое значение для народного хозяйства имеет селекция микроорганизмов?
2. Приведите примеры промышленного получения и использования продуктов жизнедеятельности микроорганизмов.
3. Что такое биотехнология?
4. Что такое генная инженерия?

16.4. Достижения селекции к концу XX века

В нашей стране достигнуты большие, а по некоторым культурам выдающиеся достижения в области селекции. В настоящее время в совхозах выращивается около 5 тыс. сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. В большинстве случаев это высокоурожайные и ценные сорта, хорошо приспособленные к возделыванию в местных почвенно-климатических условиях различных зон нашей страны.

Путем сложной гибридизации географически отдаленных форм и индивидуального отбора академик П.П. Лукьяненко вывел высокопродуктивные сорта кубанской пшеницы: Безостая 1, Аврора, Кавказ. Академиком В.Н. Ремесло создан замечательный сорт озимой пшеницы Мироновская 808, а затем еще более морозоустойчивые сорта Юбилейная 50, Харьковская 63 и др. Широкой известностью в нашей стране и за рубежом пользуются сорта яровой пшеницы, выведенные А.П. Шехурдиным и В.Н. Мамонтовой: Саратовская 29, Саратовская 36, Саратовская 210 и др., которые возделываются в Сибири, Казахстане, Поволжье и составляют более 50% ярового клина в нашей стране. Исключительную ценность среди этих сортов представляет Саратовская 29. Зерно этого сорта имеет отличные технологические качества и служит стандартом хлебопекарных качеств пшеницы. Большую ценность представляет сорт мягкой пшеницы Грекум 114, полученный Н.В. Цициным, и многие другие. Академик В.С. Пустовойт также методом скрещивания и индивидуального отбора создал на Кубани сорт подсолнечника, содержащий до 50—52% масла в семенах.

В практике улучшения плодово-ягодных культур особое место занимает селекционная работа И.В. Мичурина. Ученый брал родительские растения из отдаленных географических областей, скрещивая их между собой. Подобными методами были выведены такие ценные сорта, как груша Бере зимняя Мичурина (от скрещивания

южного сорта груши Бере Рояль и дикой уссурийской груши) и яблоня Бельфлер-китайка (от американской яблони Бельфлер желтый и китайской яблони, растущей в Сибири).

Важным этапом в работе Мичурина было целенаправленное воспитание гибридных сеянцев. Оно заключалось в том, что в определенный период их развития создавались условия для доминирования признаков одного и подавления признаков другого родителя. Эффективное управление доминированием, которым пользовался И.В. Мичурин, состоит в различных способах обработки почвы — внесения удобрений в определенный период развития растения; прививки в крону другого растения и т.д. Применялся и метод ментора — воспитание на подвое, т.е. на растении, в крону которого привит черенок. И.В. Мичурин применял также отдаленную гибридизацию. Им получен своеобразный гибрид вишни и черемухи — церападус, а также гибрид терна и сливы, яблони и груши, персика и абрикоса. Все мичуринские сорта воспроизводятся путем вегетативного размножения.

В селекции животных также достигнуты значительные успехи. Создавая украинскую степную породу свиней, академик М.Ф. Иванов в качестве исходных форм для скрещивания выбрал высокопродуктивного хряка и неприхотливую к условиям содержания плодовитую украинскую свинью (матку). Затем он провел возвратное скрещивание полученных гибридов с тем же хряком. Путем дальнейшего скрещивания между собой потомков и последующего многократного индивидуального отбора была получена порода степной белой украинской свиньи. Эта порода сочетала плодовитость с высокой мясной продуктивностью и устойчивостью к неблагоприятным воздействиям окружающей среды.

Кроме того, в животноводстве выведены ценные высокопродуктивные породы крупного рогатого скота — Костромская, Казахская белоголовая, овец — Асканийская, Казахский архаромеринос и многие другие породы, отличающиеся повышенной жизнестойкостью в разнообразных условиях разведения нашей огромной страны. Благодаря селекции получены каракульские овцы, дающие шкурки различной окраски. В птицеводстве созданы линии, используемые для получения гибридов мясного (бройлеры) и яичного направлений.

Создание большого числа сортов сельскохозяйственных культур и многочисленных пород домашних животных тем не менее не решает всех проблем, стоящих перед сельским хозяйством. В условиях постоянного прироста населения, непосредственно не занятого в сфере производства сельскохозяйственных продуктов, остается актуальной

задача повышения продуктивности существующих и создания новых сортов культурных растений и пород домашних животных.

Опорные точки

- Значительные успехи достигнуты в области районирования культурных растений в различных климатических условиях.
- Размножение гибридных — мичуринских сортов осуществляется вегетативным путем.
- В условиях непрерывного роста населения актуальным является выведение новых высокопродуктивных пород животных и сортов растений.

Вопросы и задания для повторения

1. Приведите примеры достижений отечественных селекционеров в области растениеводства.
2. Расскажите о методах селекционной работы И.В. Мичурина.
3. Приведите примеры достижений селекционеров нашей страны в области животноводства.
4. Каковы принципы современной селекции в области растениеводства и животноводства?
5. В чем заключается значение районирования сельскохозяйственных культур в условиях нашей страны?
6. Каким образом осуществляют прививки растений?
7. Вспомните, каким образом можно преодолеть стерильность межвидовых гибридов? Как вы думаете, можно ли использовать эти методы для создания новых пород животных?
8. Какие проблемы вносит в генетическую инженерию несоответствие в строении генов про- и эукариотических организмов?
9. Как можно использовать достижения биотехнологии в народном хозяйстве?
10. Можно ли в настоящее время вырастить на приусадебном участке сорта плодовых деревьев, выведенные И.В. Мичуриным?
11. Какой вид искусственного отбора применяют хозяева беспородных домашних животных при появлении у них потомства?
12. Расскажите, как можно использовать закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова в селекционной практике?
13. Найдите на географической карте различные центры происхождения культурных растений и опишите климатические условия каждого из них.
14. Какие предковые формы растений и животных послужили основой для выведения современных домашних пород и сортов?

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Мир живых организмов обладает рядом общих черт, которые всегда вызывали у человека чувство изумления. Во-первых, это необычайная сложность строения организмов; во-вторых — очевидная целенаправленность, или приспособительный характер, многих признаков, а также огромное разнообразие жизненных форм.

Вопросы, порождаемые этими явлениями, совершенно очевидны. Каким образом возникли сложные организмы? Под действием каких сил сформировались их приспособительные признаки? Каково происхождение разнообразия органического мира и как оно поддерживается? Какое место в органическом мире занимает человек и кто его предки?

Во все века человечество пыталось найти ответы на приведенные здесь и многие другие подобные вопросы. В донаучных обществах объяснения выливались в легенды и мифы, некоторые из них послужили основой различных религиозных учений. Научная трактовка воплощена в *теории эволюции*, которой и посвящена настоящая глава.

Современная биология неотделима от концепции биологической эволюции. По мнению одного из крупнейших биологов-теоретиков XX в. Ф.Г. Добржанского, ничто в биологии не имеет смысла, кроме как в свете эволюции.

Мировое научное сообщество обоснованно считает, что отрицать биологическую эволюцию, оставаясь в рамках науки, сегодня уже невозможно. Эволюционное учение придает смысл, логику и стройность всему массиву накопленных биологией знаний более чем за трехтысячелетнюю историю.

Под эволюцией живого мира понимают закономерный процесс исторического развития живой природы с момента самого возникновения жизни на нашей планете до современности. Сущность этого

процесса состоит как в непрерывном приспособлении живого к постоянно меняющимся условиям окружающей среды, так и в появлении все более сложно устроенных форм живых организмов. В ходе биологической эволюции осуществляется преобразование видов, на этой основе возникают новые виды; постоянно происходит также и исчезновение видов — их вымирание.

Познакомимся с основными закономерностями развития жизни на Земле и проследим, как проходила биологическая эволюция на нашей планете.

17.1. История представлений о развитии жизни на Земле

Основной труд Ч. Дарвина — «Происхождение видов», в корне изменивший представление о живой природе, появился в 1859 г. Этому событию предшествовала более чем двадцатилетняя работа по изучению и осмыслению богатого фактического материала, собранного как самим Дарвином, так и другими учеными. В этом параграфе вы познакомитесь с основными предпосылками эволюционных представлений, первой эволюционной теорией Ж.Б. Ламарка; узнаете о теории Ч. Дарвина об искусственном и естественном отборе; современных представлениях о механизмах и скорости видообразования.

В настоящее время описано более 600 тыс. растений и не менее 2,5 млн видов животных, около 100 тыс. видов грибов и более 8 тыс. прокариот, а также до 800 видов вирусов. Исходя из соотношения описанных и не определенных пока современных видов живых организмов, ученые делают предположение о том, что в современной фауне и флоре представлены около 4,5 млн видов организмов. Кроме того, используя палеонтологические и некоторые другие данные, исследователи подсчитали, что за всю историю Земли на ней обитало не меньше 1 млрд видов живых организмов.

Рассмотрим, как в различные периоды истории человечества люди представляли себе сущность жизни, многообразие живого и возникновение новых форм организмов.

Первая попытка систематизировать и обобщить накопленные знания о растениях и животных и их жизнедеятельности была осуществлена Аристотелем (IV в. до н.э.), но еще задолго до него в литературных памятниках различных народов древности излагалось много интересных сведений об организации живой природы, главным обра-

зом связанных с агрономией, животноводством и медициной. Сами же биологические знания уходят корнями в глубокую древность и базируются на непосредственной практической деятельности людей. По наскальным рисункам кроманьонского человека (13 тыс. лет до н.э.) можно установить, что уже в то время люди хорошо различали большое число животных, служивших объектом их охоты.

В Древней Греции в VIII—VI вв. до н.э. в недрах целостной философии природы возникли первые зачатки античной науки. Основоположники греческой философии Фалес, Анаксимандр, Анаксимен и Гераклит искали материальное первоначало, из которого в силу естественного саморазвития возник мир. Для Фалеса этим первоначалом была вода. Живые существа, согласно учению Анаксимандра, образуются из неопределенной материи — «апейрона» по тем же законам, что и объекты неживой природы. Третий ионийский философ Анаксимен считал материальным первоначалом мира воздух, из которого все возникает и в который все возвращается обратно. Душу человека он также отождествлял с воздухом.

Величайшим из древнегреческих философов был Гераклит из Эфеса. Его учение не содержит специальных положений о живой природе, однако оно имело огромное значение как для развития всего естествознания, так и для становления представлений о живой материи. Гераклит впервые ввел в философию и науку о природе четкое представление о *постоянном изменении*. Первоначалом мира ученый считал огонь; он учил, что всякое изменение есть результат борьбы: «Все возникает через борьбу и по необходимости».

Большое влияние на развитие представлений о живой природе оказали исследования и умозрительные концепции других ученых античности: Пифагора, Эмпедокла, Демокрита, Гиппократ и многих других.

В Древнем мире были собраны многочисленные для того времени сведения о живой природе. Систематическим изучением животных занимался Аристотель, описавший более 500 видов животных и расположивший их в определенном порядке: от просто устроенных ко все более сложным. Намеченная Аристотелем последовательность тел природы начинается с неорганических тел и через растения идет к прикрепленным животным — губкам и асцидиям, а затем к свободноподвижным морским организмам. Аристотель и его ученики изучали также строение растений.

Во всех телах природы Аристотель различал две стороны: материю, обладающую различными возможностями, и форму — душу, под влия-

нием которой реализуется данная возможность материи. Он различал три вида души: растительную, или питающую, присущую растениям и животным; чувствующую, свойственную животным, и разум, которым, помимо двух первых, наделен человек.

На протяжении всего Средневековья труды Аристотеля были основой представлений о живой природе.

С установлением господства христианской церкви в Европе распространяется официальная точка зрения, основанная на библейских текстах: все живое создано Богом и остается неизменным. Такое направление в развитии биологии Средневековья называют *креационизмом* (от лат. *creatio* — создание, творение). Характерной чертой этого периода является описание существующих видов растений и животных, попытки их классификации, которые в большинстве своем носили чисто формальный (по алфавиту) или прикладной характер. Было создано множество систем классификаций животных и растений, в которых за основу произвольно принимались отдельные признаки.

Интерес к биологии возрос в эпоху Великих географических открытий (XV в.) и развития товарного производства. Интенсивная торговля и открытие новых земель расширяли сведения о животных и растениях. Из Индии и Америки в Европу завезли новые растения — корицу, гвоздику, картофель, кукурузу, табак. Ботаники и зоологи описывали множество новых, невиданных ранее растений и животных. В практических целях они указывали, какими полезными или вредными свойствами обладают эти организмы.

17.2. Система органической природы К. Линнея

Потребность в упорядочении быстро накапливающихся знаний привела к необходимости систематизировать их. Создаются практические системы, в которых растения и животные объединяют в группы в зависимости от их пользы для человека или приносимого ими вреда. Например, выделяли лекарственные растения, садовые или огородные культуры. Понятия «домашний скот» или «ядовитые животные» служили для обозначения самых разных по своему строению и происхождению животных. Вследствие удобства практическая классификация видов применяется до сих пор.

Однако ученых классификация живых организмов по признаку полезности удовлетворить не могла. Они искали такие свойства, которые позволили бы объединять растения и животных в группы по сходству

в строении и жизнедеятельности. Первоначально в основу систематики брали один или небольшое число произвольно выбранных признаков. Понятно, что при этом в одну и ту же группу попадали совершенно неродственные организмы.

На протяжении XVI—XVII вв. продолжалась работа по описанию животных и растений, их систематизации. Большой вклад в создание системы природы внес выдающийся шведский естествоиспытатель Карл Линней. Ученый описал более 8 тыс. видов растений, установил единообразную терминологию и порядок описания видов. Он объединил сходные виды в роды, сходные роды — в отряды, а отряды — в классы. Таким образом, в основу своей классификации он положил принцип *иерархичности* (т.е. соподчиненности) таксонов (от греч. *taxis* — расположение в порядке); это систематическая единица того или иного ранга. В системе Линнея самым крупным таксоном был *класс*, самым мелким — *вид*, *разновидность*. Это был чрезвычайно важный шаг на пути к установлению естественной системы. Линней закрепил использование в науке *бинарной* (т.е. двойной) номенклатуры для обозначения видов. С тех пор каждый вид называется двумя словами: первое слово означает *род* и является общим для всех входящих в него видов, второе слово — собственно *видовое название*. С развитием науки в систему были введены некоторые дополнительные категории: *семейство*, *подкласс* и др., а высшим таксоном стал *тип*. Но принцип построения системы остался неизменным. Например, систематическое положение домашней кошки можно описать следующим образом. Кошка домашняя (ливийская) входит в род Мелких кошек семейства Кошачьих отряда Хищных класса Млекопитающих подтипа Позвоночных типа Хордовых. Наряду с домашней кошкой род Мелких кошек включает европейскую дикую лесную кошку, амурского лесного кота, камышового кота, рысь и некоторых других.

Линней создал самую совершенную для того времени систему органического мира, включив в нее всех известных тогда животных и все известные растения. Будучи крупным ученым, он во многих случаях правильно объединил виды организмов по сходству строения. Однако произвольность в выборе признаков для классификации (у растений — строение тычинок и пестиков; у животных — строение клюва у птиц, строение зубов у млекопитающих) привела Линнея к ряду ошибок.

Линней сознавал искусственность своей системы и указывал на необходимость разработки естественной системы природы. Он писал: «Искусственная система служит только до тех пор, пока не найдена естественная».

Однако что означало для ученого XVIII в. понятие «естественная система»? Как теперь известно, *естественная система отражает происхождение животных и растений и основана на их родстве и сходстве по совокупности существенных черт строения*. Во времена господства религиозных представлений ученые полагали, что виды организмов созданы независимо друг от друга Творцом и неизменны. «Видов столько, — говорил Линней, — сколько различных форм создал в начале мира Всемогуший». Поэтому поиски естественной системы природы означали для биологов попытки проникновения в план творения, которым руководствовался Бог, создавая все живое на Земле. Совершенство строения видов, взаимное соответствие внутренних органов, приспособленность к условиям существования объяснялись мудростью Творца.

Однако среди философов и естествоиспытателей XVII—XIX вв. была распространена и иная система представлений об изменемости организмов, базировавшаяся на взглядах некоторых античных ученых. Такое направление в развитии биологии носит название *трансформизма* (от лат. *transformo* — превращаю, преобразую). Представителями трансформизма были такие выдающиеся ученые, как Р. Гук, Ж. Ламетри, Д. Дидро, Ж. Бюффон, Эразм, Ч. Дарвин, И.В. Гете и многие другие. Трансформисты допускали возможность целесообразности реакций организмов на изменения внешних условий, но не объясняли эволюционные преобразования организмов.

Правильное толкование происхождения органической целесообразности дал только Чарльз Дарвин.

17.3. Развитие эволюционных идей. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка

Несмотря на господство взглядов о неизменности живой природы, биологи, кто осмысленно, а кто и бессознательно, продолжали накапливать фактический материал, который противоречил этим представлениям. Открытие микроскопа в XVII в. и его применение в биологических исследованиях сильно расширили кругозор ученых. Возникли цитология и гистология, оформилась как наука эмбриология. Из кладоискательства и археологии выделилась палеонтология. Множество фактов, свидетельствующих об изменемости живой природы, требовали объяснения. Ученым, создавшим первую *эволюцион-*

ную теорию, был выдающийся французский естествоиспытатель Жан Батист Ламарк.

В отличие от многих своих предшественников, в теории эволюции Ламарк опирался на факты. Мысль о непостоянстве видов возникла у него вследствие глубокого изучения строения растений и животных. Своими трудами Ламарк внес большой вклад в биологию. Сам термин «биология» принадлежит ему. Занимаясь систематикой животных, Ламарк обратил внимание на сходство существенных черт строения у животных, не относящихся к одному виду. На основе сходства Ламарк выделил десять классов беспозвоночных вместо двух классов у Линнея (Насекомые и Черви). Среди них такие группы, как Ракообразные, Паукообразные, Насекомые, сохранились до наших дней, другие группы — Моллюски, Кольчатые черви — возведены в ранг типа. Известное несовершенство систематики Ламарка объясняется невысоким уровнем развития науки того времени, но в ней есть главное — стремление избежать искусственности группировок. Можно сказать, что Ламарк заложил основы естественной системы классификации. Он же впервые поставил вопрос о причинах сходства и возникновения различий у животных: «Мог ли я рассматривать... ряд животных от самых совершенных из них до несовершеннейших, — писал Ламарк, — и не попытаться установить, от чего может зависеть этот столь замечательный факт? Не должен ли был я предположить, что природа последовательно создавала различные тела, восходя от простейшего к наиболее сложному?». Обратим внимание на слова «природа создавала». Впервые со времен Лукреция ученый осмеливается сказать, что не Бог создавал организмы разной степени сложности, а природа на основе естественных законов привела к появлению на Земле огромного разнообразия живых организмов.

Ламарк приходит к эволюционной идее. Величайшая его заслуга заключается в том, что эволюционная идея у него тщательно разработана, подкреплена многочисленными фактами и поэтому превращается в теорию. В основу ее положено представление о развитии, постепенном и медленном, от простого к сложному и о важной роли факторов внешней среды в преобразовании организмов.

В своем основном труде «Философия зоологии», опубликованном в 1809 г., Ламарк приводит многочисленные доказательства изменчивости видов. К числу таких доказательств Ламарк относит изменения под влиянием одомашнивания животных и окультуривания растений при переселении организмов в другие места обитания с иными условиями существования. Важную роль в возникновении новых видов

Ламарк отводит постепенным переменам гидрогеологического режима на поверхности Земли и климатических условий. Таким образом, в анализ биологических явлений Ламарк включает два новых фактора — *фактор времени* и *условия внешней среды*. Это был большой шаг вперед по сравнению с механистическими представлениями сторонников неизменности видов. Однако каковы же механизмы изменчивости организмов и образования новых видов?

Ламарк считал, что их два: во-первых, *стремление организмов к совершенствованию* и, во-вторых, *прямое влияние условий внешней среды на развитие признаков и наследование качеств, приобретенных в течение жизни организма*.

По мнению ученого, каждому организму присуще свыше стремление к совершенствованию, которое реализуется особью путем упражнения (или неупражнения) органов, подобно тому как спортсмен, стремящийся к высоким результатам, совершенствует свое мастерство. В результате подобных усилий происходит изменение того или иного признака, передающегося потомству. Так, небольшие односторонние изменения суммируются в ряду поколений в течение многих десятков тысяч лет и через множество поколений приводят к появлению новых форм.

Причиной многообразия живого Ламарк считал воздействие различных факторов среды. Реакции организма на это воздействие соответствуют изменениям среды и передаются по наследству. Например, при скудном травяном покрове жирафы вынуждены ошипывать листья с деревьев, постоянно вытягивая шею, чтобы достать их. Действие из поколения в поколение подобной привычки привело к тому, что передние ноги жирафов оказались длиннее задних, а шея значительно вытянулась (рис. 17.1). Подобным образом объясняли и наличие перепонки между пальцами у водоплавающих птиц или удлинение языка у муравьедов. Ламарк считал, что новые признаки всегда полезны и наследуются.

Это представление об изначальной целесообразности любой реакции на измененные условия, так же как и мнение о прямом воздействии окружающей среды на эволюционные процессы и внутреннем стремлении организмов к прогрессу, оказалось ошибочным. Ламарк подчеркивал роль условий среды в возникновении фенотипических приспособлений организмов, но, хотя эти приобретенные признаки изменяют фенотип, они, не оказывая влияния на генотип, не могут передаваться потомству.

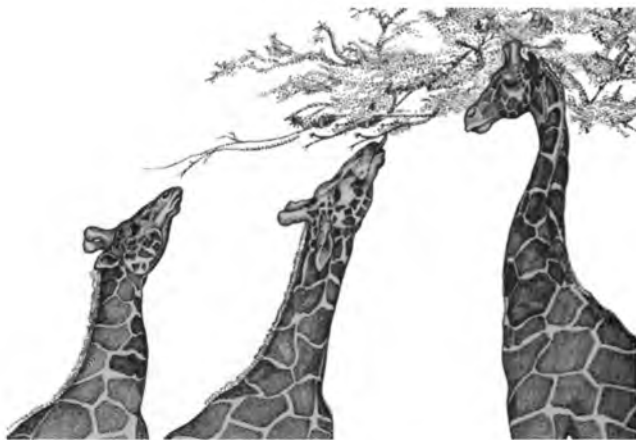


Рис. 17.1. По представлениям Ламарка, удлинение шеи жирафа произошло в результате упражнения органов

Взгляды Ламарка на механизм эволюции оказались ошибочными. Пути приспособления живых организмов к окружающей среде и видообразования спустя 50 лет вскрыл Ч. Дарвин.

Огромная заслуга Ламарка заключается в том, что он создал первую теорию эволюции органического мира, ввел принцип историзма как условие понимания биологических явлений и выдвинул в качестве главной причины изменяемости видов условия внешней среды.

Теория Ламарка не получила признания современников. В его время наука не была готова к принятию идеи эволюционных преобразований; сроки, о которых говорил Ламарк, — *миллионы лет* — казались невообразимыми. Доказательства причин изменяемости видов не были достаточно убедительными. Отводя решающую роль в эволюции прямому влиянию внешней среды, *упражнению и неупражнению* органов и наследованию приобретенных признаков, Ламарк не мог объяснить возникновения приспособлений, обусловленных «мертвыми» структурами. Например, окраска скорлупы птичьих яиц носит явно приспособительный характер, но объяснить этот факт с позиций теории Ламарка невозможно. Теория Ламарка исходила из представлений о слитной наследственности, свойственной целому организму и каждой из его частей. Идея, что наследственность — свойство организма как целого, была возрождена в трудах Т.Д. Лысенко, открытие вещества наследственности — ДНК — устранило самый предмет спора. Ламаркизм и неоламаркизм рухнули сами собой.

Таким образом, хотя представления о неизменности видов не были поколеблены, их сторонникам становилось все труднее объяснять новые и новые факты, открываемые биологами.

В первой четверти XIX в. были сделаны большие успехи в сравнительной анатомии и палеонтологии. Большие заслуги в развитии этих областей биологии принадлежат французскому ученому Ж. Кювье. Исследуя строение органов позвоночных животных, он установил, что все органы животного представляют собой части одной целостной системы. Вследствие этого строение каждого органа закономерно соотносится со строением всех других. Ни одна часть тела не может изменяться без соответствующего изменения других частей. Это означает, что каждая часть тела отражает принципы строения всего организма. Так, если у животного имеются копыта, вся его организация отражает травоядный образ жизни: зубы приспособлены к перетиранию грубой растительной пищи, челюсти имеют определенную форму, желудок многокамерный, кишечник очень длинный и т.д. Если у животного кишечник служит для переваривания мяса, соответствующее строение имеют и другие органы: острые зубы для разрывания, челюсти для захвата и удержания добычи, когти для ее схватывания, гибкий позвоночник, способствующий прыжкам, и т.д. Соответствие строения органов животных друг другу Кювье назвал *принципом корреляций* (соотносительности). Руководствуясь принципом корреляций, Кювье успешно изучал кости вымерших животных и восстанавливал их облик и образ жизни.

Палеонтологические данные неопровержимо свидетельствовали о смене форм животных на Земле. Факты вступали в противоречие с библейской легендой. Первоначально сторонники неизменности живой природы объясняли такое противоречие очень просто: вымерли те животные, которых Ной не взял в свой ковчег во время всемирного потопа. О подобных рассуждениях Дарвин впоследствии с иронией запишет в своем дневнике: «Теория, по которой мастодонт и пр. вымерли по той причине, что дверь в ковчег Ноя была сделана слишком узкой». Ненаучность ссылок на библейский потоп стала очевидной, когда была установлена разная степень древности вымерших животных. Тогда Кювье выдвинул *теорию катастроф*. Согласно этой теории, причиной вымирания были периодически происходившие крупные геологические катастрофы, уничтожавшие на больших территориях животных и растительность. Потом эти территории заселялись видами, проникавшими из соседних областей. Последователи и ученики Ж. Кювье, развивая его учение, утверждали, что катастрофы охватывали весь земной шар. После каждой катастрофы следовал но-

вый акт творения. Таких катастроф и, следовательно, актов творения они насчитывали более двух десятков.

Теория катастроф получила широкое распространение. Однако были ученые, сомневавшиеся в теории, которая, по словам Энгельса, «на место одного акта божественного творения... ставила целый ряд повторных актов творения и делала из чуда существенный рычаг природы». К числу таких ученых относились русские биологи К.Ф. Рулье и Н.А. Северцов. Экологические исследования К.Ф. Рулье и изучение географической изменчивости видов Н.А. Северцовым привели их к мысли о возможности родства между видами и происхождении одного вида от другого. Труды Н.А. Северцова высоко оценивал Ч. Дарвин.

Спорам приверженцев неизменности видов и стихийных эволюционистов положила конец глубоко продуманная и фундаментально обоснованная теория видообразования, созданная Ч. Дарвином.

Опорные точки

- В античную эпоху бытовали стихийно-материалистические представления о живой природе.
- Доминирующими в средние века были представления о создании мира Творцом и неизменности живой природы.
- Эволюционной единицей Ламарк считал отдельный организм.
- Всю живую природу Ламарк рассматривал как непрерывный ряд изменяющихся от простого к сложному форм — градаций.
- Достижения в области палеонтологии внесли существенный вклад в развитие эволюционных идей.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое практическая система классификации живых организмов?
2. Какой вклад внес в биологию К. Линней?
3. Почему система Линнея называется искусственной?
4. Изложите основные положения эволюционной теории Ламарка.
5. Какие вопросы не получили ответа в эволюционной теории Ламарка?
6. В чем сущность принципа корреляций Ж. Кювье? Приведите примеры.
7. В чем заключаются отличия трансформизма от эволюционной теории?
8. Что было известно о живой природе в Древнем мире?
9. Чем можно объяснить господство представлений о неизменности видов в XVIII в.?
10. Как объяснил Кювье палеонтологические данные о смене форм животных на Земле? Изложите теорию катастроф Кювье.
11. Какой вклад в биологию внес Ж.Б. Ламарк?

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ Ч. ДАРВИНА

Чтобы полнее оценить все значение переворота в биологической науке, совершенного Ч. Дарвином, обратим внимание на состояние науки и социально-экономические условия первой половины XIX в., когда создавалась теория естественного отбора.

Естественнонаучные предпосылки теории Ч. Дарвина. XIX век был периодом открытия фундаментальных законов мироздания. К середине века в естествознании было сделано много крупных открытий. Французский ученый П. Лаплас математически обосновал теорию И. Канта о развитии Солнечной системы (см. главу 2). Идею развития вносит в философию Г. Гегель. А.И. Герцен в «Письмах об изучении природы», изданных в 1845—1846 гг., изложил идею исторического развития природы от неорганических тел до человека. Он утверждал, что в естествознании верными обобщениями могут быть лишь те, которые основываются на принципе исторического развития. Были открыты законы сохранения энергии, утвердился принцип атомного строения химических элементов. В 1861 году А.М. Бутлеров создает теорию строения органических соединений. Пройдет немного времени, и Д.И. Менделеев опубликует (1869) свою знаменитую Периодическую систему элементов.

Такова была научная обстановка, в которой работал Ч. Дарвин. Рассмотрим конкретные предпосылки его учения.

Геологические предпосылки. Геолог Ч. Лайель доказал несостоятельность представлений Кювье о внезапных катастрофах, изменяющих поверхность Земли, и обосновал противоположную точку зрения: поверхность планеты изменяется непрерывно, и не под влиянием каких-то особых сил, а под действием обычных повседневных факторов — колебаний температуры, ветра, дождя, прибоя и жизнедеятельности растительных и животных организмов. К числу постоянно действующ-

ших природных факторов Лайель отнес землетрясения, извержения вулканов.

Сходные мысли задолго до Лайеля высказывали М.В. Ломоносов в своем труде «О слоях земных» и Ж.Б. Ламарк. Но Лайель подкрепил свои взгляды многочисленными и строгими доказательствами. Теория Лайеля оказала большое влияние на формирование мировоззрения Ч. Дарвина.

Достижения в области цитологии и эмбриологии. В биологии был сделан ряд крупных открытий, которые оказались несовместимыми с представлениями о неизменяемости природы, об отсутствии родства между видами. Клеточная теория М. Шлейдена и Т. Шванна показала, что в основе строения всех живых организмов лежит единообразный структурный элемент — клетка.

Исследования развития зародышей позвоночных позволили обнаружить у эмбрионов птиц и млекопитающих жаберные дуги и жаберное кровообращение, что наталкивало на мысль о родстве рыб, птиц, млекопитающих и происхождении наземных позвоночных от предков, ведущих водный образ жизни. Русский академик К. Бэр показал, что развитие всех организмов начинается с яйцеклетки и что на ранних стадиях развития обнаруживается поразительное сходство в строении зародышей животных, относящихся к разным классам.

В развитии биологии большую роль сыграла разработанная Ж. Кювье теория типов. Хотя Ж. Кювье был убежденным сторонником неизменности видов, установленное им сходство строения животных в пределах типа объективно указывало на их возможное родство и происхождение от одного корня.

Итак, в самых разных областях естествознания (геология, палеонтология, биогеография, эмбриология, сравнительная анатомия, учение о клеточном строении организмов) собранные учеными материалы противоречили представлениям о божественном происхождении и неизменяемости природы. Правильно объяснить все эти факты, обобщить их, создать теорию эволюции сумел великий английский ученый Ч. Дарвин.

Экспедиционный материал Ч. Дарвина. Проследим основные этапы жизненного пути, формирование мировоззрения Дарвина и его систем-
му доказательств.

Чарльз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в семье врача. В университете он обучался сначала на медицинском, потом на богословском факультете и собирался стать священником. В то же время он проявлял большую склонность к естественным наукам, увлекался

геологией, ботаникой и зоологией. После окончания университета Дарвину предлагают (в 1831 г.) место натуралиста на корабле «Бигль», отправляющемся в кругосветное путешествие для картографических съемок. Дарвин принимает приглашение, и пять лет, проведенные им в экспедиции (1831—1836), стали поворотным пунктом в его собственной научной судьбе и в истории биологии.

Во время путешествия наблюдения, сделанные очень точно и профессионально, заставили Дарвина задуматься над причинами сходства и различий между видами. Главная его находка, обнаруженная в геологических отложениях Южной Америки, — это скелеты вымерших гигантских неполнозубых, очень сходных с современными броненосцами и ленивцами. Еще большее впечатление произвело на Дарвина изучение видового состава животных на Галапагосских островах.

На этих вулканических островах недавнего происхождения Дарвин обнаружил близкие виды вьюрков, сходные с материковым видом, но приспособившиеся к разным источникам питания — твердым семенам, насекомым, нектару цветков растений (рис. 18.1). Нелепо было бы предполагать, что для каждого вновь возникающего вулканического острова творец создает свои особые виды животных. Разумней сделать другой вывод: птицы попали на остров с материка и изменились вследствие приспособления к новым условиям обитания. Таким образом, Дарвин ставит вопрос о роли условий среды в видообразовании. Аналогичную картину Дарвин наблюдал и у берегов Африки. Животные, обитающие на островах Зеленого Мыса, несмотря на некоторое сходство с материковыми видами, все же отличаются от них существенными чертами. С позиции сотворения видов Дарвин не мог объяснить и особенности развития и описанного им грызуна туко-туко, живущего в норах под землей и рождающего зрячих детенышей, которые затем слепнут.

Перечисленные и многие другие факты поколебали веру Дарвина в сотворение видов. Вернувшись в Англию, он поставил перед собой задачу: разрешить вопрос о происхождении видов.

Опорные точки

- Бурное развитие естественных наук в XIX в. предоставляло все большее количество фактов, противоречивших представлениям о неизменности природы.
- Изучение природы Южной Америки и Галапагосских островов позволило Дарвину сделать первые предположения о причинах и механизмах изменения видов.



Рис. 18.1. Разнообразие дарвиновых вьюрков на Галапагосских островах и их специализация по источникам пищи

Вопросы и задания для повторения

1. Какие данные геологии послужили предпосылкой эволюционной теории Дарвина?

2. Охарактеризуйте естественнонаучные предпосылки формирования эволюционных взглядов Ч. Дарвина.
3. Какие наблюдения Ч. Дарвина поколебали его веру в неизменность видов?

18.1. Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе

Основной труд Ч. Дарвина — «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь», в корне изменивший представления о живой природе, появился в 1859 г. Этому событию предшествовала более чем двадцатилетняя работа по изучению и осмыслению богатого фактического материала, собранного как самим Ч. Дарвином, так и другими учеными.

Дарвин вернулся в Англию из кругосветного путешествия убежденным сторонником изменяемости видов под влиянием условий обитания. Данные геологии, палеонтологии, эмбриологии и других наук также указывали на изменяемость органического мира. Однако большинство ученых не признавали эволюции: никто не наблюдал превращения одних видов в другие. Поэтому Дарвин сосредоточил свои усилия на раскрытии механизма эволюционного процесса. С этой целью он обратился к практике сельского хозяйства Англии. Английские фермеры и любители вывели к этому времени более 150 пород голубей, много пород собак, лошадей, крупного рогатого скота, кур и т.д. Интенсивно велась работа по селекции новых пород животных и сортов культурных растений. Сторонники постоянства видов утверждали, что каждый сорт, каждая порода имеет особого дикого предка. Дарвин доказал, что это не так. Все породы кур происходят от дикой банкивской курицы, домашние утки — от дикой кряковой утки, породы кроликов — от дикого европейского кролика. Предками крупного рогатого скота были два вида диких туров, а собаки — волк и для некоторых пород, возможно, шакал. При этом породы животных и сорта растений могут очень резко различаться. Рассмотрите рис. 18.2, на нем показаны некоторые породы домашнего голубя. У них неодинаковые пропорции тела, размеры, оперение и т.д., хотя все они происходят от одного предка — дикого скалистого голубя.

Чрезвычайно разнообразны головные придатки у петухов (рис. 18.3), причем они типичны для каждой породы. Аналогичная картина наблюдается среди сортов культурных растений. Очень различаются между собой, например, сорта капусты. Из одного дикого вида человеком получены кочанная капуста, цветная капуста, кольраби, кормовая капуста, стебель которой превышает рост человека, и др. (см. рис. 16.1).

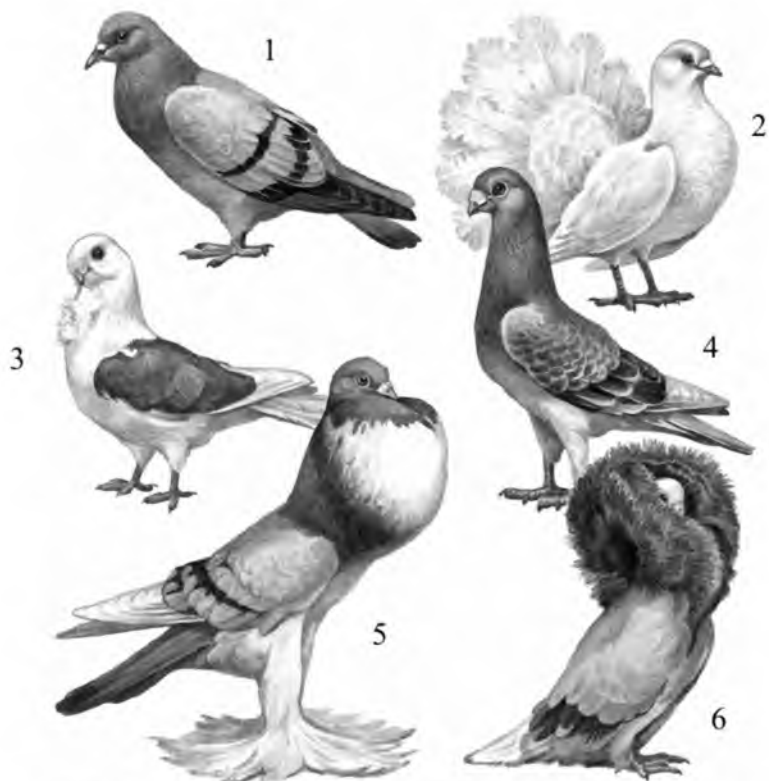


Рис. 18.2. Породы голубей: 2 — павлин; 3 — совиный; 4 — почтовый; 5 — дутыш; 6 — якобинец и их дикий предок (1)



Рис. 18.3. Разнообразие головных придатков у петухов разных пород

Сорта растений и породы животных служат для удовлетворения потребностей человека — материальных или эстетических. Одно это убедительно доказывает, что они созданы человеком. Каким же образом человек получил многочисленные сорта растений и породы животных, на какие закономерности опирается он в своей работе? Ответ на этот вопрос Дарвин нашел, изучая методы английских фермеров. В основе их методов лежал один принцип: разводя животных или растения, искали среди особей экземпляры, несущие нужный признак в наиболее ярком выражении, и оставляли для размножения только такие организмы. Если, например, поставлена задача повысить урожайность пшеницы, селекционер из огромной массы растений выбирает несколько лучших экземпляров с наибольшим числом колосков. В следующем году высеиваются зерна только этих растений и среди них снова отыскиваются организмы, имеющие наибольшее количество колосков. Так продолжается несколько лет, и в результате появляется новый сорт многоколосковой пшеницы.

В основе всей работы по выведению нового сорта растений (или породы животных) лежит изменчивость признаков у организмов и отбор человеком носителей таких изменений, которые наиболее уклоняются в желательную для него сторону. В ряду поколений такие изменения накапливаются и становятся устойчивым признаком породы или сорта. Для отбора имеет значение только *индивидуальная, неопределенная* (с современных позиций — *мутационная*) изменчивость.

Поскольку мутации — явление достаточно редкое, *искусственный отбор может быть успешным только в том случае, если он проводится среди большого числа особей*. Известны также случаи, когда к возникновению новой породы приводит единичная крупная мутация. Так появились анконская порода коротконогих овец, такса, утка с крючковатым клювом, некоторые сорта растений. Особи с резко измененными признаками были сохранены и использованы для создания новой породы.

Следовательно, под искусственным отбором понимается процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений путем систематического сохранения и размножения в ряду поколений особей с определенными, ценными для человека признаками и свойствами.

Дарвин выделил две формы искусственного отбора — *сознательный*, или *методический*, и *бессознательный*.

Методический отбор. Сознательный отбор заключается в том, что селекционер ставит перед собой определенную задачу и ведет отбор по одному-двум признакам. Такой прием позволяет достигнуть больших успехов. Дарвин приводит пример быстрого выведения новых

пород. Когда была поставлена задача превратить свисающий гребень испанского петуха в стоячий, то уже через пять лет была получена наметенная форма. Куры, имеющие «бороды», были выведены через шесть лет. Возможности искусственного отбора в изменении и преобразовании строения и свойств чрезвычайно велики. Например, полудикая корова дает удой 700—800 л молока в год, а отдельные особи современных молочных пород — до 10 тыс. л. У мериноса число волос на единицу площади почти в 10 раз больше, чем у беспородных овец. Очень велики различия в строении тела у различных пород собак — борзой, бульдога, сенбернара, пуделя или шпица.

Условия успеха методического искусственного отбора — большое исходное число особей. Такой отбор невозможен при мелкотоварном (крестьянском) сельскохозяйственном производстве. Новую породу нельзя вывести, если в хозяйстве имеется одна или две лошади или несколько овец.

Таким образом, изучение методов селекции, применявшихся в крупнотоварном капиталистическом сельском хозяйстве Англии XIX в., позволило Дарвину сформулировать принцип искусственного отбора и с помощью этого принципа объяснить не только причину совершенствования форм, но и их многообразие.

Однако домашние животные, так значительно отличающиеся от диких предков, появились еще у доисторического человека, задолго до сознательного применения методов селекции. Как это произошло? По Дарвину, в процессе приручения диких животных человек осуществлял примитивную форму искусственного отбора, которую он назвал *бессознательным*.

Бессознательный отбор. Бессознательным такой отбор называется в том смысле, что человеком не ставилось цели вывести какую-то определенную породу или сорт. Например, убивались и съедались в первую очередь худшие животные и сохранялись наиболее ценные (более удойная корова, хорошо несущаяся курица и т.д.). Дарвин приводит в пример жителей Огненной Земли, в период голода поедающих собак, кошек, которые хуже ловят выдр, а лучших собак стараются сохранить во что бы то ни стало. Да и в повседневной практике людям, занимающимся молочным животноводством, совершенно естественно оставить корову, дающую больше молока, в живых, а ту, что дает мало молока, пустить на мясо. Это естественным образом приводит к оставлению большего потомства высокоудойных коров. Сельскохозяйственным работникам при этом совершенно необязательно осознавать, что они занимаются селекцией.

Не только фермеры и другие сельхозпроизводители, но и обычные, не связанные с животноводством и растениеводством горожане подчас проводят активный, хотя и бессознательный отбор. Так, например, владельцы беспородных собак и кошек один или два раза в год сталкиваются с необходимостью избавляться от избыточной численности потомства своих любимцев. При этом оставляют в живых одного котенка или щенка. Какие обдуманные перспективные планы могут лежать в основе подобного выбора?

Важнейшее отличие культурных злаков от дикорастущих предков заключается в том, что у первых семена достаточно прочно держатся в колосе, а у диких легко вышелушиваются. Древние собиратели и первые земледельцы попросту не доносили до дома семена, осыпавшиеся в пути. В их распоряжении окультуривались семена, лучше удерживающиеся в колосе; они же использовались и для очередного посева. Таким образом происходил бессознательный отбор злаков.

Совершенно о том не ведая, виноделы, пивовары и пекари за несколько тысячелетий отобрали ряд высокоспецифичных разновидностей дрожжей, используемых и поныне.

Подобные примеры можно приводить практически бесконечно.

Бессознательный отбор существует до сих пор в крестьянском хозяйстве, но его влияние на увеличение разнообразия домашних животных и культурных растений проявляется гораздо медленнее.

Ч. Дарвин не имел возможности привести примеры одомашнивания диких животных путем искусственного отбора, осуществляемого экспериментально. В наши дни такие примеры имеются. Российский ученый академик Д.К. Беляев, работая с разводимыми в неволе серебристо-черными лисами (семейство Собачьих), обнаружил интересное явление. Животные очень различались между собой по своему поведению и по реакции на человека. Д.К. Беляев выделил среди них три группы: агрессивных, стремящихся напасть на человека, трусливо-агрессивных, боящихся человека и в то же время желающих на него напасть, и относительно спокойных с выраженным исследовательским инстинктом. Среди этой последней группы ученый проводил отбор по поведенческим реакциям: оставлял для размножения более спокойных животных, у которых интерес к окружающему преобладал над реакцией страха и защиты. В результате отбора в ряде поколений удалось получить особей, которые вели себя как домашние собаки: легко вступали в контакт с человеком, радовались ласке и т.д. Самое поразительное, что при отборе по поведенческим признакам у животных изменились морфологические и физиологические признаки: опу-

стились уши, хвост загнулся крючком (как у сибирских лаек), на лбу появилась звездочка, столь характерная для домашних (нечистопородных) собак. Если дикие лисы размножаются раз в год, то одомашненные — два раза. Изменились и некоторые другие признаки.

В описанном примере обнаруживается взаимосвязь между изменениями строения и поведения животных. Такую взаимосвязь заметил еще Дарвин и назвал ее коррелятивной, или соотносительной, изменчивостью. Например, развитие рогов у овец и коз сочетается с длиной шерсти. У комолых животных шерсть короткая. Собаки бесшерстных пород обычно имеют отклонения в строении зубов. Развитие хохла на голове кур и гусей сочетается с изменением черепа. У кошек пигментация шерсти связана с функционированием органов чувств: белые голубоглазые кошки всегда глухие. Коррелятивная изменчивость основана на плейотропном действии генов.

Опорные точки

- Ч. Дарвин выделил две основные формы искусственного отбора: методический и бессознательный.
- Достижения сельского хозяйства Англии в XIX в. в области выведения многочисленных пород домашних животных и сортов растений послужили для Ч. Дарвина моделью процессов, происходящих в природе.
- Крупнотоварное сельскохозяйственное производство Англии рассматривают как социально-экономическую предпосылку теории Ч. Дарвина.

Вопросы и задания для повторения

1. Как разрешил Ч. Дарвин вопрос о предках домашних животных?
2. Приведите примеры многообразия пород домашних животных и сортов культурных растений. Чем объясняется это многообразие?
3. В чем состоит основной метод выведения новых сортов и пород?
4. Как меняется строение и поведение животных в процессе одомашнивания? Приведите примеры.

18.2. Учение Ч. Дарвина о естественном отборе

Искусственный отбор, т.е. сохранение особей с полезными для человека признаками и устранение всех остальных, проводит человек, ставящий перед собой определенные задачи. Признаки, накаплива-

емые при искусственном отборе, полезны для человека, но необязательно выгодны для животных. Дарвин высказал предположение, что в природе сходным путем накапливаются признаки, полезные только для организмов и вида в целом, в результате чего образуются разновидности и виды. В этом случае требовалось установить наличие неопределенной индивидуальной изменчивости у диких животных и растений. Кроме того, необходимо было доказать существование в природе какого-то направляющего фактора, действующего аналогично воле человека в процессе искусственного отбора.

Всеобщая индивидуальная изменчивость, избыточная численность потомства и ограниченность ресурсов. Дарвин показал, что у представителей диких видов животных и растений *индивидуальная изменчивость* представлена очень широко. Индивидуальные отклонения могут быть полезными, нейтральными или вредными для организма. Все ли особи оставляют потомство? Если нет, то какие факторы сохраняют особей с полезными признаками и устраняют всех остальных?

Дарвин обратился к анализу размножения организмов. Все организмы оставляют значительное, иногда очень многочисленное потомство. Одна особь сельди выметывает в среднем около 40 тыс. икринок, осетр — 2 млн, лягушки — до 10 тыс. икринок. На одном растении мака ежегодно созревает до 30—40 тыс. семян. Даже медленно размножающиеся животные потенциально способны оставить огромное число потомков. Самки слонов приносят детенышей в возрасте между 30 и 90 годами. За 60 лет они рожают в среднем шесть слонят. Расчеты показывают, что даже при такой низкой интенсивности размножения через 750 лет потомство одной пары слонов составило бы 19 млн особей. На основе этих и многих других примеров Дарвин приходит к выводу о том, что в природе любой вид животных и растений *стремится к размножению в геометрической прогрессии*. В то же время число взрослых особей каждого вида в ряду поколений *остается относительно постоянным*.

Каждая пара организмов дает гораздо больше потомков, чем их доживает до взрослого состояния. Большая часть появившихся на свет организмов, следовательно, гибнет, не достигнув половой зрелости. Причины гибели разнообразны: главным образом это ограниченность ресурсов.

Дело в том, что как в планетарном, так и в местном — биогеоценотическом масштабе все ресурсы, которые могут быть использованы организмами, всегда ограничены. Так, площадь или объем, заселенные растениями, животными и микроорганизмами, имеют конечные,

хотя иногда и достаточно большие размеры. На этой площади или в объеме растительными организмами — продуцентами за счет энергии солнечного света может быть создано конечное количество биомассы. Ее могут использовать растительноядные животные, а их организмы — в качестве пищи — хищники.

В результате — недостаток корма из-за конкуренции с представителями своего же вида, нападение врагов, действие неблагоприятных физических факторов среды — засухи, сильных морозов, высокой температуры и пр. Отсюда следует второй вывод, сделанный Дарвином: в природе происходит непрерывная *борьба за существование*. Этот термин должен пониматься в широком смысле, как любая зависимость организмов от всего комплекса условий окружающей их природы. Иначе говоря, борьба за существование — *это совокупность многообразных и сложных взаимоотношений, существующих между организмами и условиями среды*. Когда лев отнимает добычу у гиены, подразумевается борьба за пищу. Про растение на окраине пустыни можно сказать, что оно ведет борьбу против засухи, но точно так же предполагается, что оно зависит от влажности.

Формы борьбы за существование и естественный отбор. Дарвин выделил три основные формы борьбы за существование: а) *внутривидовую*; б) *межвидовую*; в) *борьбу с неблагоприятными условиями среды*.

Внутривидовая борьба. У особей одного вида потребности в пище, территории и других условиях существования одинаковы. Поэтому конкуренция между ними наиболее острая. Дарвин считал внутривидовую борьбу самой напряженной. Например, птицы одного вида конкурируют из-за мест гнездования. Самцы многих видов млекопитающих и птиц в период размножения вступают друг с другом в борьбу за право обзавестись семьей (половой отбор).

Межвидовая борьба. Примеры межвидовой борьбы многочисленны. И волки, и лисы охотятся на зайцев. Между волками и зайцами, а также между лисами и зайцами идет напряженная борьба за существование. Отсутствие добычи обрекает хищников на голод и гибель. В то же время между хищниками — волками и лисами — тоже существует конкуренция за пищу. Это не значит, что они непосредственно вступают в борьбу друг с другом, но успех одного означает неудачу другого. Травоядные животные смогут выжить и оставить потомство только в том случае, если они сумеют избежать хищников и будут обеспечены пищей. Но растительностью питаются разные виды млекопитающих, а кроме того, насекомые и моллюски: что досталось одному, не достанется другому. Существование трав в свою

очередь зависит не только от поедания их животными, но и от других условий — опыления цветков насекомыми, конкуренции с другими растениями за свет, влагу и т.д. Беспрепятственное размножение микроорганизмов сдерживают помимо прочих факторов антибиотики, выделяемые грибами, и фитонциды, образуемые зелеными растениями. К межвидовой борьбе относятся и взаимоотношения в форме паразитизма. Паразиты ослабляют организм хозяина, делают его менее конкурентоспособным.

Борьба с неблагоприятными условиями внешней среды. Факторы неживой природы оказывают огромное влияние на выживаемость организмов. Много растений гибнет во время холодных малоснежных зим. В сильные морозы смертность увеличивается и среди животных, обитающих в почве (кроты, дождевые черви). Зимой при недостатке растворенного в воде кислорода погибает рыба. Семена растений нередко заносится ветром в неблагоприятные местообитания и не прорастают.

Все формы борьбы за существование сопровождаются истреблением в каждом поколении огромного количества организмов или приводят к тому, что часть их не оставляет потомства.

Кто же выживает в этой постоянно происходящей борьбе за существование? Наблюдения показывают, что для растительных и животных организмов характерна всеобщая изменчивость признаков, свойств и бесконечное разнообразие их комбинаций. Даже в потомстве одной пары родителей нет совершенно одинаковых особей (за исключением монозиготных близнецов). В борьбе за существование выживают и оставляют потомство индивидуумы, обладающие таким комплексом признаков и свойств, который позволяет наиболее успешно конкурировать с другими. Таким образом, в природе в результате борьбы за существование происходят процессы избирательного уничтожения одних особей и преимущественного размножения других — явление, названное Дарвином *естественным отбором*, или *выживанием наиболее приспособленных*. При изменении условий внешней среды полезными для выживания могут оказаться какие-то иные, чем прежде, признаки. В результате меняется направление давления отбора, перестраивается генетическая структура вида, благодаря размножению широко распространяются новые признаки — *появляется новый вид*.

Следовательно, виды изменяются в процессе приспособления к условиям внешней среды. *Движущей силой изменения видов, т.е. эволюции, является естественный отбор*. Материалом для отбора служит наследственная (неопределенная, индивидуальная, мутационная) из-

менчивость. Изменчивость, обусловленная прямым влиянием внешней среды на организмы (групповая, модификационная), не имеет значения для эволюции, поскольку по наследству не передается.

Образование новых видов. Возникновение новых видов Дарвин представлял себе как длительный процесс накопления полезных индивидуальных изменений, увеличивающихся из поколения в поколение. Почему это происходит? Жизненные ресурсы (пища, места для размножения и пр.), как отмечалось ранее, всегда ограничены. Поэтому самая ожесточенная борьба за существование происходит между наиболее сходными особями. Напротив, между различающимися в пределах одного вида особями одинаковых потребностей меньше, а конкуренция слабее. Поэтому несхожие особи имеют преимущество в оставлении потомства. С каждым поколением различия становятся все более выраженными, а промежуточные формы, сходные между собой, вымирают. Так из одного вида образуются два или несколько. Явление расхождения признаков, ведущее к видообразованию, Дарвин назвал *дивергенцией* (от лат. *divergo* — отклоняюсь, отхожу). Понятие дивергенции Дарвин иллюстрирует примерами, имеющимися в природе. Конкуренция между четвероногими хищниками привела к тому, что часть их перешла на питание падалью, другие переселились в новые места обитания, из них некоторые сменили даже среду обитания — стали жить в воде или на деревьях и т.д.

Причиной дивергенции могут стать и неодинаковые условия внешней среды в разных районах территории, занимаемой видом. Например, две группы особей какого-либо вида вследствие этого будут накапливать различные изменения. Возникает процесс расхождения признаков. Через определенное число поколений такие группы становятся разновидностями, а затем — видами.

Действие естественного отбора можно наблюдать в эксперименте.

В нашей стране широко распространен богомол обыкновенный — крупное хищное насекомое (длина тела у самок достигает 48—76 мм), питающееся разнообразными мелкими насекомыми — тлями, клопами, мухами. Окраска разных особей этого вида бывает зеленой, желтой и бурой. Богомолы зеленого цвета встречаются среди травы и кустарников, бурые — на растениях, выгорающих от солнца. Неслучайность такого распределения животных ученые доказали в эксперименте на расчищенной от травы площадке блекло-бурого цвета. К колышкам на площадке были привязаны богомолы всех трех цветов. За время опыта птицами были уничтожены 60% желтых, 55% зеленых и только 20% бурых богомолов, у которых окраска тела совпадала с цветом

фона. Аналогичные опыты были поставлены с куколками бабочки-крапивницы. В случае несоответствия окраски куколки окраске фона птицами уничтожалось гораздо больше куколок, чем в случае совпадения фона с окраской. Водоплавающие птицы в бассейне ловят преимущественно рыбу, окраска которой не соответствует цвету дна.

Важно отметить, что для выживания имеет значение не один какой-либо признак, а комплекс признаков — фенотип организма. В том же опыте с богомолами, очень простом по сравнению с реальными природными условиями, среди бурых особей, защищенных окраской тела, птицы склевывали беспокойных, активнодвигающихся насекомых. Спокойные, малоподвижные богомолы избегали нападения. Один и тот же признак в зависимости от окружающих условий может способствовать выживанию или, напротив, привлекать внимание врагов. На рисунке 18.4 приведены две формы бабочки березовой пяденицы. Светлая форма мало заметна на березе, в то время как мутантная темноокрашенная форма хорошо видна на ней (Б). Темные бабочки преимущественно склевываются птицами. Ситуация меняется вблизи промышленных предприятий: копоть, покрывающая стволы деревьев, создает защитный фон для мутантов, в то время как светлая бабочка хорошо заметна (А).

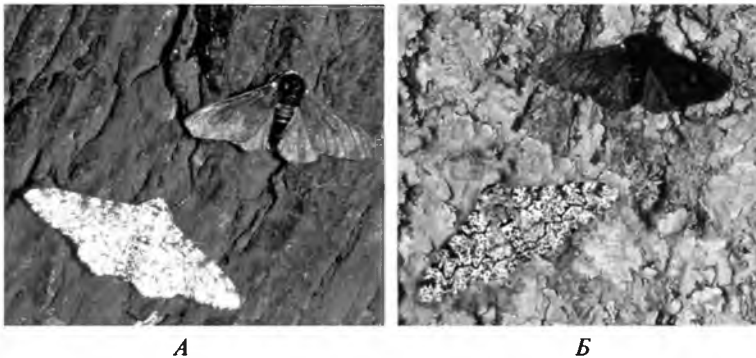


Рис. 18.4. Березовая пяденица: светлая и темная расы на темном (А) и светлом (Б) фоне

Мутации и половой процесс создают генетическую неоднородность внутри вида. Их действие, как видно из приведенных примеров, ненаправленно. *Эволюция же — процесс направленный*, связанный с выработкой приспособлений по мере прогрессивного усложнения строения и функций животных и растений. Существует лишь один *направленный эволюционный фактор — естественный отбор*.

Под действие отбора могут попасть либо отдельные особи, либо целые группы. В любом случае отбор сохраняет наиболее приспособленные к данной среде организмы. Нередко отбор сохраняет признаки и свойства, невыгодные для отдельной особи, но полезные для группы особей или вида в целом. Примером такого приспособления служит зазубренное жало пчелы. Ужалившая пчела оставляет жало в теле врага и погибает, но гибель особи способствует сохранению пчелиной семьи.

Факторами отбора служат условия внешней среды, точнее, весь комплекс *абиотических* и *биотических* условий среды. В зависимости от этих условий отбор действует в разных направлениях и приводит к неодинаковым эволюционным результатам. В настоящее время различают несколько форм естественного отбора, из которых ниже будут рассмотрены только основные.

Дарвин показал, что принцип естественного отбора объясняет возникновение всех без исключения основных характеристик органического мира: от признаков, свойственных крупным систематическим группам живых организмов, до мелких приспособлений. Теорией Дарвина завершились длительные поиски естествоиспытателей, которые пытались найти объяснение многим чертам сходства, наблюдаемым у организмов, относящихся к разным видам. Дарвин объяснил это сходство родством и показал, как идет образование новых видов, как происходит эволюция.

С общетеоретической точки зрения главное в учении Дарвина — это идея развития живой природы, противостоящая представлению о застывшем, неизменяющемся мире. Признание учения Дарвина стало переломным моментом в истории биологических наук. Факты, накопленные в додарвиновский период развития биологии, получили новое освещение. Возникли новые направления в биологии — эволюционная эмбриология, эволюционная палеонтология и др.

Учение Дарвина служит естественнонаучной основой для доказательства ложности религиозных взглядов. Материалистическое объяснение целесообразности строения живых организмов, происхождения и многообразия видов в самой основе подрывает устои религии.

Труд Дарвина явился одним из крупнейших достижений естествознания XIX в.

Опорные точки

- Для особей любого вида характерна всеобщая индивидуальная (наследственная) изменчивость.

- Численность потомства в пределах каждого вида организмов очень велика, а пищевые ресурсы всегда ограничены. Отсюда вытекает неизбежность борьбы за существование.
- Дарвин выделял три формы борьбы за существование: внутривидовую, межвидовую и борьбу с абиотическими факторами среды.
- В результате борьбы за существование на всех этапах онтогенеза происходит избирательное выживание наиболее приспособленных организмов и гибель менее приспособленных особей — идет естественный отбор.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое естественный отбор?
2. Что такое борьба за существование? Каковы ее формы?
3. Какая форма борьбы за существование является наиболее напряженной и почему?
4. Вспомните материал предыдущих глав. Какие процессы, происходящие в природе, снижают интенсивность внутривидовой борьбы за существование? Каков биологический смысл этого явления?
5. В чем, по вашему мнению, заключаются биологические причины сохранения жизни особей, устраненных от размножения?

Глава 19

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МЕХАНИЗМАХ И ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЭВОЛЮЦИИ. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

В основе эволюционной теории Ч. Дарвина лежит представление о виде как единице эволюции. Что же такое вид и насколько реально его существование в природе?

19.1. Вид. Критерии и структура

Видом называют совокупность особей, сходных по строению, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Все особи одного вида имеют одинаковый кариотип, сходное поведение и занимают определенный ареал (распространение).

Одна из важных характеристик вида — его репродуктивная изоляция, т.е. существование механизмов, препятствующих притоку генов извне. Защищенность генофонда данного вида от поступления генов других, в том числе близкородственных видов достигается разными путями.

Сроки размножения у близких видов могут не совпадать. Если сроки одни и те же, то не совпадают предпочитаемые *места размножения*. Например, самки одного вида лягушек мечут икру по берегам рек, другого вида — в лужах. При этом случайное осеменение икры самцами другого вида практически исключается. У многих видов животных наблюдается строгий *ритуал поведения при спаривании*. Если у одно-

го из потенциальных партнеров для скрещивания ритуал поведения отклоняется от видового стандарта, спаривания не происходит. Если все же спаривание произойдет, сперматозоиды самца другого вида, как правило, не смогут проникнуть в яйцеклетку вследствие того, что ферменты его акросомы (см. параграф 11.3) не смогут расщепить компоненты оболочек яйца; оплодотворения не происходит. Фактором изоляции также могут служить предпочитаемые *источники пищи*: особи кормятся в разных биотопах, и вероятность скрещивания между ними уменьшается. Но иногда (при межвидовом скрещивании) оплодотворение все же происходит. В этом случае образовавшиеся гибриды либо отличаются *пониженной жизнеспособностью*, либо оказываются *бесплодными* и не дают потомства. Известный пример — мул — гибрид лошади и осла. Будучи вполне жизнеспособным, мул бесплоден из-за нарушения мейоза: *негомологичные хромосомы не конъюгируют*. В ряде случаев у близкородственных видов со схожими кариотипами, например у мелких кошек, гибриды вполне жизнеспособны и плодовиты. В этом случае вступают в действие механизмы биологической изоляции. Препятствием для дальнейшего смешения генофондов являются сами «бастарды» — межвидовые гибриды, занимающие ареал на границе контакта родительских видов. Перечисленные механизмы, предотвращающие обмен генами между видами, имеют неодинаковую эффективность, но в комплексе в природных условиях они создают непроницаемую генетическую изоляцию между видами в краткосрочной с точки зрения эволюции перспективе. Следовательно, вид — *реально существующая, генетически закрытая неделимая единица органического мира*.

Каждый вид занимает более или менее обширный *ареал обитания* (от лат. *area* — область, пространство). Иногда он сравнительно невелик: для видов, живущих в озере Байкал, он ограничивается этим озером. В других случаях ареал вида охватывает огромные территории. Так, черная ворона почти повсеместно распространена в Западной Европе. Восточная Европа и Западная Сибирь населены другим видом — серой вороной. Существование определенных границ распространения вида не означает, что все особи свободно перемещаются внутри ареала.

Географическая изоляция. На территории, занимаемой видом, в особенности если она обширна, неизбежно встречаются различные географические образования: горы, низменности, равнины, реки и т.п. Каждое из них оказывает существенное влияние на расселение особей. Горы и возвышенности являются барьером на пути распространения

равнинных обитателей. Наоборот, группы организмов горных цепей, приспособленные к жизни на значительной высоте над уровнем моря, изолированы друг от друга низменностями. Обитатели вод разделены сушей, а сухопутные животные — обширными водными пространствами, имеющимися внутри ареала.

Экологическая изоляция. Даже в пределах одного ландшафта условия обитания неоднородны. Например, на равнинах можно наблюдать леса и степи, болота и сравнительно сухие местообитания, полупустыни и заросли кустарников. Все подобные переходы препятствуют перемещению особей одного и того же вида внутри ареала.

Ограниченность радиуса индивидуальной активности. Степень подвижности особей выражается расстоянием, на которое может перемещаться животное, т.е. *радиусом индивидуальной активности*. У растений этот радиус определяется расстоянием, на которое распространяется пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению.

У животных радиус индивидуальной активности тесно связан с физическими возможностями организма и особенностями его жизнедеятельности. Для виноградной улитки он составляет несколько десятков метров, для северного оленя — более 100 километров, для ондатры — несколько сот метров. Вследствие ограниченности радиусов активности лесные полевки, обитающие в одном лесу, имеют немного шансов встретиться в период размножения с лесными полевками, населяющими соседний лес. Травяные лягушки, мечущие икру в одном озере, изолированы от лягушек другого озера, расположенного в нескольких километрах от первого. В обоих случаях изоляция неполная, поскольку отдельные полевки и лягушки могут мигрировать из одного местообитания в другое.

Таким образом, особи любого вида распределены внутри видового ареала неравномерно. Участки территории с относительно высокой плотностью населения чередуются с участками, где численность вида низкая или особи данного вида совсем отсутствуют. Поэтому вид рассматривается как совокупность отдельных групп организмов — популяций.

Популяция — это совокупность особей данного вида, занимающих определенный участок территории внутри ареала вида, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций. Реально вид существует в виде популяций. Генофонд вида представлен генофондами популяций. Именно *популяция*, по современным представлениям, является элементарной единицей эволюции.

Опорные точки

- Вид представляет собой реально существующую элементарную единицу живой природы.
- Основой существования вида как генетической единицы живой природы является его репродуктивная изоляция.
- Подавляющее большинство видов живых организмов состоит из отдельных популяций.
- Популяция, по современным представлениям, является элементарной эволюционной единицей.

Вопросы и задания для повторения

1. Дайте определение вида.
2. Расскажите, какие биологические механизмы препятствуют обмену генами между видами.
3. В чем причина бесплодности межвидовых гибридов?
4. Что такое ареал вида?
5. Проиллюстрируйте примерами географическую и экологическую изоляцию групп организмов одного вида.
6. Что такое радиус индивидуальной активности организмов? Приведите примеры радиуса индивидуальной активности для растений и животных.
7. Что такое популяция? Дайте определение.

19.2. Материал для естественного отбора.

Эволюционная роль мутаций

Благодаря изучению генетических процессов в популяции живых организмов эволюционная теория получила дальнейшее развитие. Большой вклад в популяционную генетику внес русский ученый С.С. Четвериков. Он обратил внимание на насыщенность природных популяций рецессивными мутациями, а также на колебания частоты генов в популяциях в зависимости от действия факторов внешней среды и обосновал положение о том, что эти два явления — ключ к пониманию процессов эволюции.

Действительно, *мутационный процесс — постоянно действующий источник наследственной изменчивости*. Гены мутируют с определенной частотой. Подсчитано, что в среднем одна гамета из 100 тыс. — 1 млн гамет несет вновь возникшую мутацию в определенном локусе. Поскольку одновременно мутируют многие гены, то 10—15% гамет

несут те или иные мутантные аллели. Поэтому природные популяции насыщены самыми разнообразными мутациями. Благодаря комбинативной изменчивости мутации могут широко распространяться в популяциях. Большинство организмов *гетерозиготны* по многим генам. Можно было бы предположить, что в результате полового размножения среди потомства будут постоянно выщепляться гомозиготные организмы, а доля гетерозигот должна неуклонно падать. Однако этого не происходит. Дело в том, что в подавляющем большинстве случаев гетерозиготные организмы оказываются лучше приспособлены к условиям существования, чем гомозиготные.

Вернемся к примеру с бабочкой березовой пяденицей.

Казалось бы, светлоокрашенных бабочек, гомозиготных по рецессивной аллели (*aa*), обитающих в лесу с темными стволами берез, быстро должны уничтожить враги и единственной формой в данных условиях обитания должны стать темноокрашенные бабочки, гомозиготные по доминантной аллели (*AA*). Но на протяжении длительного времени в закопченных березовых лесах Южной Англии постоянно встречаются светлые бабочки березовой пяденицы. Оказалось, что гусеницы, гомозиготные по доминантной аллели, плохо усваивают листья берез, покрытых гарью и копотью, а гетерозиготные гусеницы растут на этом корме гораздо лучше. Следовательно, большая биохимическая гибкость гетерозиготных организмов приводит к их лучшему выживанию и отбор действует в пользу гетерозигот.

Таким образом, хотя большинство мутаций в данных конкретных условиях оказывается вредным и в гомозиготном состоянии мутации, как правило, снижает жизнеспособность особей, они сохраняются в популяциях благодаря отбору в пользу гетерозигот. Для понимания эволюционных преобразований важно помнить, что мутации, вредные в одних условиях, могут повышать жизнеспособность в других условиях среды. Помимо приведенных примеров можно указать на следующий. Мутация, обуславливающая недоразвитие или полное отсутствие крыльев у насекомых, безусловно вредна в обычных условиях, и бескрылые особи быстро вытесняются нормальными. Но на океанических островах и горных перевалах, где дуют сильные ветры, такие насекомые имеют преимущество перед особями с нормально развитыми крыльями, так как не сдуваются в океан потоками воздушных масс.

Таким образом, *мутационный процесс — источник резерва наследственной изменчивости популяций*. Поддерживая высокую степень генетического разнообразия популяций, он создает основу для действия естественного отбора.

Мутационная изменчивость, с которой мы познакомились ранее, приводит к появлению большого числа вариантов каждого из генов. Однако мутации (генные, хромосомные и геномные) приводят лишь к изменениям генов и соответственно признаков, уже имеющихся у организмов. Эволюционное развитие живой природы наглядно демонстрирует появление большого массива новых признаков и свойств, в особенности при возникновении крупных таксономических образований — новых типов и классов. Откуда же берутся новые признаки и свойства?

Удвоения, или дупликации, наследственного материала. Одним из ведущих механизмов, приводящих к появлению новых генов, является удвоение ДНК. В зависимости от размеров удваивающихся участков молекулярные генетики выделяют внутригенные дупликации, удвоение целых генов, участков хромосом и некоторые другие.

Значение таких дупликаций для эволюционных преобразований впервые было отмечено в начале 30-х гг. XX в. известным английским биохимиком Дж. Холдейном. Ученый и его коллеги предположили, что после удвоения гена его копии могут по-разному накапливать мутации. Впоследствии оказалось, что дупликации целых генов — не единственный способ возникновения новых генов. К аналогичным результатам приводит и удвоение части гена, удлиняющее исходный вариант и, следовательно, вызывающее появление другого гена и соответствующего ему признака. Примером новообразования генов таким способом может служить так называемое семейство генов гормона роста. Так, в результате дупликаций и мутаций из одного исходного гена возникли гены гормона роста, пролактина, плацентарного лактогена и др.

Анализ геномов организмов, стоящих на различных ступенях эволюционной лестницы, показывает, что количество структурных генов у них отличается лишь в разы. Например, у «модного» в генетических исследованиях объекта — крупного червя *Caenorhabditis elegans* около 20 тыс., а у человека — 25 тыс. генов. В то же время число признаков, определяемых этими генами у человека, на несколько порядков выше. По весьма приблизительным подсчетам, 30 тыс. генов представителя нашего вида вызывают развитие более 300 тыс. признаков. В чем же причина такого многообразия фенотипических проявлений столь небольшого количества генов?

По мнению ученых, таких причин как минимум две.

Во-первых, это изменения регуляторных генов, приводящие к изменению времени и места включения в работу (экспрессии) генов.

Активация гена на более ранних этапах онтогенеза вызывает и усиливает плейотропный эффект гена и, следовательно, большее число его проявлений (см. параграф 13.2) в виде нескольких признаков и свойств.

Во-вторых, у более высокоорганизованных групп живых организмов в большей степени изменяется сам процесс реализации наследственной информации. Вспомните: говоря о транскрипции, мы рассматривали процесс альтернативного сплайсинга (см. параграф 7.2). В результате различного соединения экзонов он дает разные по последовательности нуклеотидов иРНК, синтезированные на одном и том же гене. Такие иРНК транслируются в неодинаковые белки — разные признаки. При изучении процессов реализации наследственной информации оказалось, что у крупного червя *C. elegans* альтернативный сплайсинг характерен лишь для 20% генов, в то время как у человека более 80% генома реализуется с участием этого процесса.

Опорные точки

- В реально существующих популяциях непрерывно протекает мутационный процесс, приводя к появлению новых вариантов генов и соответственно признаков.
- Мутации являются постоянным источником наследственной изменчивости.
- Ведущую роль в появлении новых генов играют внутригенные и генные дупликации.
- Появление у организма большого количества признаков обусловлено более ранней экспрессией некоторых генов и приобретение ими плейотропного эффекта.
- На число и разнообразие признаков организма оказывает значительное влияние альтернативный сплайсинг.

Вопросы для повторения

1. Какие популяционно-генетические закономерности выявил русский биолог С.С. Четвериков?
2. Какова частота мутирования одного определенного гена в естественных условиях существования особей?
3. Как можно объяснить появление в ходе эволюции множества новых генов у более высокоорганизованных групп организмов по сравнению с менее организованными?
4. Что является причиной многократного превышения числа признаков организма над количеством его генов?

19.3. Генетические процессы в популяциях

В разных популяциях одного вида частота мутантных генов неодинакова. Практически нет двух популяций с совершенно одинаковой частотой встречаемости одного и того же варианта признака. Эти различия могут быть обусловлены тем, что популяции обитают в неодинаковых условиях внешней среды. Направленное изменение частоты генов в популяциях обусловлено действием естественного отбора. Но и близко расположенные, соседние популяции могут отличаться друг от друга столь же значительно, как и далеко расположенные. Это объясняется тем, что в популяциях ряд процессов приводит к *ненаправленному случайному изменению частоты генов*, или, другими словами, к преобразованию их генетической структуры.

Например, дрейф генов при *миграции животных или растений*. На новом месте обитания поселяется незначительная часть исходной популяции. Генофонд вновь образованной группы неизбежно меньше генофонда родительской популяции, и частота генов в ней будет значительно отличаться от частоты генов исходной популяции. Гены, до того редко встречающиеся, вследствие полового размножения быстро распространяются среди членов новой популяции. В то же время широко распространенные гены могут отсутствовать, если их не было в генотипе основателей новой популяции.

Другой пример. *Природные катастрофы* — лесные или степные пожары, наводнения и т.п. — вызывают массовую неизбирательную гибель живых организмов, особенно малоподвижных форм (растений, беспозвоночных, рептилий, земноводных и др.). Особи, избежавшие гибели, остаются в живых благодаря чистой случайности. В популяции, пережившей катастрофическое понижение численности, частоты аллелей будут иными, чем в исходной популяции. Вслед за спадом численности начинается массовое размножение, начало которому дает оставшаяся немногочисленная группа организмов. *Генетический состав этой группы и определит генетическую структуру всей популяции в период ее расцвета*. При этом некоторые мутации — варианты аллелей могут совсем исчезнуть, а концентрация других резко повыситься.

В биоценозах часто наблюдаются *периодические колебания численности* популяций, связанные со сменой сезона года. В неблагоприятный период — в средней полосе зимой, во время засухи в экваториальной полосе и т.д. — происходит массовая неизбирательная гибель организмов. Например, в малоснежную зиму почва промерзает на большую, чем обычно, глубину и организмы (мыши, кроты, личинки беспозвоночных), зимующие в ней, погибают.

Изменение частот аллелей в популяциях связано также с колебаниями численности в результате взаимоотношений типа «хищник — жертва». Усиленное размножение объектов охоты хищников на основе увеличения кормовых ресурсов приводит в свою очередь к усиленному размножению хищников. Увеличение же численности хищников вызывает массовое уничтожение их жертв. Недостаток кормовых ресурсов обуславливает сокращение численности хищников (рис. 19.1) и восстановление размеров популяций жертв.

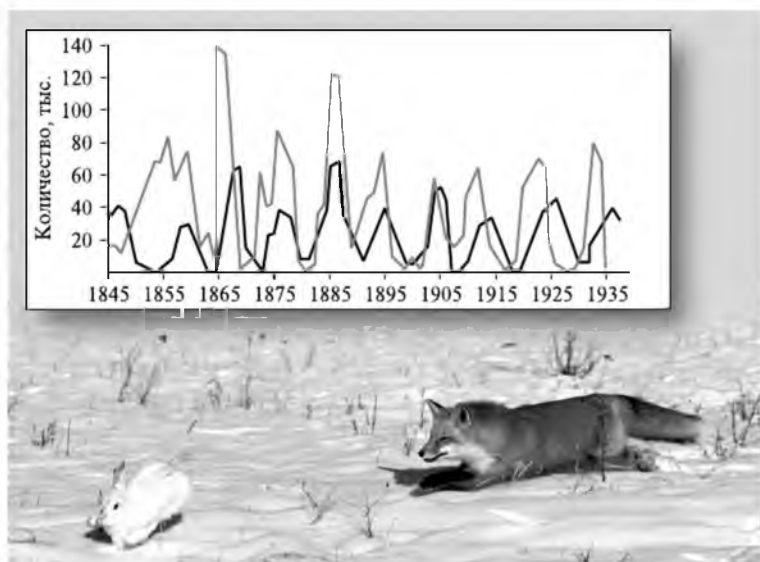


Рис. 19.1. Взаимоотношения «хищник — жертва». На диаграмме численности особей светлая линия — заяц; темная — лиса

Эти и другие колебания численности («волны численности») изменяют частоту генов в популяциях, делая их отличными друг от друга, в чем и состоит их эволюционное значение.

К изменениям частоты генов в популяциях приводит также ограничение обмена генами между ними вследствие пространственной (географической и экологической) *изоляции*. Как мы уже говорили, реки служат преградой для сухопутных видов, горы и возвышенности разделяют равнинные популяции. Каждая из изолированных популяций обладает специфическими особенностями, связанными с условиями жизни. Важное следствие изоляции — *близкородственное скрещива-*

ние (инбридинг). Благодаря инбридингу рецессивные аллели, распространяясь в популяции, проявляются в гомозиготном состоянии, что снижает жизнеспособность организмов. В человеческих популяциях изоляты с высокой степенью инбридинга встречаются в горных районах, на островах. Сохранила еще значение изоляция отдельных групп населения по кастовым, религиозным, расовым и другим причинам.

Эволюционное значение различных форм изоляции состоит в том, что она *закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями*, а также в том, что разделенные части популяции или вида в различных условиях подвергаются неодинаковому давлению отбора.

Таким образом, изменения частоты генов, вызванные теми или иными факторами внешней среды, служат основой возникновения различий в генетической организации популяции и в дальнейшем обуславливают образование новых видов. Поэтому изменения популяций в ходе естественного отбора называют *микроэволюцией*.

Опорные точки

- В природе часто встречаются резкие колебания численности особей, связанные с массовой неизбирательной гибелью организмов.
- Генотипы случайно сохранившихся особей определяют генофонд новой популяции в период ее расцвета — эффект основателя.

Вопросы и задания для повторения

1. Какие процессы приводят к изменению частоты встречаемости генов в популяциях?
2. Почему разные популяции одного вида отличаются по частоте генов?
3. Что такое микроэволюция?
4. Охарактеризуйте взаимоотношения типа «хищник — жертва».
5. Каково эволюционное значение изоляции популяций одного вида?
6. В чем причина гетерозиготности природных популяций?
7. Какова эволюционная роль мутаций?
8. Почему популяции в настоящее время считают элементарными эволюционными единицами?

19.4. Формы естественного отбора

Понятие о естественном отборе существенно расширилось и углубилось благодаря развитию генетики, трудам И.И. Шмальгаузена, С.С. Четверикова и других ученых.

Рассмотрим естественный отбор в свете современных представлений. Под действие отбора могут попасть как отдельные особи, так и целые популяции. В любом случае отбор сохраняет наиболее приспособленные к данным условиям существования организмы. Факторами естественного отбора служат условия внешней среды; в зависимости от этих условий отбор действует в разных направлениях и приводит к неодинаковым эволюционным результатам. Наблюдать за действием естественного отбора удобно на изменении популяционной нормы реакции, отражающей состояние генофонда данной популяции. Вспомним, что норма реакции отражает те пределы, в которых в популяции встречаются варианты того или иного признака или свойства (см. параграф 14.3). По любому качеству большая часть организмов, входящих в популяцию или вид, близка к средней норме. Чем дальше от средней нормы, тем реже обнаруживается подобное отклонение. Наконец, за пределами нормы реакции организмы с большей или меньшей степенью выраженности признака не встречаются.

Различают несколько форм естественного отбора.

Движущий отбор. Движущая форма естественного отбора (рис. 19.2) действует при мягком — некатастрофическом изменении условий внешней среды. Давление отбора действует против особей, имеющих отклонения от средней нормы либо в сторону усиления, либо в сторону ослабления выраженности признака, а также против тех организмов, которые в результате мутаций приобрели еще большие отклонения в данном направлении. Кто же получает преимущества в этих условиях? Очевидно — организмы, обладающие отклонениями в противоположную сторону, и особи, у которых мутации вызвали еще более глубокие изменения признака. В результате происходит сдвиг нормы реакции ($a-b \rightarrow a_1-b_1$), возникает новая средняя норма (c_1) вместо старой (c), перестающей соответствовать новым условиям существования. Если условия среды продолжают меняться в том же направлении, в следующем поколении все повторяется вновь и сдвиг нормы реакции становится более выраженным ($c \rightarrow c_1 \rightarrow c_2 \rightarrow c_3 \dots$). В дальнейшем движущая форма естественного отбора может привести к появлению нового вида.

Выше был рассмотрен пример с бабочкой березовой пяденицей. Распространение темноокрашенного мутанта этой бабочки — результат движущего отбора. Очень яркими примерами действия отбора в пользу признака, способствующего выживанию, может служить возникновение устойчивости животных к ядохимикатам. Например, среди серых крыс очень быстро распространилась устойчивость к яду, вызывающему кровотечение. Сейчас крысы без вреда для себя поедают приманки,

отравленные таким ядом. К аналогичному результату привело использование ядохимикатов в сельском хозяйстве при борьбе с «вредными» насекомыми. После воздействия ядов выживают особи, случайно оказавшиеся устойчивыми к яду. Эти особи имеют преимущество в размножении, благодаря которому признак устойчивости распространяется и становится преобладающим среди особей данного вида.

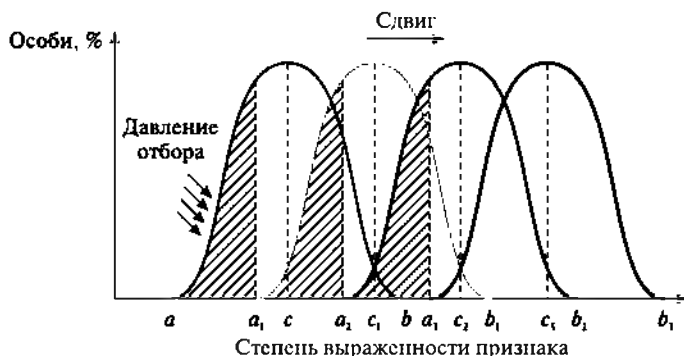


Рис. 19.2. Движущая форма естественного отбора: $a-b$, a_1-b_1 , a_2-b_2 , a_3-b_3 — пределы модификационной изменчивости; c_1 , c_2 , c_3 — средние значения; $a-a_1$, a_1-a_2 , a_2-a_3 — организмы, попадающие под отбор

Таким образом, ведущая роль в распространении новых признаков внутри данного вида при изменении условий внешней среды принадлежит движущей форме естественного отбора.

Как уже говорилось, изменение признака может происходить как в сторону его усиления, большей выраженности, так и в сторону ослабления вплоть до полного исчезновения. Примерами утраты признака как результата действия движущего отбора могут служить редукция глаз у кротов, ведущих подземный образ жизни, или у пещерных животных, утрата крыльев у некоторых видов птиц и насекомых, редукция корней и листьев у растений-паразитов, пищеварительной системы у ленточных червей и многое другое.

Роль естественного отбора не сводится к отсеку отдельных признаков, понижающих жизнеспособность или конкурентоспособность организмов. Отбор определяет направление эволюции, последовательно собирая, интегрируя многочисленные случайные уклонения. Следует помнить, что реально в природе отбор сохраняет не отдельные признаки, а целые фенотипы, т.е. весь комплекс признаков, а значит, *определенные комбинации генов, присущие данному организму.*

Отбор нередко сравнивают с деятельностью скульптора. Как скульптор из бесформенной глыбы мрамора создает произведение, поражающее гармоничностью всех его частей, так и отбор создает приспособления и виды, устраняя от размножения менее удачные особи или, другими словами, менее удачные комбинации генов. Говорят о *творческой роли естественного отбора*, поскольку результатом его действия являются новые виды организмов, новые формы жизни.

Стабилизирующий отбор. Другая форма естественного отбора — *стабилизирующий отбор* действует в постоянных условиях среды (рис. 19.3). На значение этой формы отбора указал выдающийся российский ученый И.И. Шмальгаузен. Стабилизирующий отбор направлен на поддержание ранее сложившегося среднего признака или свойства: размеров тела или отдельных его частей у животных, размеров и формы цветка у растений, концентрацию гормонов или глюкозы в крови у позвоночных и т.д. Давление отбора при этом направлено против особей, имеющих отклонения как в сторону усиления, так и в сторону ослабления выраженности признака, в пользу организмов, признаки которых близки к средним значениям, — происходит сужение нормы реакции. В следующем поколении мутационный процесс вновь расширяет норму реакции, а стабилизирующая форма естественного отбора опять сужает ее. Так продолжается из поколения в поколение, пока условия существования остаются неизменными. Стабилизирующий отбор сохраняет приспособленность вида, устраняя резкие отклонения выраженности признака от средней нормы. Так, у насекомоопыляемых растений размеры и форма цветков очень устойчивы. Объясняется это тем, что цветки должны соответствовать строению и размерам тела насекомых-опылителей. Шмель не способен проникнуть в слишком узкий венчик цветка, хоботок бабочки не сможет коснуться слишком коротких тычинок у растений с очень длинным венчиком. В обоих случаях цветки, не вполне соответствующие строению опылителей, не образуют семян. Следовательно, гены, обусловившие отклонение от нормы, устраняются из генофонда вида. Другой пример. На скалистом побережье Англии и Шотландии, характеризующемся сильными порывами ветра, воробьи с более длинными и укороченными крыльями уносятся в океан. Среднекрылые птицы далеко не отлетают от убежищ и сохраняются отбором. Стабилизирующая форма естественного отбора *предохраняет сложившийся генотип от разрушающего действия мутационного процесса*. Благодаря стабилизирующему отбору до наших дней сохранились «живые ископаемые»: кистеперая рыба *латимерия*, предки которой были широко распространены в палеозойскую эру;

представитель древних рептилий *гаттерия*, внешне похожая на крупную ящерицу, но не утратившая черты строения пресмыкающихся мезозойской эры; реликтовый *таракан*, мало изменившийся со времен каменноугольного периода; голосеменное растение *гинкго*, дающее представление о древних формах, вымерших в юрском периоде мезозойской эры.



Рис. 19.3. Стабилизирующая форма естественного отбора:
 $a-b$, a_1-b_1 — пределы модификационной изменчивости; c — среднее значение;
 $a-a_1$, $b-b_1$ — организмы, попадающие под отбор

Разрывающий, или дизруптивный, отбор (от лат. *disruptio* — разрываю) по сути своей является вариантом движущего отбора или сочетанием движущего и стабилизирующего отбора (рис. 19.4).

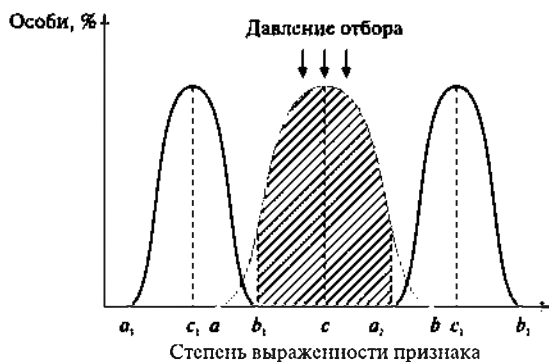


Рис. 19.4. Разрывающая форма естественного отбора:
 $a-b$ — исходная норма реакции; b_1-a_2 — организмы, попадающие под отбор;
 a_1-b_1 и a_2-b_2 — новые средние нормы реакции

Разрывающая форма естественного отбора действует в условиях, характеризующихся резкими изменениями условий существования, т.е. ситуации, в которой фактор изменяется не плавно, а скачкообразно. При этом под отбор попадают организмы со средней выраженностью признака, а преимущества в выживании получают организмы, имеющие отклонения как в сторону усиления, так и в сторону ослабления признака. Например, на океанических островах, где дуют сильные ветры, мухи с нормальными крыльями, как мы уже говорили, сдуваются в океан. Сохраняются особи с крупными крыльями, позволяющими сопротивляться ветру, и бескрылые насекомые, переходящие к ползающему способу передвижения. Другой пример приводит известный отечественный эколог и эволюционист А.В. Яблоков. У земляных улиток имеется множество вариантов полос на раковине и пигментации входного отверстия от светло-желтого до темно-коричневого. В лесах, где почвы преимущественно коричневого цвета, чаще других встречаются моллюски с коричневой пигментацией, а на участках с желтой травой преобладают организмы с желтыми полосами.

Половой отбор. Раздельнополые животные различаются по строению органов размножения. Однако нередко различие полов распространяется и на внешние признаки, поведение. Можно вспомнить яркий наряд из перьев у петуха, крупный гребень, шпоры на ногах, громкое пение. Очень красивы самцы фазанов по сравнению с гораздо более скромными курочками. Клыки верхних челюстей — бивни особенно сильно разрастаются у самцов моржей. Многочисленные примеры внешних различий в строении полов носят название полового диморфизма и обусловлены их ролью в половом отборе. Половой отбор представляет собой конкуренцию самцов за возможность размножения. Этой цели служат пение, демонстративное поведение, ухаживание. Часто между самцами возникают ритуальные поединки, демонстрирующие силу претендентов. Иногда они заканчиваются серьезными травмами одного или обоих животных. У птиц разбивка на пары в период размножения сопровождается брачными играми, или токованием. Токование выражается в том, что птица принимает характерное положение тела, в особых движениях, в развертывании и раздувании оперения, в издавании своеобразных звуков. Например, тетерева на токах собираются по несколько десятков на лесных полянах еще ночью. Разгар тока приходится на раннее утро. Между самцами возникают жестокие драки, а самки в это время сидят на опушках поляны или в кустах. В результате полового от-

бора потомство оставляют наиболее активные, здоровые и сильные самцы, остальные отстраняются от размножения и их генотипы исчезают из генофонда вида.

Иногда яркий брачный наряд появляется у животных только на период размножения. Самцы остромордой лягушки приобретают в воде красивую ярко-голубую окраску. Яркая окраска самцов и их демонстративное поведение демаскируют их перед хищниками и увеличивают вероятность гибели. Однако это выгодно для вида в целом, так как самки остаются в большей безопасности в период выведения потомства. Связь между неброским внешним видом самок у птиц и заботой о потомстве хорошо видна на примере кулика-плавунчика, обитателя наших северных широт. У этих птиц яйца высиживает только самец. Самка же имеет гораздо более яркую окраску.

Половой диморфизм и половой отбор распространены в животном мире достаточно широко вплоть до приматов. Эту форму отбора следует рассматривать как частный случай *внутривидового естественного отбора*.

Опорные точки

- Естественный отбор представляет собой единственный фактор, направленно изменяющий частоту генов в популяциях.
- При изменении условий существования движущая форма естественного отбора вызывает дивергенцию, которая может в дальнейшем привести к появлению новых видов.
- Стабилизирующая форма естественного отбора закрепляет общий уровень приспособленности в неизменных условиях обитания.

Вопросы и задания для повторения

1. Какие существуют формы естественного отбора?
2. В каких условиях внешней среды действует каждая форма естественного отбора? Приведите примеры.
3. В чем заключается причина появления у микроорганизмов, вредителей сельского хозяйства и других организмов устойчивости к ядохимикатам?
4. Что такое половой отбор? Каково его значение для эволюции вида?
5. Как вы считаете, что является главной движущей силой процесса расхождения по признаку формы клюва у дарвиновских вьюрков?
6. Может ли один и тот же фактор среды в различных местах обитания быть причиной движущего и стабилизирующего отбора? Поясните ответ примерами.

19.5. Приспособленность организмов к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора

Виды растений и животных удивительно приспособлены к условиям среды, в которых они обитают. Известно огромное количество самых разнообразных особенностей строения, обеспечивающих высокий уровень приспособленности вида к среде. В понятие «*приспособленность вида*» входят не только внешние признаки, но и *соответствие* строения внутренних органов выполняемым ими функциям, например длинный и сложно устроенный пищеварительный тракт животных, питающихся растительной пищей (жвачные). Соответствие физиологических функций организма условиям обитания, их сложность и разнообразие также входят в понятие приспособленности.

Приспособительные особенности строения, окраски тела и поведения животных. По сути, вся структурно-функциональная организация представителей того или иного вида является приспособительной к тем условиям, в которых обитает данная группа. Наиболее демонстративны строение тела и окраска покровов.

Форма тела. У животных приспособительной к среде обитания является форма тела. Хорошо известен облик водного млекопитающего дельфина. Его движения легки и точны. Самостоятельная скорость движения в воде достигает 40 км/ч. Нередко описывают случаи, как дельфины сопровождают быстроходные морские суда, например эсминцы, движущиеся со скоростью 65 км/ч. Объясняется это тем, что дельфины пристраиваются к носу судна и используют гидродинамическую силу корабельных волн. Но это не их естественная скорость. Плотность воды в 800 раз выше плотности воздуха. Как дельфину удастся преодолеть ее? Помимо других особенностей строения идеальной приспособленности дельфина к среде обитания и образу жизни способствует форма тела. Торпедовидная форма тела позволяет избежать образования завихрения потоков воды, обтекающих дельфина.

Обтекаемая форма тела способствует быстрому передвижению животных и в воздушной среде. Маховые и контурные перья, покрывающие тело птицы, полностью сглаживают его форму. Птицы лишены выступающих ушных раковин, в полете они обычно втягивают ноги. В результате птицы по скорости намного превосходят всех

других животных. Например, сокол-сапсан пикирует на свою жертву со скоростью до 290 км/ч. Птицы быстро двигаются даже в воде. Наблюдали антарктического пингвина, плывущего под водой со скоростью около 35 км/ч.

У животных, ведущих скрытный, затаивающийся образ жизни, полезными оказываются приспособления, придающие им сходство с предметами окружающей среды. Причудливая форма тела у рыб, обитающих в зарослях водорослей, помогает им успешно скрываться от врагов. Сходство с предметами среды обитания широко распространено у насекомых. Известны жуки, своим внешним видом напоминающие лишайники, цикады, сходные с шипами тех кустарников, среди которых они живут. Насекомые-палочники похожи на небольшую бурую или зеленую веточку (рис. 19.5), а прямокрылые насекомые имитируют лист. Плоское тело имеют рыбы, ведущие придонный образ жизни.



Рис. 19.5. Насекомое палочник похоже на небольшую веточку

Окраска покровов тела. Средством защиты от врагов служит и *покровительственная окраска*. Покровительственной называют окраску покровов тела, обеспечивающую их обладателям успех в борьбе за существование. Обычно ученые различают скрывающую или, наоборот, предупреждающую окраску. Птицы, насиживающие яйца на земле, сливаются с окружающим фоном. Малоаметны и их яйца, имеющие пигментированную скорлупу, и вылупляющиеся из них птенцы (рис. 19.6). Защитный характер пигментации яиц подтверждается тем, что у видов, чьи яйца недоступны для врагов — крупных хищников, или у птиц, откладывающих яйца на скалах или закапывающих их в землю, покровительственная окраска скорлупы не развивается.



Рис. 19.6. Покровительственная (скрывающая) окраска яиц и птенцов при выведении потомства на земле

Покровительственная окраска широко распространена среди самых различных животных. Гусеницы бабочек часто зеленые, под цвет листьев, или темные, под цвет коры или земли. Донные рыбы обычно окрашены под цвет песчаного дна (скаты и камбалы). При этом камбалы способны еще менять окраску в зависимости от цвета окружающего фона. Способность менять окраску путем перераспределения пигмента в покровах тела известна и у наземных животных (хамелеона). Животные пустынь имеют, как правило, желто-бурую или песочно-желтую окраску. *Однотонная покровительственная окраска* свойственна как насекомым (саранче) и мелким ящерицам, так и крупным копытным (антилопам) и хищникам (львам).

Если фон среды не остается постоянным в зависимости от сезона года, многие животные меняют окраску. Например, обитатели средних и высоких широт (песец, заяц, горностай, белая куропатка) зимой имеют белую окраску, что делает их незаметными на снегу.

Двутоновая скрывающая окраска часто наблюдается у водных животных. Так, у большинства рыб, например у сельди, спинка сильно пигментирована, а брюшная сторона тела — светлая. Если смотреть на рыбу сверху, из зоны большей освещенности, то на фоне сгущающегося мрака темная спинка практически незаметна. Напротив, при взгляде из глубины — в направлении большей освещенности — незаметно брюшко. Важна такая окраска и для хищников (дельфинов, акул и др.) и для их жертв.

Иной вариант скрывающей окраски — расчленяющая окраска. Она характеризуется чередованием на теле темных и светлых полос и пятен, соответствующим смене света и тени в привычной для вида среде обитания (рис. 19.7). Подобное совпадение делает организм неза-

метным благодаря нарушению представления о его форме. Например, тигр охотится в засаде на опушках, где пучки желтой травы чередуются с темной почвой. Зебра, питаясь лиственной кустарников, в саванне практически незаметна на фоне многостволия. Кроме этого, расчленяющая окраска нарушает представление о контурах тела, что делает ее еще более эффективной.



Рис. 19.7. Расчленяющая окраска у зебр делает этих животных малозаметными в саваннах на фоне кустарников

Однако нередко у животных наблюдается не скрывающая окраска тела, а, напротив, привлекающая внимание, демаскирующая. Такая окраска свойственна ядовитым, обжигающим или жалящим насекомым: пчелам, осам, жукам-нарывникам. Божью коровку, очень заметную, птицы никогда не склевывают из-за выделяемого насекомым ядовитого секрета. Яркую предупреждающую окраску имеют несъедобные гусеницы, многие ядовитые змеи. Яркая окраска заранее предупреждает хищника о бесполезности и опасности нападения. Путем «проб и ошибок» хищники быстро приучаются избегать нападения на жертву с *предупреждающей окраской*.

Эффективность предостерегающей окраски явилась причиной очень интересного явления — подражания, или *мимикрии* (от греч. *mimikos* — подражательный). Мимикрией называется *сходство беззащитного или съедобного вида с одним или несколькими неродственными видами, хорошо защищенными и обладающими предостерегающей окраской*. С божьей коровкой размерами, формой тела и распределением пигментных пятен очень сходен один из видов тараканов. Некоторые съедобные бабочки подражают формой тела и окраской ядовитым ба-

бочкам, мухи — осам. Возникновение мимикрии связано с накоплением под контролем естественного отбора мелких удачных мутаций у съедобных видов в условиях их совместного обитания с несъедобными.

Понятно, что подражание одних видов другим оправдано: истреблению подвергается значительно меньшая часть особей и того вида, который послужил моделью, и вида-подражателя. Необходимо, однако, чтобы численность вида-подражателя была значительно меньше численности модели. В противном случае мимикрия не приносит пользы: у хищника не будет вырабатываться стойкий условный рефлекс на форму или окраску, которую следует избегать. Каким же образом численность вида-имитатора поддерживается на низком уровне? Оказалось, что генофонд этих видов насыщен летальными мутациями. В гомозиготном состоянии эти мутации вызывают гибель насекомых, в результате чего высокий процент особей не доживает до половозрелого состояния.

Подражание окраски скорлупы яиц наблюдается и в случае гнездового паразитизма у птиц. Обыкновенная кукушка, как известно, сама не насиживает яиц, а откладывает их в гнезда других видов. Яйца кукушки настолько похожи на яйца вида-хозяина, что самка не может различить их и насиживает вместе со своими.

Кроме защитной — покровительственной окраски у животных и растений наблюдаются и другие средства защиты. У растений нередко образуются иглы и колючки, защищающие их от поедания травоядными животными (кактусов, шиповника, боярышника, облепихи и др.). Такую же роль играют ядовитые вещества, обжигающие волоски, например у крапивы. Кристаллы щавелевокислого кальция, накапливающиеся в шипах некоторых растений, предохраняют их от поедания гусеницами, улитками и даже грызунами. Образования в виде твердого хитинового покрова у членистоногих (жуков, крабов), раковин у моллюсков, чешуи у крокодилов, панциря у броненосцев и черепах хорошо защищают их от многих врагов. Этому же служат иглы у ежа и дикобраза. Все эти приспособления могли появиться лишь в результате естественного отбора, т.е. преимущественного выживания лучше защищенных особей.

Поведение. Для выживания организмов в борьбе за существование большое значение имеет приспособительное поведение. Защитное действие предупреждающей окраски повышается при сочетании ее с соответствующим поведением. Например, выпь гнездится в камышах. В минуты опасности она вытягивает шею, поднимает вверх го-

лову и замирает. В такой позе ее трудно обнаружить даже на близком расстоянии. Многие другие животные, не обладающие средствами активной защиты, в случае опасности принимают позу покоя и замирают (насекомые, рыбы, амфибии, птицы). Предостерегающая окраска у животных, наоборот, сочетается с демонстративным поведением, отпугивающим хищника.

Помимо затаивания или демонстративного, отпугивающего поведения при приближении врага существует много других вариантов *приспособительного поведения*, обеспечивающего выживаемость взрослых особей или молоди. Сюда относится запасание корма на неблагоприятный сезон года. Особенно это относится к грызунам. Например, полевка-экономка, распространенная в таежной зоне, собирает зерна злаков, сухую траву, корешки — всего до 10 кг. Роющие грызуны (слепыши и др.) накапливают до 14 кг кусочков корней дуба, желудей, картофеля, степного горошка. Большая песчанка, живущая в пустынях Средней Азии, в начале лета срезает траву и затаскивает ее в норы или оставляет на поверхности в виде стожков. Корм этот используется во второй половине лета, осенью и зимой. Речной бобр собирает обрубки деревьев, веток и пр., которые складывает в воду возле своего жилища. Склады эти могут достигать объема 20 м³. Запасы кормов делают и хищные животные. Норка, некоторые хорьки и псовые запасают лягушек, ужей, мелких зверьков и т.д., умертвляя их и закапывая в определенных местах.

Примером приспособительного поведения служит и время наибольшей активности. В пустынях многие животные выходят на охоту ночью, когда спадает зной. Специализация активности животных по времени суток привела, к примеру у птиц, к возникновению целых экологических групп видов. Так, «ночные хищники» (совы, филины и др.) охотятся ночью, а «дневные» — сокол, беркут, орел — при свете дня.

Опорные точки

- Вся организация любого вида живых организмов является приспособительной к тем условиям, в которых он обитает.
- Приспособления организмов к среде обитания проявляются на всех уровнях организации: биохимическом, цитологическом, гистологическом и анатомическом.
- Физиологические адаптации — пример отражения структурных особенностей организации в данных условиях существования.

Вопросы и задания для повторения

1. Приведите примеры приспособленности организмов к условиям существования.
2. Почему у некоторых видов животных наблюдается яркая демаскирующая окраска?
3. В чем сущность явления мимикрии?
4. Каким путем поддерживается низкая численность вида-подражателя?
5. Распространяется ли действие естественного отбора на поведение животных? Приведите примеры.

Забота о потомстве. Особенно большое значение имеют приспособления, обеспечивающие защиту потомства от врагов. Забота о потомстве может проявляться в разной форме. Многие рыбы охраняют икру, откладываемую между камнями, активно отгоняя и кусая приближающихся возможных врагов. Азовские и каспийские бычки откладывают икру в ямки, вырытые в илистом дне, и охраняют ее затем в течение всего развития. Самец колюшки строит гнездо с входом и выходом. Некоторые американские сомы прилепляют икру на брюхо и носят ее на себе все время развития. Многие рыбы вынашивают икру во рту или даже в желудке. В это время родитель ничего не ест. Вылупившиеся мальки некоторое время держатся вблизи самки (или самца, в зависимости от вида) и при опасности прячутся в рот матери. Существуют виды лягушек, у которых икринки развиваются в специальной выводковой сумке на спине или в голосовых мешках самца.

Наибольшая безопасность потомства достигается, очевидно, тогда, когда зародыши развиваются в *теле матери* (рис. 19.8). Плодовитость в этих случаях (как и при других формах заботы о потомстве) снижается, однако это компенсируется возрастанием выживаемости молоди.



Рис. 19.8. Развитие потомства в теле матери у живородки

У членистоногих и низших позвоночных образующиеся личинки ведут самостоятельный образ жизни и не зависят от родителей. Но в некоторых случаях забота родителей о потомках проявляется в форме *обеспечения их пищей*. Знаменитый французский естествоиспытатель Ж.А. Фабр впервые описал такое поведение у одиночных ос. Осы нападают на жуков, пауков, сверчков, богомолов, гусениц различных бабочек, обездвиживают их, погружая жало точно в нервные узлы (рис. 19.9), и откладывают на них яйца.



Рис. 19.9. Одиночная оса тащит в свое гнездо парализованного кузнечика: будущая личинка обеспечена пищей

Вылупляющиеся личинки ос обеспечены пищей: они питаются тканями живой жертвы, растут и затем окукливаются.

Описанные примеры заботы о потомстве у членистоногих и низших позвоночных встречаются у очень небольшого числа видов. В большинстве случаев оплодотворенные яйца оставляются на произвол судьбы. Именно этим объясняется очень высокая плодовитость беспозвоночных и низших позвоночных животных. *Большое число потомков в условиях высокой истребляемости молоди служит средством борьбы за существование вида в целом.*

Значительно более сложные и многообразные формы заботы о потомстве наблюдаются у высших позвоночных. Сложные *инстинкты* и способность к индивидуальному обучению позволяют им со значи-

тельно большим успехом выращивать потомство. Так, птицы откладывают оплодотворенные яйца в специальные сооружения — *гнезда*, а не просто в окружающую среду, как поступают все виды низестоящих классов. Яйца развиваются под влиянием тепла, сообщаемого им телом родителей, и не зависят от случайностей погоды. Гнездо родители защищают от врагов теми или иными способами. Выведшихся птенцов большинство видов птиц не оставляют на произвол судьбы, а длительное время выкармливают и охраняют. Все это резко повышает эффективность размножения в этой группе животных.

Наивысшей степени развития достигают формы поведения у млекопитающих животных. Это проявляется и в отношении к детенышам. Звери не только кормят свое потомство, но и обучают ловить добычу. Еще Дарвин отмечал, что хищные звери учат своих детенышей избегать опасностей, в том числе охотников.

Таким образом, особи с более совершенными формами заботы о потомстве выживают в большем числе и передают эти черты далее по наследству из поколения в поколение.

Физиологические адаптации. Соответствующая форма и окраска тела, целесообразное поведение обеспечивают успех в борьбе за существование только тогда, когда эти признаки сочетаются с приспособленностью процессов жизнедеятельности к условиям обитания, т.е. физиологическими адаптациями. Без таких адаптаций невозможно поддержание устойчивого обмена веществ в организме в постоянно колеблющихся условиях внешней среды. Рассмотрим некоторые примеры.

У наземных амфибий большое количество воды теряется через кожу. Однако многие их виды проникают даже в пустыни и полупустыни. Выживание амфибий в условиях недостатка влаги в этих местообитаниях обеспечивается целым рядом приспособлений. У них меняется характер активности: она приурочивается к периодам повышенной влажности. В умеренной зоне жабы и лягушки активны ночью и после выпадения дождей. В пустынях лягушки охотятся только ночью, когда влага конденсируется на почве и на растительности, а днем укрываются в норах грызунов. У пустынных видов амфибий, размножающихся во временных водоемах, личинки развиваются очень быстро и в сжатые сроки совершают метаморфоз.

Разнообразные физиологические адаптации к жизни в неблагоприятных условиях выработали птицы и млекопитающие. Многие пустынные животные перед наступлением засушливого сезона накапливают много жира: при его окислении образуется большое количество воды. Птицы и млекопитающие способны регулировать потери воды

с поверхности дыхательных путей. Например, верблюд, лишившись воды, резко сокращает испарение как с дыхательных путей, так и через потовые железы.

У человека плохо регулируется солевой обмен, и поэтому он не может долго обходиться без пресной воды. Но рептилии и птицы, проводящие большую часть жизни в морских просторах и пьющие морскую воду, приобрели специальные железы, позволяющие им быстро избавляться от избытка солей.

Очень интересны приспособления, развивающиеся у ныряющих животных. Многие из них могут сравнительно долго обходиться без доступа кислорода. Например, тюлени ныряют на глубину 100—200 и даже 600 м и находятся под водой 40—60 мин. Что позволяет ластоногим нырять на столь длительный срок? Это прежде всего большое количество особого пигмента, находящегося в мышцах, — миоглобина. Миоглобин способен в 10 раз больше связывать кислород, чем гемоглобин. Кроме того, в воде целый ряд приспособлений обеспечивает гораздо более экономное расходование кислорода, чем при дыхании на поверхности.

Путем естественного отбора возникают и совершенствуются приспособления, облегчающие поиск пищи или партнера для размножения. Поразительно чувствительны органы химического чувства насекомых. Самцов непарного шелкопряда привлекает запах ароматической железы самки с расстояния 3 км. У некоторых бабочек чувствительность рецепторов вкуса в 1 тыс. раз превосходит чувствительность рецепторов человеческого языка. Ночные хищники, например совы, превосходно видят в условиях слабого освещения. У некоторых змей хорошо развита способность к термоллокации. Они различают на расстоянии объекты, если разница их температур составляет всего 0,2 °С. Многие животные прекрасно ориентируются в пространстве с помощью эхолокации (летучие мыши, совы, дельфины).

Относительный характер приспособленности организмов. Строение живых организмов очень тонко приспособлено к условиям существования. Любой видовой признак или свойство, носящие приспособительный характер, целесообразны в данной среде, в данных жизненных условиях. Так, все особенности строения и поведения кошки целесообразны для хищника, подстерегающего добычу в засаде: мягкие подушечки на пальцах и втягивающиеся когти, делающие походку бесшумной; огромный зрачок и высокая чувствительность сетчатки, позволяющие видеть в темноте; тонкий слух и подвижные ушные раковины, дающие возможность точно определять местонахождение

жертвы; способность длительное время выжидать появления добычи и совершать молниеносный прыжок; острые зубы, удерживающие и разрывающие жертву. Точно так же организация насекомоядных растений приспособлена к ловле и перевариванию насекомых и даже мелких позвоночных (рис. 19.10).

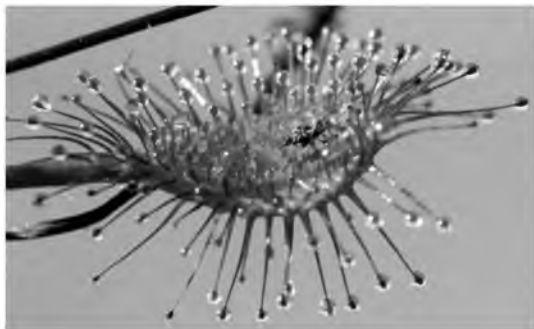


Рис. 19.10. Клейкие капельки на кончиках волосков листьев росянки

Приспособления не появляются в готовом виде, а представляют результат отбора случайных наследственных изменений, повышающих жизнеспособность организмов в конкретных условиях.

Ни один из приспособительных признаков не обеспечивает *абсолютной безопасности* для их обладателей. Благодаря мимикрии большинство птиц не трогает ос и пчел, однако есть среди них виды, которые едят и ос, и пчел, и их подражателей. Еж и птица-секретарь без вреда поедают змей. Панцирь наземных черепах надежно защищает их от врагов, но хищные птицы поднимают их в воздух и разбивают о землю.

Любые приспособления целесообразны только в обычной для вида обстановке. При изменении условий среды они оказываются бесполезными или вредными для организма. Постоянный рост резцов грызунов — очень важная особенность, но лишь при питании твердой пищей. Если крысу держать на мягкой пище, резцы, не изнашиваясь, вырастают до таких размеров, что питание становится невозможным.

Таким образом, любая структура и любая функция являются приспособлением к характерной для вида внешней среде или, как говорят современные ученые, «здесь и сейчас». Эволюционные изменения — образование новых популяций и видов, возникновение или исчезно-

вление органов, усложнение организации — обусловлены развитием приспособлений (адаптаций). Целесообразность живой природы — результат исторического развития видов в определенных условиях, поэтому она всегда относительна и имеет временный характер.

Опорные точки

- Забота о потомстве возникает как способ обеспечения выживания вида на фоне высокой степени развития нервной системы и является одной из форм физиологических адаптаций.
- Любые приспособления, в том числе и обусловленные поведенческими реакциями, относительны и целесообразны только в конкретных условиях существования.

Вопросы и задания для повторения

1. Почему у видов животных, заботящихся о потомстве, число потомков уменьшается? Приведите примеры.
2. В чем заключается относительный характер приспособительных признаков у организмов? Приведите примеры, характерные для растений и животных.

19.6. Видообразование как результат микроэволюции

Приобретение приспособлений отдельными группами организмов может при определенных условиях привести к образованию новых видов. Новый вид может возникнуть из одной популяции или группы смежных популяций, расположенных на периферии ареала вида. Такое видообразование, связанное с пространственной изоляцией, называется *географическим*, или *аллопатрическим* (от греч. *allos* — другой, иной и *patris* — родина). В других случаях новый вид может возникнуть внутри ареала исходного вида, как бы внутри вида — *симпатрическое* видообразование (от греч. *syn* — вместе и *patris* — родина).

Аллопатрическое видообразование. При географическом видообразовании новые виды могут возникать вследствие распада ареала широко распространенного родительского вида. Примером такого процесса служит возникновение родственных видов ландыша. Исходный вид несколько миллионов лет назад был широко распространен в широколиственных лесах Евразии. В четвертичный период в связи с со-

крашением их площади единый ареал вида был разорван на несколько самостоятельных частей: ландыш сохранился лишь на территориях, избежавших оледенения (на Дальнем Востоке, в Закавказье, Южной Европе). К настоящему времени ландыш, переживший оледенение на юге Европы, вторично широко распространился по всей лесной зоне, образовав новый вид, более крупный, с широким венчиком, а на Дальнем Востоке — вид с красными черешками и восковым налетом на листьях.

У животных аллопатрическое видообразование можно наблюдать у различных *кольцевых видов*: представители вида обитают вокруг гор, водоемов и т.п., при этом соседние популяции скрещиваются между собой и незначительно различаются, а крайние формы различаются значительно и не скрещиваются. Пример кольцевого вида — безлегочная саламандра, обитающая на склонах гор близ Тихоокеанского побережья Северной Америки. В зависимости от района обитания вокруг гор саламандры образуют различные формы, постепенно изменяющие свои морфологические и экологические характеристики. Крайние формы имеют красноватую окраску и черно-белую, сосуществуют в узкой зоне гор на юге Калифорнии, однако между собой не скрещиваются.

Еще один классический пример — серебристая чайка и клуша, встречающиеся в Англии, где их признали разными видами. Но при этом между ними существует цепочка гибридных популяций, идущая вокруг Северного полюса (рис. 19.11).

Аллопатрическое видообразование протекает сравнительно медленно, на протяжении сотен тысяч поколений. Именно за такие длительные промежутки времени в изолированных частях ареала вида вырабатываются те биологические особенности, которые приводят к репродуктивной самостоятельности и изоляции даже при разрушении первичной изолирующей преграды.

Симпатрическое видообразование. Симпатрическое видообразование может протекать несколькими способами. Один из них — возникновение новых видов при быстром изменении кариотипа путем *полиплоидизации* (рис. 19.12). Известны группы близких видов, обычно растений, с кратным числом хромосом. Так, в роде хризантем все виды имеют число хромосом, кратное 9: 18, 27, 36, 45, ..., 90. В родах табака и картофеля основное исходное количество хромосом в кариотипе — 12, но имеются виды с 24, 48, 72 хромосомами. В таких случаях можно предположить, что видообразование шло путем полиплоидизации основного хромосомного набора предковой группы. Подобные

процессы хорошо воспроизводятся в эксперименте задержкой расхождения хромосом в мейозе, воздействием специальных веществ, разрушающих нити веретена деления во время метафазы, например колхицином.

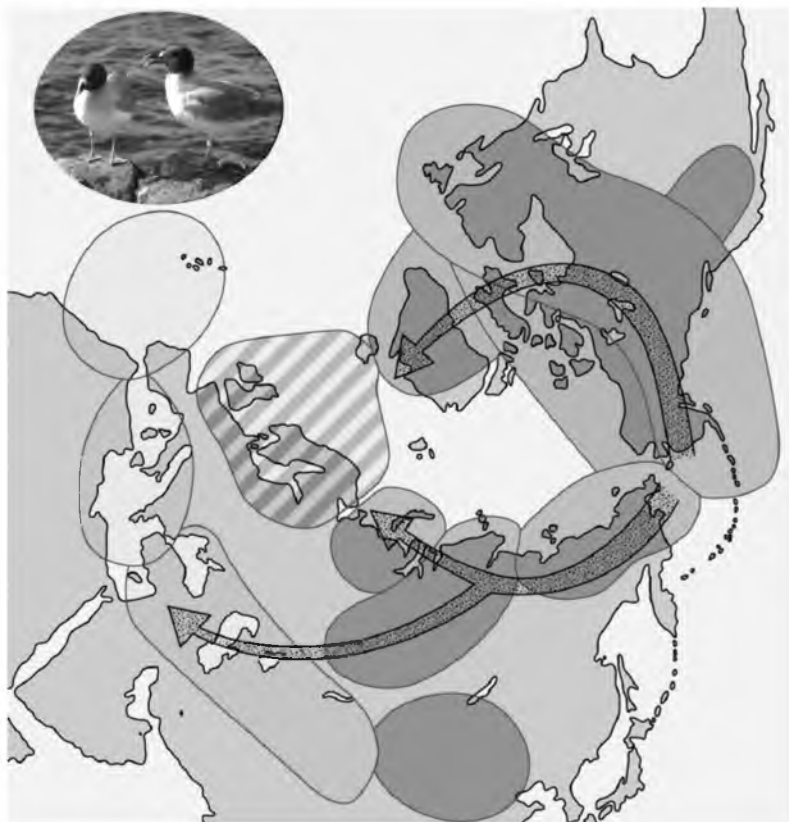


Рис. 19.11. Видообразование у чаек в результате расселения (аллопатрическое видообразование)

Другой способ симпатрического видообразования — *гибридизация с последующим удвоением числа хромосом* (см. рис. 19.12). Сейчас известно немало видов, гибридогенное происхождение и характер генома которых может считаться экспериментально доказанным. Например, культурная слива с $2n = 48$ возникла путем гибридизации терна ($2n = 16$) с алычой ($2n = 8$) с последующим удвоением числа хромосом.

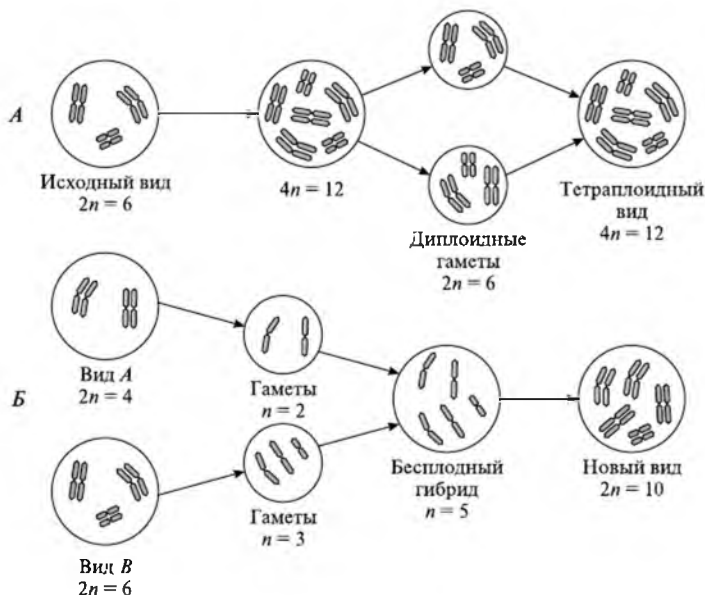


Рис. 19.12. Схема симпатрического видообразования: А — путем полиплоидизации; Б — в результате гибридизации и последующей полиплоидизации

Третий способ симпатрического видообразования — возникновение репродуктивной изоляции особей внутри первоначально единой популяции в результате фрагментации или слияния хромосом и других *хромосомных перестроек*. Этот способ распространен как у растений, так и у животных (например, среди плодовых мушек рода *Дрозофила*).

Яблонные мухи пестрокрылки являются примером симпатрического видообразования в результате изменения экологической обстановки. Первоначально вид обитал в восточной части США. До появления европейцев личинки этих мух развивались только в плодах боярышника. Однако с завозом в Америку яблонь открылась новая экологическая ниша. За полтора века наблюдений расы очень сильно разошлись. Они почти не скрещиваются друг с другом. Яблонева раса спаривается почти исключительно на яблонях, а боярышниковая — на боярышнике, что, учитывая разное время созревания плодов, приводит к репродуктивной изоляции. У пестрокрылок известно еще несколько видов-двойников, которые живут на разных видах растений, — предположительно видообразование у них протекало именно по описанной схеме.

Особенностью симпатрического пути видообразования является то, что он приводит к возникновению новых видов, всегда морфологи-

чески близких к исходному виду. Лишь в случае гибридогенного возникновения видов появляется новая видовая форма, отличная от каждой из родительских.

Опорные точки

- Возникновение новых видов происходит в результате действия естественного отбора при изменении условий существования на фоне громадного разнообразия генотипов особей и генофондов популяций.
- При географическом видообразовании новые виды возникают на краях ареала исходного вида, где популяции подвергаются различному направлению давления отбора.
- Симпатрическое видообразование связано, как правило, с крупными хромосомными перестройками.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое физиологические адаптации?
2. Приведите примеры функциональных приспособительных изменений.
3. Каким образом осуществляется приспособление к отсутствию воды у обитателей пустынь?
4. Как возникают физиологические адаптации и что лежит в их основе?
5. Почему в природе существует естественный отбор?
6. Каким путем осуществляется дивергенция видов? Что служит движущей силой изменения видов?
7. Что является материалом для естественного отбора?
8. Почему естественный отбор называют движущей силой эволюции?
9. К какому состоянию приводит популяцию длительно действующий стабилизирующий отбор?
10. Почему понятие «адаптация» относят не только к отдельно взятой особи, но и к популяции или виду в целом?
11. Приведите примеры различных приспособлений у растений и животных на разных уровнях организации.
12. Какую роль играет изоляция популяций в процессе видообразования? Как это можно использовать в селекционной практике?
13. К каким эволюционно значимым результатам приводит процесс видообразования?
14. Расскажите о критериях вида. Какие критерии вида вы считаете наиболее важными для их определения?
15. Опишите генетические механизмы, лежащие в основе видообразования.
16. Приведите примеры симпатрического и аллопатрического видообразования. Какие примеры свидетельствуют об их реальном существовании?

Глава 20

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

После знакомства с микроэволюционными процессами, приводящими к возникновению новых видов, рассмотрим основные эволюционные явления на надвидовом — макроэволюционном уровне. Огромны масштабы макроэволюционных преобразований живой природы, возникновение крупных систематических групп — типов, классов, отрядов — охватывает десятки и сотни миллионов лет.

Приобретение популяциями и видами разнообразных приспособлений способствует не только выживанию их в какой-то определенной среде. Новые признаки и свойства могут стать причиной освоения популяцией новых мест обитания, новых источников питания и т.д. В этом случае конкуренция с родственными организмами резко ослаблена или отсутствует. Это приводит к вспышке размножения и широкому расселению вида, что в свою очередь способствует формированию многочисленных популяций, каждая из которых оказывается в несколько различных условиях и подвергается неодинаково направленному действию естественного отбора.

Главные направления биологической эволюции

Существуют два возможных направления эволюционного процесса: биологический прогресс и биологический регресс.

Биологический прогресс. Генетическое разнообразие популяций служит основой для формирования новых, иногда многочисленных близкородственных видов. Показатель хорошей приспособленно-

сти группы организмов — ее высокая численность, широкий ареал и большое количество подчиненных систематических групп. Систематическая группа (вид, род, семейство и т.д.) находится в состоянии процветания, или биологического прогресса, если в нее входит значительное число дочерних форм. Например, внутри отряда всегда есть семейства, очень многочисленные по числу входящих в них родов. Внутри семейства отдельные роды отличаются по числу входящих в них видов.

Таким образом, биологический прогресс — процветание той или иной систематической группы организмов — представляет собой результат успеха в борьбе за существование.

Биологический регресс. Отсутствие необходимого уровня приспособленности — угнетенное состояние таксона — приводит к биологическому регрессу — уменьшению численности, сокращению ареала, снижению числа систематических групп более низкого ранга. Биологический регресс чреват опасностью вымирания. Например, вследствие усиленного отстрела резко сократилась численность и сузился ареал распространения соболя. На грани вымирания находится уссурийский тигр. Однако деятельность человека стала значимой в истории развития жизни на Земле лишь последние 10—20 тыс. лет. Крупные эпохи вымирания групп живых организмов сопровождали всю историю нашей планеты. Их причины кроются в развитии Земли как космического тела. Время от времени происходит смена полярности, когда Северный и Южный полюсы меняются местами; усиливаются горообразовательные процессы, ведущие к поднятию и опусканию суши; ускоряется дрейф континентов. Наконец, ученые знают примеры падения на Землю крупных метеоритов и астероидов, которые, так же как и другие события, приводят к глобальным климатическим изменениям. К подобным всемирным и быстрым преобразованиям условий обитания живые организмы не успевают выработать соответствующие приспособления и вымирают. Известно, что глобальные геологические, климатические и экологические катастрофы датируются временем смены эр и периодов в развитии нашей планеты. В эти периоды, как следует из анализа ископаемых остатков, вымирает до 98% из существовавших ранее видов растений и животных. Кстати, по-видимому, одна из первых в истории планеты экологических катастроф связана с появлением на Земле свободного кислорода в результате деятельности ранних фотосинтезирующих организмов более 2,5 млрд лет назад.

В результате этого заселявшие ранее Землю анаэробные прокариоты практически полностью вымерли.

После массовых вымираний, связанных с вышеперечисленными и некоторыми другими причинами, на освободившейся территории наблюдалось расселение организмов и всплеск видообразования.

Эволюция крупных систематических групп (надвидового ранга) носит название макроэволюции.

20.1. Пути достижения биологического прогресса (главные направления прогрессивной эволюции)

Ч. Дарвин считал, что естественный отбор не обязательно ведет к повышению организации. Адаптации, благоприятные для выживания популяции, могут быть направлены на специализацию (приобретение приспособлений для освоения новых мест обитания или новых источников питания), в результате которой группа организмов устраняется от конкуренции. Приобретение специальных приспособлений к ограниченным условиям среды не меняет уровня организации, но способствует процветанию вида. В некоторых случаях оказывается выгодным переход к сидячему образу жизни, пассивному питанию или паразитизму. Такие адаптации, как правило, ведут к упрощению организации, утрате органов активной жизни.

В соответствии с разнообразными преобразованиями строения организмов в процессе эволюции выделяют три главных направления, каждое из которых ведет к биологическому прогрессу: 1) арогенез (морфофизиологический прогресс); 2) аллогенез; 3) катагенез, или общую дегенерацию. Эти направления выявил и описал А.Н. Северцов.

Арогенез (от греч. *airo* — поднимаю и *genesis* — развитие), или морфофизиологический прогресс, — эволюционное направление, сопровождающееся приобретением крупных изменений в строении — ароморфозов. Ароморфоз (от греч. *airo* — поднимаю, *morpha* — образец, форма) означает усложнение организации на любом уровне — от молекулярного до анатомического, поднятие ее на более высокий уровень. Изменения в строении животных в результате возникновения ароморфозов не являются приспособлениями к каким-либо специальным условиям среды, они носят общий характер и дают возможность

расширить использование условий внешней среды (новые источники пищи, новые места обитания).

Ароморфозы обеспечивают переход от пассивного питания к активному (появление челюстей у позвоночных), повышают подвижность животных (появление скелета как места прикрепления мышц, замена пластов гладкой мускулатуры у червей на пучки поперечно-полосатой у членистоногих), дыхательную функцию (возникновение жабр и легких), снабжение тканей кислородом (появление сердца у рыб и разделение артериального и венозного кровотока у птиц и млекопитающих). Все эти изменения, не будучи частными приспособлениями к конкретным условиям среды, повышают интенсивность жизнедеятельности животных, их энергетический потенциал и уменьшают их зависимость от условий существования. Общая черта ароморфозов заключается в том, что они сохраняются при дальнейшей эволюции и приводят к возникновению новых крупных систематических групп — классов, типов, некоторых отрядов.

Аллогенез (от греч. *alios* — иной, другой и *genesis* — развитие) — эволюционное направление, сопровождающееся приобретением идиоадаптаций, или алломорфозов. Идиоадаптация (от греч. *idios* — особенность и лат. *adaptatio* — приспособление) — приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации. Поскольку каждый вид организмов обитает в определенных местах, у него вырабатываются приспособления именно к этим условиям. К идиоадаптациям относятся покровительственная окраска животных, колючки растений, плоская форма тела скатов и камбалы. В зависимости от условий обитания и образа жизни многочисленным преобразованиям подвергается пятипалая конечность млекопитающих. На рисунке 20.1 рассмотрите, как разнообразны формы конечности одного отряда насекомых: прыгунчика, роющего крота, хорошо плавающей выхухоли, питающейся под водой. Точно так же различия внешнего вида и деталей строения животных, относящихся к отряду парнокопытных (рис. 20.2), вызваны неодинаковыми условиями их существования.

После возникновения ароморфозов, и особенно при выходе группы животных в новую среду обитания, начинается приспособление отдельных популяций к условиям существования именно путем приобретения идиоадаптаций. Так, класс птиц в процессе расселения по суше дал громадное разнообразие форм. Рассматривая строение

колибри, воробьев, канареек, орлов, чаек, попугаев, пеликанов, пингвинов и т.д., можно прийти к выводу, что все различия между ними сводятся к частным приспособлениям, хотя основные черты строения у всех птиц одинаковы.

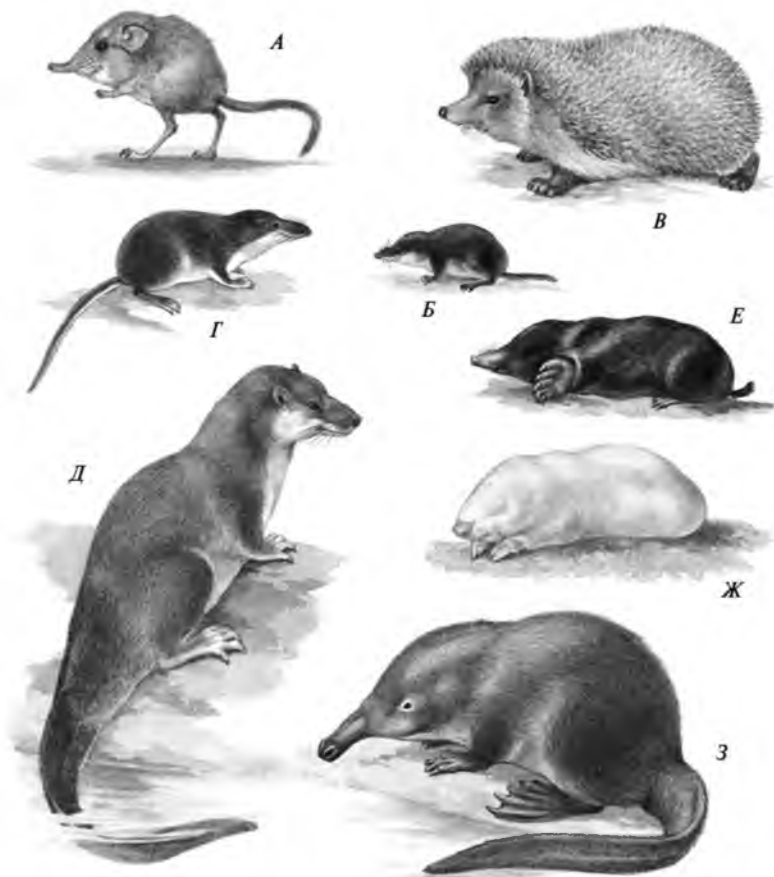


Рис. 20.1. Экологическая дифференциация (идиоадаптация) в отряде Насекомоядных млекопитающих.

Наземные формы: А — прыгунчик; Б — землеройка; В — еж.

Земноводные формы: Г — кутора; Д — выдровая землеройка; З — выхухоль.

Роющие формы: Е — крот; Ж — златокрот

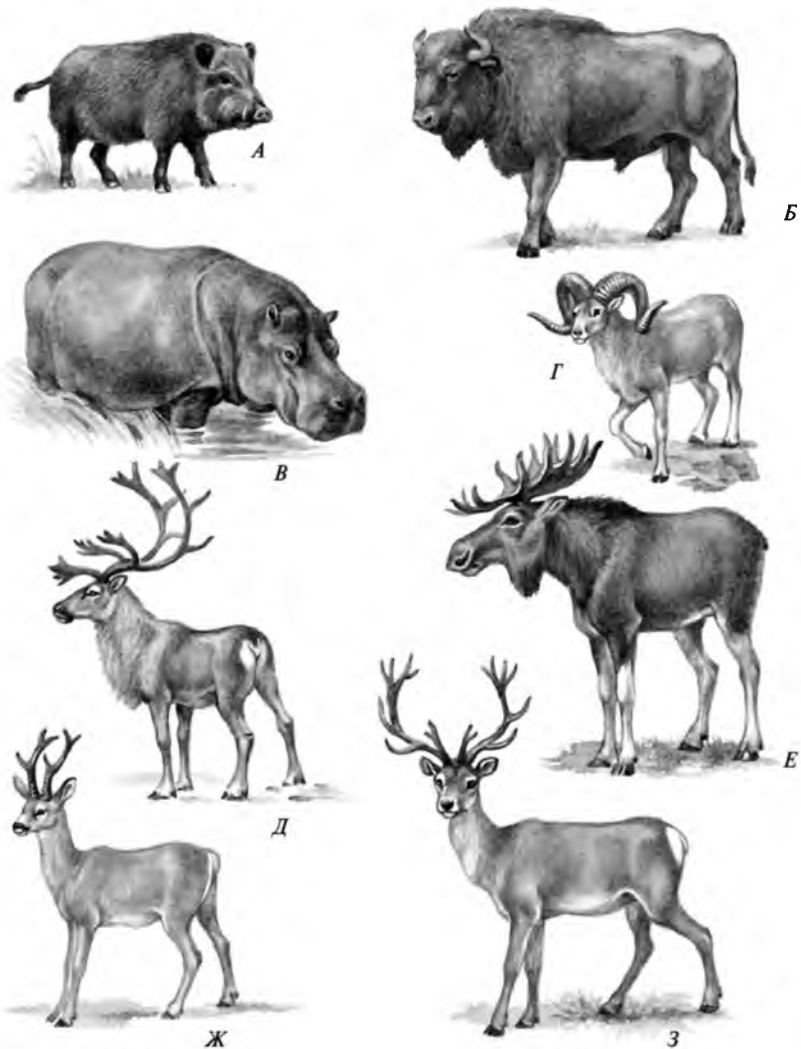


Рис. 20.2. Экологическая дифференциация (идиоадаптация)
в отряде Парнокопытных млекопитающих:

А — кабан; Б — зубр; В — бегемот; Г — баран аргали;
Д — северный олень; Е — лось; Ж — косуля; З — европейский олень

Крайняя степень приспособления к очень ограниченным условиям существования носит название специализации. Переход к питанию только одним видом пищи, обитание в очень однородной и постоянной среде (например, в пещерах) приводит к тому, что вне этих условий организмы жить не могут. Таковы колибри, питающиеся только нектаром тропических цветков, муравьеды, специализация которых тоже обусловлена ограниченным родом пищи, хамелеоны, приспособленные к обитанию на тонких ветвях деревьев (рис. 20.3).

Специализация затрудняет эволюционные возможности группы и при быстром изменении условий среды приводит к вымиранию.



А

Б

Рис. 20.3. Пример узкого приспособления-специализации: А — хамелеон обладает хватательной конечностью, позволяющей ему обитать на ветвях; Б — колибри имеет клюв, приспособленный для питания исключительно цветочным нектаром

Биологическое процветание достигается и упрощением организации. *Катагенез* (от греч. *kata* — движение вниз и *genesis* — развитие) — эволюционное направление, сопровождающееся упрощением организации. Упрощение организации — морфофизиологический регресс — ведет к исчезновению органов активной жизни и носит название дегенерации. Общая дегенерация как путь биологического прогресса наблюдается у многих форм и связана главным образом

с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни. Виды, перешедшие к паразитизму, резко отличаются от свободноживущих форм. У растений-паразитов атрофируются корни, листья. Нередко утрачивается способность к фотосинтезу, и такое растение целиком существует за счет хозяина. У животных, например ленточных червей (рис. 20.4), редуцируются органы чувств, пищеварительная система, упрощается строение нервной системы. Взамен у них развиваются различные частные приспособления — присоски, прицепки, способствующие удержанию в кишечнике хозяина. Наиболее прогрессивного развития у паразитов достигает половая система. Плодовитость паразитов чрезвычайно велика. Бычий цепень, паразитирующий в кишечнике человека, за свою жизнь (18—20 лет) производит около 11 млрд яиц. Защищенность телом хозяина и высокая плодовитость обеспечивают их широкое распространение и биологическое процветание.

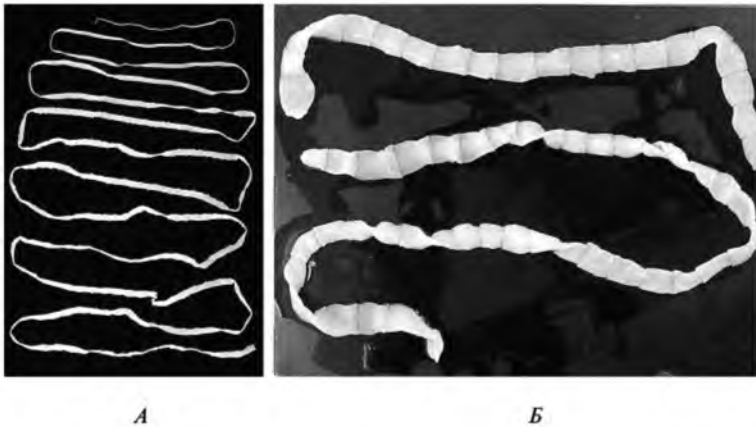


Рис. 20.4. Редукция органов чувств и пищеварительной системы у ленточных червей: А — общий вид; Б — фрагмент сегментированного тела паразита

Переход к сидячему образу жизни и пассивному питанию (например, асцидия) сопровождается упрощением организации и устранением от конкуренции с другими видами, что также ведет к сохранению вида.

Опорные точки

- Биологическое состояние группы организмов характеризуется: численностью особей, шириной ареала обитания и количеством входящих в нее систематических групп более низкого ранга.

- Биологический прогресс может сопровождаться как повышением, так и понижением уровня организации, но всегда характеризует высокую степень приспособленности организмов.
- Биологический регресс отражает снижение уровня приспособленности к существующим условиям среды.
- Часто на путь биологического регресса группу организмов приводят глобальные геологические, климатические и экологические катастрофы.
- В последние 10—20 тыс. лет ведущим фактором развития природы является антропогенный.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое биологический прогресс?
2. Какие существуют основные направления эволюции организмов?
3. Какое направление биологической эволюции поднимает группу организмов на более высокую ступень организации?
4. Приведите примеры ароморфозов.
5. Что такое идиоадаптация?
6. Как изменяется строение организмов при переходе к паразитизму?

20.2. Основные закономерности биологической эволюции

Морфофункциональные особенности организации живых организмов определяются двумя факторами: физиологическими потребностями и конкретными условиями среды обитания. При всем разнообразии частных особенностей строения и приспособлений организмов к внешней среде можно выделить некоторые общие закономерности эволюционного процесса.

Данные систематики, палеонтологии, сравнительной анатомии и других биологических дисциплин дают возможность с большой точностью восстановить ход эволюционного процесса на надвидовом уровне. Среди форм эволюции групп живых организмов можно выделить: дивергенцию, конвергенцию и параллелизм.

Дивергенция. Появление новых форм всегда связано с приспособлением к местным географическим и экологическим условиям существования. Так, класс млекопитающих состоит из многочисленных

отрядов, представители которых отличаются родом потребляемой пищи, особенностями мест обитания, т.е. условиями существования (насекомоядные, рукокрылые, хищные, парнокопытные, китообразные и т.д.). Каждый из этих отрядов включает подотряды и семейства, которые в свою очередь характеризуются не только специфическими морфологическими признаками, но и экологическими особенностями (формы: бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие). Внутри любого семейства виды и роды различаются образом жизни, объектами питания и т.п. Как указывал Дарвин, в основе всего эволюционного процесса лежит дивергенция. Дивергировать могут не только виды, но и роды, семейства, отряды. Дивергенция любого масштаба есть результат действия естественного отбора в форме группового отбора (сохраняются или устраняются виды, роды, семейства и т.д.). Групповой отбор также основан на индивидуальном отборе внутри популяции. Вымирание вида происходит за счет гибели отдельных особей.

Своеобразие морфологических особенностей организмов, приобретаемых в процессе дивергенции, имеет некоторую единую основу в виде генофонда родственных форм. Конечности всех млекопитающих хотя и отличаются друг от друга, но имеют единый план строения и представляют собой пятипалую конечность. Поэтому органы, соответствующие друг другу по строению и имеющие общее происхождение независимо от выполняемой ими функции, называют гомологичными (рис. 20.5). Примерами гомологичных органов у растений являются усики у гороха, иглы барбариса, колючки кактуса — все это видоизмененные листья. Корневище ландыша, клубни картофеля, луковица репчатого лука (подземные побеги) тоже гомологичны.



Рис. 20.5. Гомологичные органы: конечности разных групп позвоночных животных

Конвергенция. В одинаковых условиях существования животные, относящиеся к разным систематическим группам, могут приобретать сходное строение. Такое сходство строения возникает при сходстве функций и ограничивается лишь органами, непосредственно связанными с одними и теми же факторами среды. У позвоночных животных конвергентное сходство обнаруживают конечности морских рептилий и млекопитающих. Одинаковый образ жизни сумчатых и плацентарных млекопитающих привел их независимо друг от друга к подобию многих черт строения. Сходны европейский крот и сумчатый крот, сумчатый летун и белка-летяга. Сумчатый волк напоминает настоящего хищника. У позвоночных животных конвергентное сходство обнаруживают конечности и форма тела рептилий и млекопитающих (рис. 20.6). Однако исторически сложившаяся организация в целом никогда не подвергается конвергенции. Схождение признаков затрагивает в основном лишь те органы, которые непосредственно связаны со сходными условиями среды.

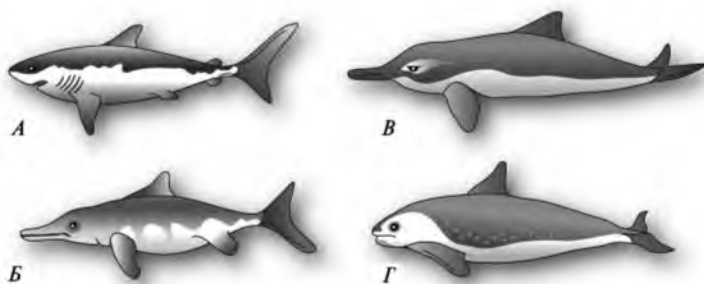


Рис. 20.6. Конвергенция: сходство формы тела и конечностей у быстро плавающих животных: акулы (А), ихтиозавра (Б) и дельфинов (В, Г)

Конвергенция наблюдается и у групп животных, далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении. У организмов, обитающих в воздухе, имеются крылья и другие приспособления для полета. Но крылья птицы и летучей мыши — измененные конечности, а крылья бабочек — это выросты стенки тела (рис. 20.7).

Органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различное строение и происхождение, называют *аналогичными*. Аналогичны жабры рака и рыбы, роющие конечности крота и медведки.

Примеры возникновения конвергентного сходства строения органов в одинаковых условиях среды дает приспособление неродственных групп животных — членистоногих и позвоночных — к жизни на суше. При освоении суши у членистоногих и позвоночных развивается приспособление к сохранению в теле воды — плотные покровы с водонепроницаемым наружным слоем. Для большинства водных животных характерно выведение продуктов азотного обмена в виде аммиака с большим количеством воды. У наземных животных азот выделяется в виде мочевой кислоты, что позволяет максимально сокращать расход воды. Таким образом, в процессе эволюции физиологическое совершенствование неродственных организмов осуществляется сходными путями на базе негомологичных структур.

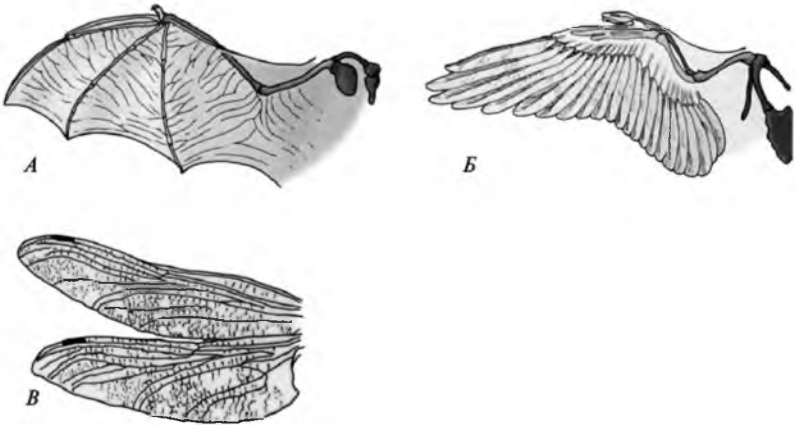


Рис. 20.7. Конвергентное сходство: крылья летучей мыши (А), птицы (Б), насекомого (В)

Параллелизм. Параллелизм представляет собой форму конвергентного развития, свойственного генетически близким группам организмов. Например, среди млекопитающих Китообразные и Ластоногие независимо друг от друга перешли к обитанию в водной среде и приобрели сходные приспособления для передвижения в этой среде — ласты. Известное общее сходство имеют неродственные млекопитающие тропического пояса, обитающие на разных континентах в близких климатических условиях (рис. 20.8).

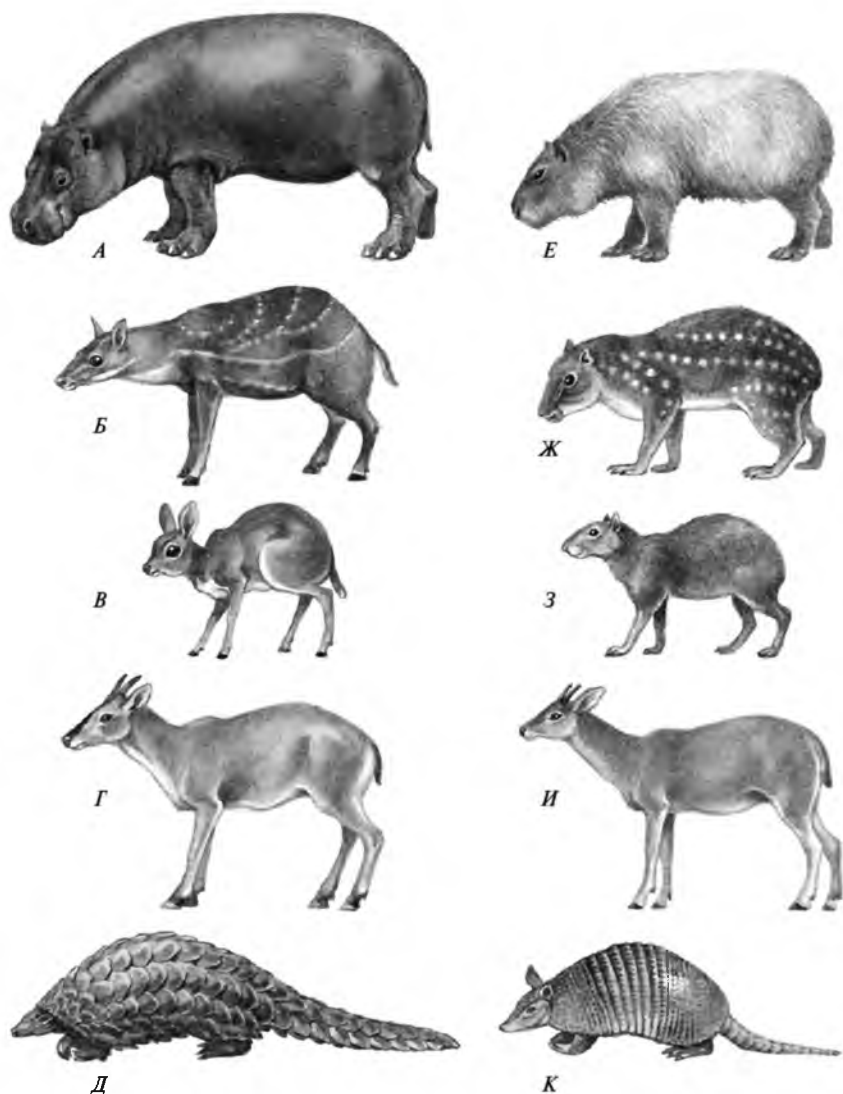


Рис. 20.8. Конвергентное сходство строения у неродственных млекопитающих, населяющих дождевые леса Африки (слева) и Южной Америки (справа):
 А — карликовый гиппопотам; Б — африканский оленек; В — карликовая антилопа;
 Г — серый дукер; Д — панголин; Е — водосвинка; Ж — пака; З — агути;
 И — мазама; К — гигантский броненосец

20.3. Правила эволюции

Правило необратимости эволюции. К общим правилам эволюции групп организмов относится правило ее необратимости. Так, если на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии не могут дать вновь начало амфибиям. Вернувшиеся в воду наземные позвоночные (среди рептилий — ихтиозавры, среди млекопитающих — киты) не стали рыбами. Прошедшая история развития для любой группы организмов не проходит бесследно, и приспособление к среде, в которой когда-то обитали предки, осуществляется уже на другой генетической основе.

Правило чередования направленных эволюций. При рассмотрении главных направлений эволюции групп — арогенеза и аллогенеза — подчеркивалось регулярное чередование этих типов развития в эволюции основных стволов древа жизни. Такое чередование главных направлений отражает распространенную эволюционную тенденцию в филогенезе — историческом развитии практически всех групп (рис. 20.9).

Таким образом, эволюция представляет собой непрерывный процесс возникновения и развития новых адаптаций, протекающий в течение длительного времени — сотен и тысяч поколений. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию групп в новом направлении, к более высокому уровню организации.

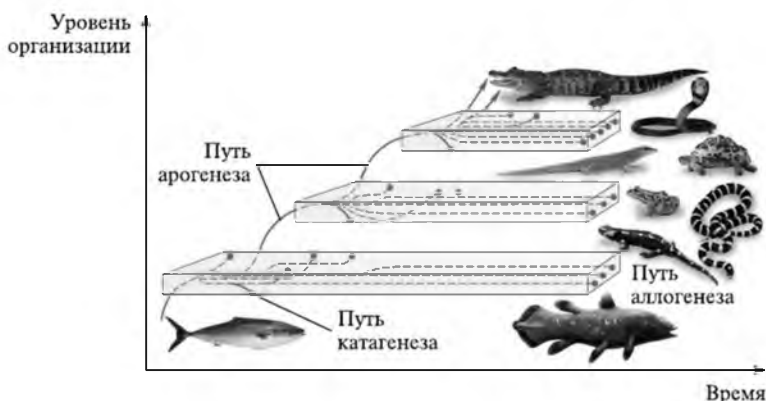


Рис. 20.9. Схема развития группы по путям аллогенеза внутри адаптивной зоны и арогенеза — с выходом в новую адаптивную зону

Опорные точки

- Эволюционные преобразования необратимы, и группа организмов не может вернуться к стадии, уже осуществленной в ряду ее предков.
- После возникновения крупных систематических групп на пути арогенеза начинается дивергентная эволюция этой группы путем приобретения идиоадаптаций, возникают многочисленные новые виды.

Вопросы и задания для повторения

1. Раскройте содержание понятий «дивергенция» и «конвергенция».
2. Какие органы называют гомологичными? Аналогичными?
3. Приведите примеры сходства строения органов у неродственных групп животных, обитающих в одинаковых условиях.
4. К каким биологическим последствиям приводит приобретение популяциями и видами новых приспособлений?
5. В чем отличие морфофизиологического прогресса от биологического?
6. В каких направлениях условия жизни влияют на преобразование органов у животных и растений?
7. В чем заключается сущность правила необратимости эволюции?
8. Какие эволюционные явления лежат в основе процесса дивергенции?
9. О чем может свидетельствовать конвергентное сходство ряда органических форм?
10. Какие доказательства необратимости эволюции можно привести?
11. В чем причина появления рудиментов и атавизмов и почему они служат доказательствами процесса эволюции?
12. Каким образом можно использовать палеонтологический материал для доказательства эволюционного процесса?
13. Проанализируйте рис. 20.9 и объясните, как происходит процесс эволюции организмов, как соотносятся разные направления прогрессивной эволюции.
14. Какие черты строения животных, принадлежащих к различным систематическим группам, свидетельствуют о морфофизиологическом прогрессе? Общей дегенерации? Приведите примеры.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

21.1. История представлений о возникновении жизни

Многотысячелетняя история *Homo sapiens* знала не одну гипотезу о путях возникновения жизни и о месте человека в системе живых существ.

В этом вопросе с древности существуют две противоположные точки зрения. В соответствии с первой утверждается возможность происхождения живого из неживого — *теории абиогенеза*; представители другой — *теории биогенеза* — отрицают самопроизвольное зарождение жизни. Последнее воззрение при дальнейшем развитии приводит к выводу, что жизнь столь же стара, как и неживая материя. Вокруг этих двух направлений и происходила борьба в вопросе о возникновении жизни на всем протяжении истории человечества.

Современные воззрения позволяют только поставить этот спор на строго научную почву и тем самым обосновать правильность теории абиогенеза. Они дают возможность наметить те факторы, которые привели к превращению неживой материи в живую, и те пути эволюции веществ, которые могли привести к возникновению живого.

Общий уровень знаний в Древнем мире был невысок, и господствовавшие в то время представления отличались своей фантастичностью. Особенно это относится к такому явлению, как размножение. Так, греческий философ Эмпедокл (V в. до н.э.) приписывал деревьям способность нести яйца. Неудивительно поэтому, что даже такой крупный ученый, как Аристотель (IV в. до н.э.), высказывал аналогичные, нелепые, с нашей точки зрения, взгляды. Незнание способов размножения многих животных и растений служило, по-видимому, причиной того, что для них считалось возможным возникновение из мертвых остатков живых существ или из неорганических веществ. Например, вшам

Аристотель приписывает происхождение из мяса, клопам — из соков тела животных, а дождевым червям — из ила прудов.

Взгляды на происхождение жизни в Средние века следует также расценивать как следствие невежества, которое по мере накопления знаний уступало место более прогрессивным представлениям. Однако поскольку авторитет Аристотеля поддерживался средневековой церковью, идея самопроизвольного зарождения господствовала в умах длительное время и направляла средневековых алхимиков на поиски рецепта искусственного превращения неживого вещества в живую материю. Сюда относятся рецепты приготовления мышей из пшеницы при помощи «фермента», исходящего от грязной одежды; приготовление человека из гниющих жидкостей человеческого тела — мочи и крови, а также многие другие.

В более позднее время открытие микроскопа расширило представления о строении организма и показало сложность строения таких, например, существ, как насекомые, которые до того причислялись к простейшим организмам. В соответствии с этим была взята под сомнение и сама возможность их зарождения из неживого вещества.

Первые опыты в этом направлении принадлежат итальянскому ученому Ф. Реди (середина XVII в.). Он покрыл кисеей, не ограничивающей доступ воздуха, мясо и показал, что при этом на мясе не появляется личинок мясной мухи, которая обычно откладывает оплодотворенные яйца на гниющем мясе, в результате чего в нем появляются червеобразные личинки. Таким образом, и для этих насекомых оказался справедливым принцип *«все живое — из живого»*.

Чрезвычайно важны в этом отношении взгляды английского ученого В. Гарвея (XVII в.). Ему принадлежит большая работа по размножению, в которой он провозгласил принцип *«все живое — из яйца»*. Правда, и Гарвей отдал дань представлениям своей эпохи, допуская возможность самозарождения для таких животных, как насекомые или черви.

С другой стороны, благодаря микроскопу было открыто существование огромного числа мельчайших живых существ, организованных еще проще, чем насекомые, черви и другие из ранее известных животных. К этому следует добавить еще и микроорганизмы, в огромных количествах заселяющие растворы органических веществ, объяснить появление которых в этих средах в то время было невозможно. Подобные обстоятельства благоприятствовали тому, что идея самозарождения получила кажущееся подкрепление.

Среди работ данного направления следует отметить первые по времени экспериментальные исследования ирландского священника Д. Нидгема (1748), который наполненные питательным раствором

колбы подвергал нагреванию на тлеющих углях. Высокая температура, по мнению автора, должна была убить все зародыши, которые могли бы проникнуть в колбу извне. Тем не менее спустя несколько дней в сосудах вновь появлялись микроорганизмы, что служило для Нидгема неопровержимым доказательством их зарождения из неживой материи.

Взгляды и исследования Нидгема нашли широкий отклик среди ученых того времени и долго еще служили опорой *теории самозарождения*. Многие ученые повторяли и модифицировали опыты ирландского священника, но не всегда получали одинаковые результаты.

Работы Л. Пастера. Окончательно опровергли воззрения о самозарождении блестящие исследования французского микробиолога Луи Пастера, проведенные в 70-х гг. XIX в. Успех этих работ был подготовлен рядом предшествующих экспериментов.

Благодаря прекрасно задуманным и осуществленным им экспериментам Пастер смог придать своим заключениям исключительную убедительность. Последние имели целью не только доказать правильность положений автора, но и выявить ошибки его противников и вскрыть причины отдельных неудач его предшественников.

Пастер заполнял колбу питательной средой, а горлышку придавал S-образную форму. Кипячением из колбы выгонялся воздух, который при остывании жидкости возвращался обратно. Микроорганизмы из воздуха при этом оседали на изгибе шейки, и жидкость в сосуде оставалась стерильной неопределенно долго. Стоило только отрезать шейку колбы, как через несколько дней в жидкости появлялись бактерии. Появления их можно было также добиться, наклоня баллон и смывая микроорганизмы, осевшие в изгибе трубки (рис. 21.1).

Работы Пастера явились переломным моментом в истории учения о происхождении жизни. Вопрос о самозарождении в том виде, в каком он был поставлен в XVII и XVIII вв., разрешился в отрицательном смысле, а принцип *«все живое — из живого»* для всех известных существ стал по праву считаться справедливым и не знающим ни одного исключения.

Вопрос о происхождении жизни, однако, не был разрешен опытами Пастера — он был только заново поставлен, но на этот раз вполне научно: **как возникли живые организмы?** Этому способствовало углубление представлений о жизни, особенно учение о клетке как основе строения организмов, и развитие физико-химических наук. После Пастера в учении о происхождении жизни ни микроорганизмы вообще, ни известные нам даже наиболее просто устроенные их представители не рассматриваются больше как источники появления в современных условиях более сложных живых существ. Вопрос этот

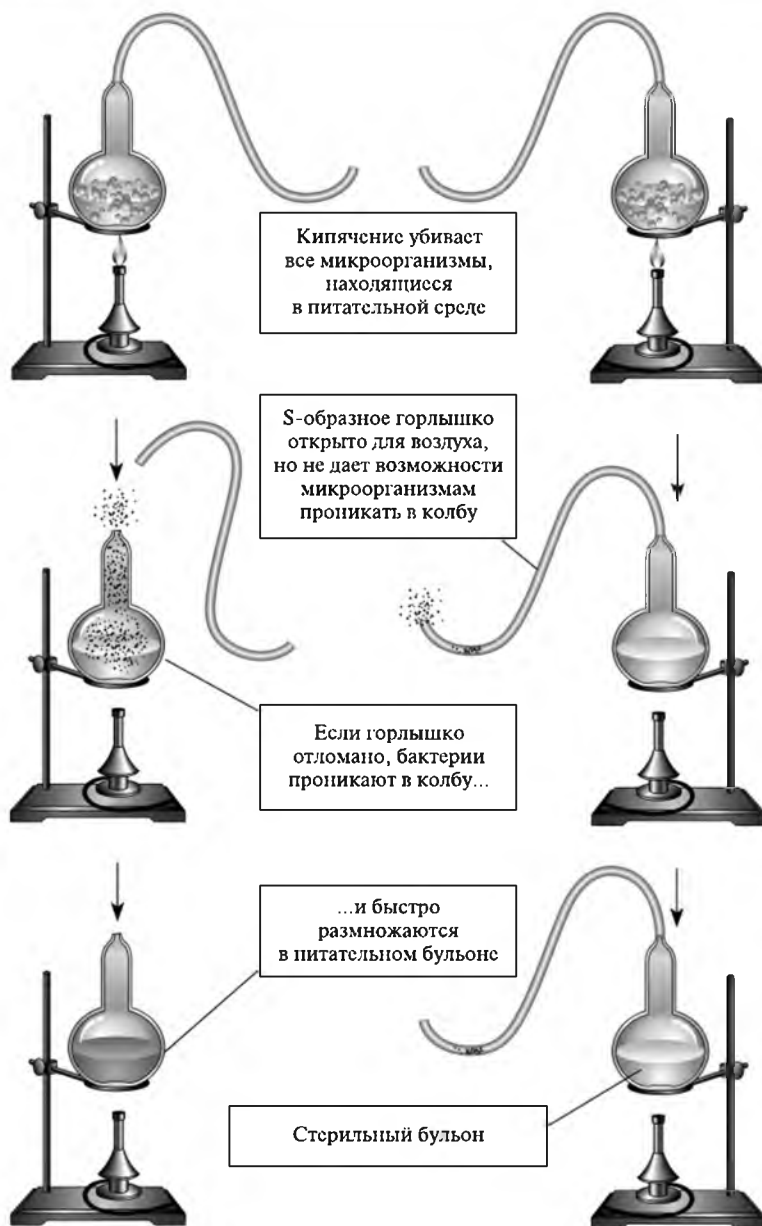


Рис. 21.1. Опыты Л. Пастера

переносится на клетку с ее сложным химическим составом и строением. Проблема получает более конкретную формулировку, ибо ставится вопрос не только о происхождении простейших клеток, но и о возможности ее искусственного создания из неорганических веществ.

Наряду с этим вновь появились старые представления о непрерывности и вечности жизни, также вооруженные новейшими достижениями в области биологии, астрономии и физики.

Материалистические теории происхождения жизни. Проблемы происхождения жизни для теорий вечности жизни не существует по той простой причине, что эти теории стирают различия между живым и неживым. Поскольку эти теории исходят из единства комплекса *живое — неживое*, для них не существует и вопроса о происхождении одного от другого. Совсем иначе обстоит дело, если принять в качестве основного постулата наличие специфических различий между живой и неживой материей — в этом случае сам собой возникает вопрос о возникновении и механизме появления этих различий. Разрешение настоящего вопроса неразрывно связано с теми представлениями, которые существуют о природе различий между неживой материей и живыми организмами.

Правильная постановка этого вопроса стала возможной лишь после исследований Л. Пастера и в связи с расширением и углублением самого понятия живого. Особенное значение в истории проблемы имела теория немецкого ученого Э. Пфлюгера (1875).

Вопрос о происхождении жизни для Пфлюгера, как и для современных ученых, сводился к вопросу о происхождении белковых веществ и о той внутренней их организации, которая составляет характерное отличие белков живой «протоплазмы». Автор соответственно разбирает различия между «живым» и «мертвым» белком, из которых основное заключается в неустойчивости «живого» белка, его способности к изменениям в отличие от инертного «мертвого» белка. Эти свойства «живого» белка во времена Пфлюгера приписывали наличию в молекуле белка кислорода. Это воззрение в настоящее время оставлено. Из других представлений о различиях между «живым» и «мертвым» белком ученый останавливается на содержании в молекуле «живого» белка группы циана, CN, и пытается создать представление о происхождении этого основного для белковой молекулы радикала. В соответствии с этим исследователь считает, что цианистые соединения возникли еще в то время, когда Земля представляла собой расплавленную или раскаленную массу. Именно при этих температурах в лаборатории удастся получить указанные соединения искусственным путем.

Впоследствии, при охлаждении земной поверхности, соединения циана с водой и с другими химическими веществами привели к образованию белковых веществ, наделенных «жизненными» свойствами.

В теории Пфлюгера, в настоящее время устаревшей, ценным является материалистический подход к проблеме происхождения жизни и выделение белка как важнейшей составной части протоплазмы. Происхождение белковых веществ можно представить себе и иначе. И действительно, вскоре после Пфлюгера появились другие попытки подойти к разрешению этого вопроса с биохимической стороны. Одной из них является теория английского ученого Дж. Эллена (1899).

Первое появление азотистых соединений на Земле, в противоположность Пфлюгеру, Эллен приурочивает к тому периоду, когда пары воды вследствие охлаждения конденсировались в воду и покрыли поверхность Земли. В воде были растворены соли металлов, имеющие первостепенное значение для образования и деятельности белка. В ней же содержалось известное количество углекислоты, которая вступала в соединение с оксидами азота и с аммиаком. Последние могли образоваться при электрических разрядах, имевших место в атмосфере, содержащей азот.

Уже эти теории, относящиеся к концу XIX столетия, ясно намечают основное направление, по которому и в настоящее время идет разрешение проблемы возникновения живого.

Опорные точки

- Представления древних людей о возникновении жизни носили вначале стихийно-материалистический характер.
- В процессе развития цивилизации в вопросе возникновения жизни на Земле сменяли друг друга материалистические и идеалистические воззрения.
- Первые попытки объяснить возникновение жизни на Земле известны из глубокой древности.

Вопросы и задания для повторения

1. Каковы основы и сущность жизни, по мнению древнегреческих философов?
2. В чем заключается смысл опытов Ф. Реди?
3. Опишите опыты Л. Пастера, доказывающие невозможность самозарождения жизни в современных условиях.
4. В чем сущность теорий вечности жизни?
5. Какие материалистические теории возникновения жизни вам известны?

21.2. Современные представления о возникновении жизни

Первичная атмосфера Земли и химические предпосылки возникновения жизни. Придерживаясь изложенной в предыдущем параграфе точки зрения на происхождение планетных систем, можно сделать достаточно обоснованные оценки элементного состава первичной атмосферы Земли. Частично современные взгляды основываются, конечно, на огромном преобладании в космосе водорода; оно обнаруживается также и в Солнце. В таблице 21.1 приведен элементный состав звездного и солнечного вещества.

Таблица 21.1

Элементный состав звездного и солнечного вещества, %

Элементы	Звездное вещество	Солнечное вещество
H	81,76	87,0
He	18,17	12,9
N, C, Mg	0,38	0,33
O	0,03	0,25
Si, S, Fe	0,01	0,004
Другие элементы	0,001	0,04

Предполагается, что атмосфера первичной Земли, имевшей большую среднюю температуру, была примерно такова: до гравитационной потери водород составлял большую ее часть, а главными молекулярными составляющими были метан, вода и аммиак.

Начальная атмосфера Земли могла изменяться в результате самых различных процессов, в первую очередь в результате диффузионного ускользания водорода и гелия, составлявших значительную ее часть. Эти элементы — самые легкие, и они должны были утрачиваться из атмосферы, ибо гравитационное поле нашей планеты мало в сравнении с полем планет-гигантов. Большая часть начальной атмосферы Земли должна была быть утеряна за очень короткое время; поэтому предполагается, что многие газы более поздней земной атмосферы были захоронены в недрах Земли и выделились в нее в результате постепенного разогрева земных пород. Первичную атмосферу Земли, вероятно, составляли органические вещества того же рода, которые наблюдаются в кометах: молекулы со связями углерод—водород, углерод—азот, азот—водород и кислород—водород. Помимо них при гравитационном разогреве земных недр, вероятно, появлялись также водород, метан, окись

углерода, аммиак, вода и т.д. Таковы те вещества, с которыми проведено большинство экспериментов по моделированию первичной атмосферы.

Что же могло в действительности происходить в условиях первичной Земли? Для того чтобы определить это, необходимо знать, какие виды энергии вероятнее всего воздействовали на ее атмосферу.

Источники энергии и возраст Земли. Развитие и преобразование материи без притока энергии невозможно. Рассмотрим те источники энергии, которые обуславливают дальнейшую эволюцию веществ уже не в космосе, а на нашей планете — на Земле.

Оценить роль источников энергии нелегко; при этом необходимо учитывать неравновесность условий, охлаждение продуктов реакции и степень их экранирования от источников энергии.

По-видимому, любые источники энергии (табл. 21.2) оказывали значительное влияние на преобразование веществ на нашей планете. Как это происходило? Конечно, свидетельств объективного характера просто не существует. Однако процессы, протекавшие на нашей Земле в глубокой древности, можно смоделировать. Во-первых, необходимо определить временные границы, а во-вторых, воспроизвести с возможной точностью условия в каждой из обсуждаемых эпох существования планеты.

Таблица 21.2

Возможные источники энергии для первичной химической эволюции

Источник энергии	Среднее количество энергии на всю поверхность Земли ($\times 10^{20}$ кал/год)
Распад 40 К (в настоящее время)	0,3
Распад 40 К ($2,6 \times 10^9$ лет назад)	1,2
Ультрафиолетовое излучение с длиной волны <150 нм	0,08
Ультрафиолетовое излучение с длиной волны 150—200 нм	4,5
Вулканизм (лава при $1\,000^\circ\text{C}$)	0,04
Удары метеоритов	0,05 (вероятно)
Молнии	0,05

Для обсуждения вопросов о происхождении жизни на Земле помимо знания источников энергии, необходимых для преобразования материи, нужно иметь и достаточно четкое представление о времени этих преобразований.

Условия среды на древней Земле. Сегодня воссоздание условий, в которых возникли первые «зародыши жизни», имеет принципи-

альное значение для науки. Велика заслуга А.И. Опарина, в 1924 г. предложившего первую концепцию химической эволюции, согласно которой в качестве отправной точки в лабораторных экспериментах по воспроизведению условий первичной Земли предлагалась бескислородная атмосфера.

В 1953 году американские ученые Г. Юри и С. Миллер подвергли смесь метана, аммиака, водорода и воды действию электрических разрядов (рис. 21.2). Впервые с помощью такого эксперимента среди полученных продуктов были идентифицированы аминокислоты (глицин, аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты).

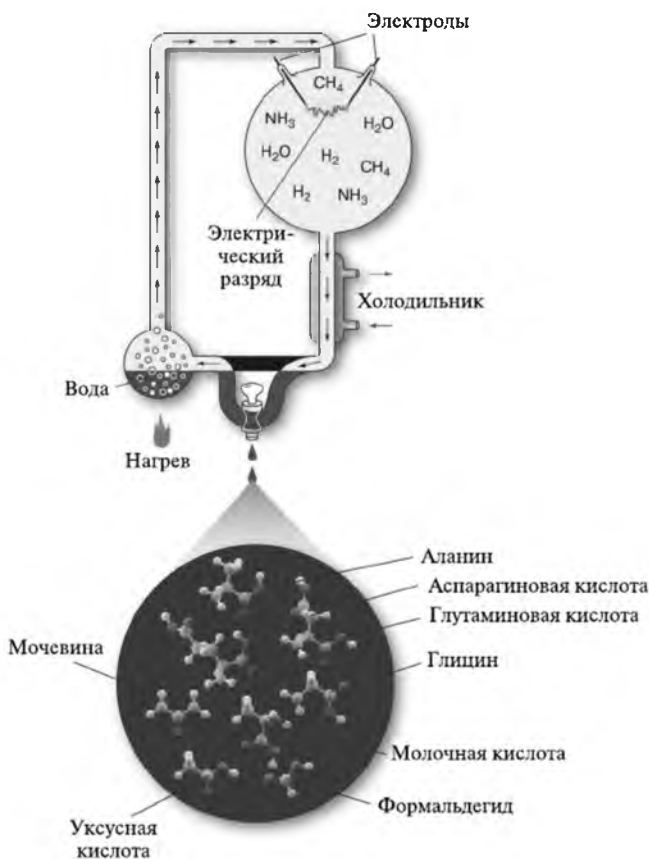


Рис. 21.2. Аппарат С. Миллера (вверху) и органические молекулы, полученные абиогенным путем

Опыты Миллера и Юри стимулировали исследования молекулярной эволюции и происхождения жизни во многих лабораториях и привели к систематическому изучению проблемы, в ходе которого синтезированы биологически важные соединения. Ниже приводятся основные условия на первобытной Земле, принятые во внимание исследователями.

Первичная литосфера

В молекулярной эволюции только кора Земли сыграла важную роль. Состав коры: Al, Ca, Fe, Mg, Na, K и другие элементы.

Уровень геологических знаний не позволяет сделать убедительных выводов об изменении состава земной коры во времени.

Первичная гидросфера

На поверхности первичной Земли находилось менее 10% объема воды сегодняшних океанов.

Среда первичного океана — слабощелочная ($\text{pH} = 8-9$).

Первичная атмосфера

Первая атмосфера Земли состояла из водорода, который «ушел» в космическое пространство; вторая (известная как первичная) образовалась из вулканических газов. Было предложено три варианта состава первичной атмосферы:

- а) восстановительная: CH_4 , NH_3 , H_2O , H_2 (с высоким содержанием NH_3);
- б) нейтральная: CH_4 , N_2 , H_2O ;
- в) слабоокислительная: CO_2 , CH_4 , NH_3 , N_2 , H_2O (с низким содержанием NH_3).

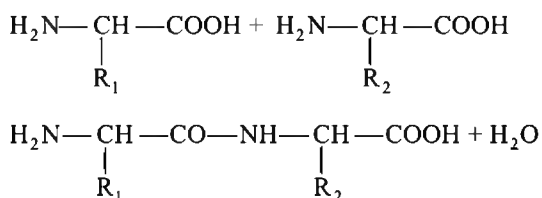
Расчеты, в которых учитывались «парниковый» эффект, а также приблизительная интенсивность солнечной радиации в абиотическую эру, привели к значениям на несколько десятков градусов выше температуры замерзания. Почти все эксперименты по воссозданию условий первичной Земли выполнены при температурах $20-200^\circ\text{C}$. Эти пределы были установлены не путем расчетов или экстраполяции некоторых геологических данных, а, скорее всего, с учетом температурных границ устойчивости органических соединений.

Использование смесей газов, подобных газам первичной атмосферы, различных видов энергии, которые были характерны для нашей планеты $4-4,5 \times 10^9$ лет тому назад, и учет климатических, геологических и гидрографических условий того периода позволили во многих лабораториях, занимающихся изучением возникновения жизни, найти доказательства путей абиотического возникновения таких органических молекул, как альдегиды, нитриты, аминокислоты.

ты, моносахариды, пурины, пиримидины, порфирины, нуклеотиды и т.д.

Следующим этапом химической эволюции является возникновение более сложных соединений из простых органических молекул. Поэтому возникновение протобиополимеров представляет собой более сложную проблему. Необходимость их существования во всех живых системах очевидна. Они ответственны за *протоферментативные процессы* (например, гидролиз, декарбоксилирование, аминирование, дезаминирование, перекисное окисление и т.д.), за некоторые весьма простые процессы, как, например, брожение, и за другие, более сложные, например фотохимические реакции, фотофосфорилирование, фотосинтез и т.д.

Наличие воды на нашей планете (первичный океан) и необходимость ее присутствия во всех живых организмах обусловили термодинамический барьер на пути возникновения протобиополимеров в процессе поликонденсации. Так, для образования в водных растворах пептидной связи согласно реакции:



необходимы затраты энергии 2—4 ккал. Этот термодинамический барьер еще выше при получении белковых молекул в водных растворах. Следовательно, для синтеза макромолекул из «биомономеров» требуется привлечение специфических методов удаления воды.

Опорные точки

- Первичная атмосфера Земли состояла преимущественно из водорода и его соединений.
- Земля находится на оптимальном расстоянии от Солнца и получает достаточное количество энергии для поддержания воды в жидком состоянии.
- В водных растворах за счет различных источников энергии возникают небиологическим путем простейшие органические соединения.

Вопросы и задания для повторения

1. Перечислите космические и планетарные предпосылки возникновения жизни абиогенным путем на нашей планете.
2. Какое значение для возникновения органических молекул из неорганических веществ на Земле имел восстановительный характер первичной атмосферы?
3. Опишите аппарат и методику проведения опытов С. Миллера и Г. Юри.

Вопросы для обсуждения

1. Какие, по вашему мнению, источники энергии преобладали на древней Земле? Как можно объяснить неспецифическое влияние различных источников энергии на процессы образования органических молекул?
2. Как Г. Юри и С. Миллеру удалось рассчитать параметры своего эксперимента? Как бы вы подошли к этому вопросу? Из каких предпосылок исходили?

21.3. Теории происхождения протобиополимеров

Различные оценки характера среды на первобытной Земле привели к созданию разных условий экспериментов, имевших принципиально единые, но не всегда одинаковые в частности результаты.

Рассмотрим некоторые из важнейших теорий возникновения полимерных структур на нашей планете, лежащих у истоков образования биополимеров — основы жизни.

Термическая теория. Реакции конденсации, которые привели бы к образованию полимеров из низкомолекулярных предшественников, могут осуществляться путем нагревания. По сравнению с другими компонентами живой материи наиболее хорошо изучен синтез полипептидов.

Инициатором синтеза полипептидов термическим путем является американский ученый С. Фокс, который длительное время изучал возможности образования пептидов в условиях, существовавших на первобытной Земле. Если смесь аминокислот нагреть до 180—200 °С при нормальных атмосферных условиях или в инертной среде, то образуются продукты расщепления, небольшие олигомеры, в которых мономеры соединены пептидными связями, а также малые количества

полипептидов. Когда исходные смеси аминокислот обогащались экспериментаторами аминокислотами кислого или основного типа, например аспарагиновой и глутаминовой кислотами, доля полипептидов значительно возрастала. Молекулярная масса полимеров, полученных таким путем, может достигать нескольких тыс. D (D — Дальтон, единица измерения массы, численно равная массе одного атома углерода: $1,67 \times 10^{-24}$ г. — *Прим. ред.*).

Полимеры, полученные термическим путем из аминокислот, — протеиноиды — проявляют многие специфические свойства биополимеров протеинового типа. Однако в случае конденсации термическим путем нуклеотидов и моносахаридов, имеющих сложную структуру, образование известных в настоящее время нуклеиновых кислот и полисахаридов представляется маловероятным.

Теория адсорбции. Основным контраргументом в спорах об абиогенном возникновении полимерных структур является концентрационный барьер и недостаток энергии для конденсации мономеров в разбавленных растворах. И действительно, по некоторым оценкам, концентрация органических молекул в «первичном бульоне» составляла около 1%. Такая концентрация в силу редкости и случайности контактов различных молекул, необходимых для конденсации веществ, не могла обеспечить столь быстрого образования протобиополимеров, как это имело место на Земле, по оценкам некоторых ученых. Одно из решений этого вопроса, связанное с преодолением концентрационного барьера, было предложено английским физиком Д. Берналом, считавшим, что концентрирование разбавленных растворов происходит путем «адсорбции в пресноводных или морских отложениях очень тонких глин».

В результате взаимодействия веществ в процессе адсорбции некоторые связи ослабляются, что приводит к разрушению одних и образованию других химических соединений.

Низкотемпературная теория. Авторы данной теории, румынские ученые К. Симонеску и Ф. Денеш, исходили из несколько иных представлений об условиях абиогенного возникновения простейших органических соединений и их конденсации в полимерные структуры. Ведущее значение в качестве источника энергии авторы придают энергии холодной плазмы. Такое мнение небезосновательно.

Холодная плазма широко распространена в природе. Ученые полагают, что 99% Вселенной находится в состоянии плазмы. Встречается

это состояние материи и на современной Земле в виде шаровых молний, полярных сияний, а также наиболее важного типа плазмы — ионосферы.

Вне зависимости от характера энергии на абиотической Земле любой ее вид преобразует химические соединения, в особенности органические молекулы, в активные частицы, такие, как моно- и полифункциональные свободные радикалы. Однако дальнейшая их эволюция в значительной степени зависит от плотности энергетического потока, который в случае использования холодной плазмы наиболее ярко выражен.

В результате проведения кропотливых и сложных экспериментов с холодной плазмой в качестве источника энергии для абиогенного синтеза протобиополимеров исследователям удалось получить как отдельные мономеры, так и полимерные структуры пептидного типа и липиды.

Коацерватная теория. Автором этой теории является известный отечественный биохимик академик А.И. Опарин (1924). Несколько позже, независимо от него, к аналогичным выводам пришел английский ученый Дж. Холдейн (1929).

Опарин считал, что переход от химической эволюции к биологической требовал обязательного возникновения индивидуальных фазово-обособленных систем, способных взаимодействовать с окружающей внешней средой, используя ее вещества и энергию, и на этой основе способных расти, множиться и подвергаться естественному отбору.

Абиотическое выделение мономолекулярных систем из однородного раствора органических веществ, по-видимому, должно было осуществляться многократно. Оно и сейчас очень широко распространено в природе. Но в условиях современной биосферы можно непосредственно наблюдать только начальные стадии образования таких систем. Их эволюция обычно очень кратковременна в присутствии уничтожающих все микробов. Поэтому для понимания этой стадии возникновения жизни необходимо искусственно получать фазово-обособленные органические системы в строго контролируемых лабораторных условиях и на сформированных таким образом моделях устанавливать как пути их возможной эволюции в прошлом, так и закономерности этого процесса. При работе с высокомолекулярными органическими соединениями в лабораторных условиях ученые постоянно встречаются с образованием такого рода фазо-

во-обособленных систем. Поэтому можно представить себе пути их возникновения и экспериментально получить в лабораторных условиях разнообразные системы, многие из которых могли бы послужить моделями возникавших когда-то на земной поверхности образований. Для примера можно назвать некоторые из них: «пузырьки» Гольдейкра, «микросферы» Фокса, «джейвану» Бахадура, «пробионты» Эгами и многие другие.

Часто при работе с такими искусственными самоизолирующимися из раствора системами особое внимание уделяется их внешнему морфологическому сходству с живыми объектами. Но не в этом лежит решение вопроса, а в том, чтобы система могла взаимодействовать с внешней средой, используя ее вещества и энергию по типу открытых систем, и на этой основе расти и множиться, что характерно для всех живых существ.

Наиболее перспективными в этом отношении моделями могут служить коацерватные капли.

Каждая молекула имеет определенную структурную организацию, т.е. атомы, входящие в ее состав, закономерно расположены в пространстве. Вследствие этого в молекуле образуются полюсы с различными зарядами. Например, молекула воды H_2O образует диполь, в котором одна часть молекулы несет положительный заряд (+), а другая — отрицательный (–). Кроме этого, некоторые молекулы (например, соли) в водной среде диссоциируют на ионы. В силу таких особенностей химической организации молекул вокруг них в воде образуются водные «рубашки» из ориентированных определенным образом молекул воды. На примере молекулы NaCl можно заметить, что диполи воды, окружающие ион Na^+ , обращены к нему отрицательными полюсами, а к иону Cl^- — положительными (рис. 21.3).

Органические молекулы имеют большую молекулярную массу и сложную пространственную конфигурацию, поэтому они тоже окружены водной оболочкой, толщина которой зависит от величины заряда молекулы, концентрации солей в растворе, температуры и др.

При определенных условиях водная оболочка приобретает четкие границы и отделяет молекулу от окружающего раствора. Молекулы, окруженные водной оболочкой, могут объединяться, образуя многомолекулярные комплексы — коацерваты.

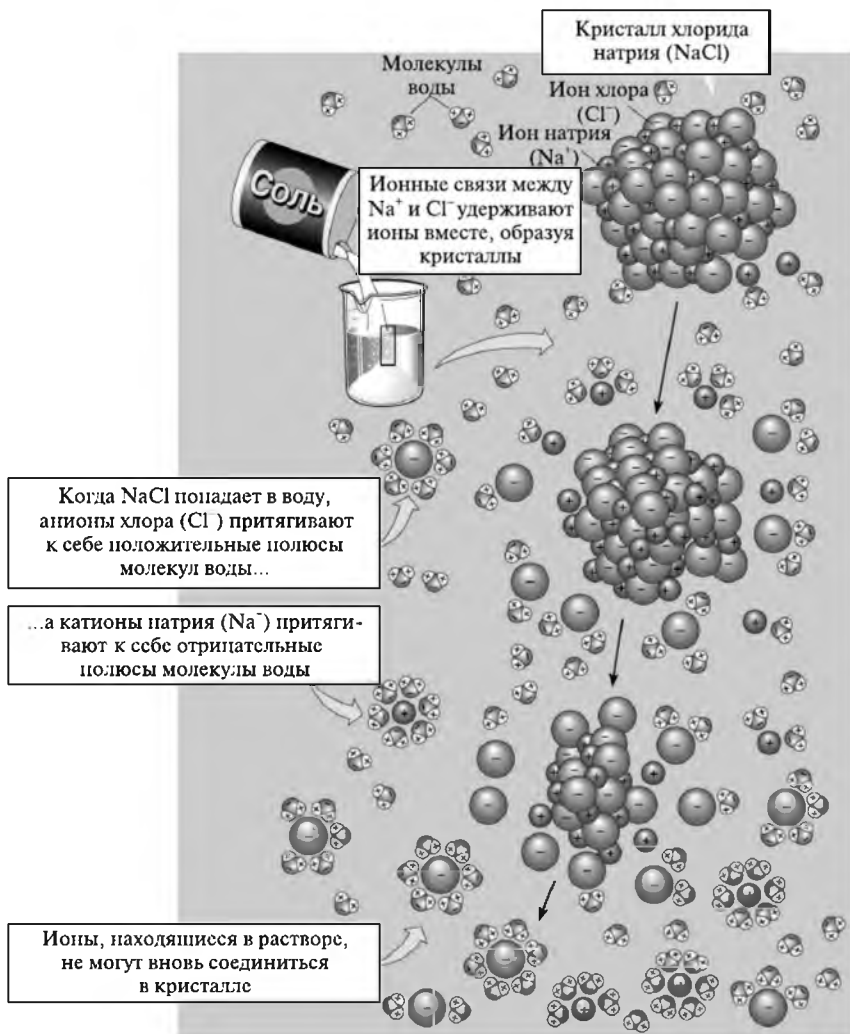


Рис. 21.3. Растворение в воде хлорида натрия и образование гидратированных ионов

Коацерватные капли возникают также при простом смешивании разнообразных полимеров, как естественных, так и искусственно полученных. При этом происходит самосборка (объединение) полимерных молекул в многомoleкулярные фазово-обособленные образования — видимые под микроскопом капли (рис. 21.4). В них сосредото-

точивается большинство полимерных молекул, тогда как окружающая среда оказывается почти полностью их лишена.

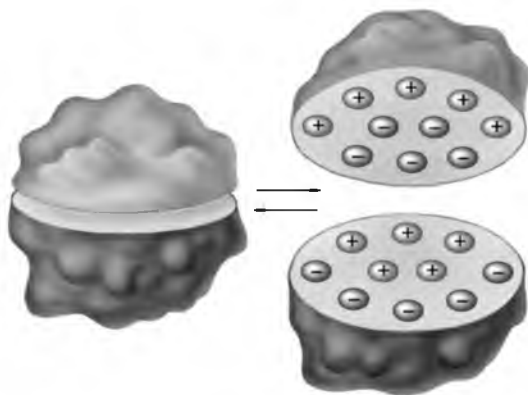


Рис. 21.4. Схема строения коацерватной капли

Капли отделены от окружающей среды резкой границей раздела, но они способны поглощать извне вещества по типу открытых систем.

Путем включения в коацерватные капли различных катализаторов (в том числе и ферментов) можно вызывать ряд реакций, в частности полимеризацию поступающих из внешней среды мономеров. За счет этого капли могут увеличиваться в объеме и весе, а затем дробиться на дочерние образования.

Например, процессы, протекающие в коацерватной капле, изображены в квадратных скобках, а вне их помещены вещества, находящиеся во внешней среде:

глюкозо-1-фосфат →
 [глюкозо-1-фосфат → крахмал → мальтоза] →
 мальтоза.

Коацерватную каплю, образованную из белка и гуммиарабика, погружают в раствор глюкозо-1-фосфата. Глюкозо-1-фосфат начинает входить в каплю и полимеризуется в ней в крахмал при действии катализатора — фосфорилазы. За счет образовавшегося крахмала капля растет, что легко может быть установлено как химическим анализом, так и непосредственными микроскопическими измерениями. Если в каплю включить другой катализатор — *b*-амилазу, крахмал распадается до мальтозы, которая выделяется во внешнюю среду.

Таким образом, возникает простейшая форма метаболизма. Вещество входит в каплю, полимеризуется, обуславливая рост системы, а при распаде полимера продукты этого процесса выходят во внешнюю среду, где их ранее не было.

Другая схема иллюстрирует опыт, где полимером является полинуклеотид. Капля, состоящая из белка-гистона и гуммиарабика, окружена раствором АДФ.

Поступая в каплю, АДФ полимеризуется под влиянием полимеразы в полиадениловую кислоту, за счет которой капля растет, а неорганический фосфат поступает во внешнюю среду:



При этом капля в течение короткого срока увеличивается в объеме более чем в два раза.

Как в случае синтеза крахмала, так и при образовании полиадениловой кислоты в качестве исходных веществ в окружающий раствор вносили богатые энергией (макроэргические) соединения. За счет энергии этих соединений, поступающих из внешней среды, и происходили синтез полимеров и рост коацерватных капель. В другой серии опытов академика А.И. Опарина и сотрудников было продемонстрировано, что и в самих коацерватных каплях могут протекать реакции, связанные с рассеиванием энергии.

Важно то, что в зависимости от совершенства внутренней организации капель одни из них могут расти быстро, тогда как другие, находясь в той же внешней среде, замедлены в своем росте или подвергаются распаду. Таким образом, на модели коацерватных капель А.И. Опарину и его сотрудникам удалось экспериментально наблюдать зачатки естественного отбора — той закономерности, которая в дальнейшем легла в основу всей последующей эволюции такого рода открытых, фазово-обособленных систем на пути к возникновению жизни.

Белково-коацерватная теория Опарина — одна из первых научных теорий происхождения жизни абиогенным путем. Теория базируется на представлении о том, что все начиналось с белков, а также на возможности в определенных условиях спонтанного химического синтеза мономеров белков (аминокислот) и белковоподобных полимеров (полипептидов) абиогенным путем. Публикация теории стимулировала многочисленные эксперименты в ряде лабораторий мира, показавшие реальность такого синтеза в искусственных условиях. Теория быстро стала общепринятой и необыкновенно популярной.

Все было хорошо продумано и научно обосновано в этой теории, кроме одной проблемы. Если спонтанно, путем случайных безматричных синтезов в коацервате возникали единичные удачные конструкции белковых молекул (например, эффективные катализаторы, обеспечивающие преимущество данному коацервату в росте и размножении), то как они могли копироваться для распространения внутри коацервата, а тем более для передачи коацерватам-потомкам? Теория оказалась неспособной предложить решение проблемы точного воспроизведения внутри коацервата и в поколениях единичных, случайно появившихся эффективных белковых структур.

Мир РНК как предшественник современной жизни. Накопление знаний о нуклеиновых кислотах, генетическом коде и биосинтезе белков привело к утверждению принципиально новой идеи о том, что жизнь начиналась вовсе не с белков, а с РНК. Нуклеиновые кислоты являются единственным типом биологических полимеров, макромолекулярная структура которых благодаря принципу комплементарности при синтезе новых цепей обеспечивает возможность копирования собственной линейной последовательности мономерных звеньев, другими словами, возможность воспроизведения (репликации) полимера, его микроструктуры. Поэтому только нуклеиновые кислоты, но не белки могут быть генетическим материалом, т.е. воспроизводимыми молекулами, повторяющими свою специфическую микроструктуру в поколениях.

По-видимому, именно РНК, а не ДНК могла представлять собой первичный генетический материал.

Во-первых, в химическом синтезе и в биохимических реакциях рибонуклеотиды предшествуют дезоксирибонуклеотидам; содержащие дезоксирибозу нуклеотиды являются продуктами модификации рибонуклеотидов.

Во-вторых, в самых древних и универсальных процессах метаболизма, протекающих в клетках современных организмов, широко представлены именно рибонуклеотиды, а не дезоксирибонуклеотиды, включая основные энергетические носители типа АТФ и других.

В-третьих, репликация РНК может происходить без какого бы то ни было участия ДНК, механизм же редупликации ДНК даже в современном живом мире требует обязательного участия РНК-затравки в инициации синтеза полинуклеотидной цепи ДНК.

В-четвертых, РНК, обладая теми же матричными и генетическими функциями, что и ДНК, способна кроме этого к выполнению ряда функций, присущих белкам, включая катализ химических реакций.

Таким образом, имеются все основания рассматривать ДНК как более позднее эволюционное приобретение — модификацию РНК, специализированную для выполнения функции воспроизведения и хранения уникальных копий генов в составе клеточного генома без непосредственного участия в биосинтезе белков.

После того как были открыты каталитически активные РНК, идея первичности РНК в происхождении жизни получила сильнейший стимул к развитию. Американским ученым В. Гилбертом в 1986 г. была сформулирована концепция самодостаточного мира РНК, предшествовавшего современной жизни. Возможная схема возникновения мира РНК представлена на рис. 21.5.

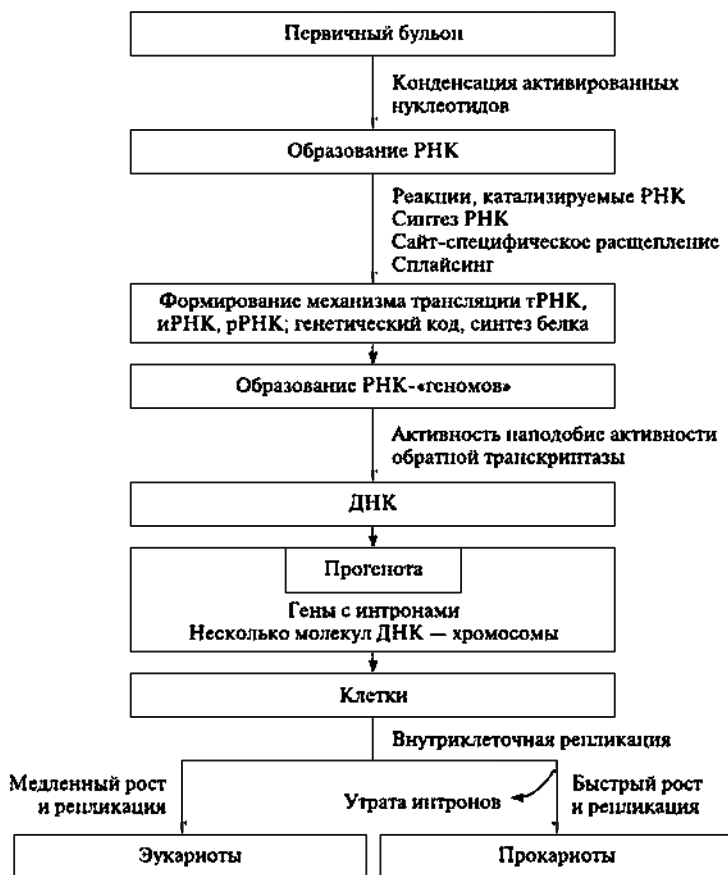


Рис. 21.5. Возможный механизм доклеточной эволюции

Абиогенный синтез рибонуклеотидов и их ковалентное объединение в полимеры РНК могли происходить приблизительно в тех же условиях и в той же химической обстановке, что постулировались для образования аминокислот и полипептидов. Позднее было экспериментально показано, что по крайней мере некоторые молекулы РНК в обычной водной среде способны к спонтанной рекомбинации, т.е. обмену отрезками полинуклеотидной цепи. Обмен коротких отрезков цепи на длинные должен приводить к удлинению полирибонуклеотидов (РНК), а сама подобная рекомбинация способствовать структурному многообразию этих молекул. Среди них могли возникать и каталитически активные молекулы РНК — рибозимы.

Даже крайне редкое появление единичных молекул РНК, которые были способны катализировать полимеризацию рибонуклеотидов или соединение олигонуклеотидов на комплементарной цепи как на матрице, означало становление механизма репликации РНК. Создавая свои копии, РНК размножались. Неизбежные ошибки в копировании — мутации и рекомбинации в самореплицирующихся популяциях РНК — создавали все большее разнообразие этого мира. Таким образом, предполагаемый древний мир РНК представляет собой самодостаточный биологический мир, в котором молекулы РНК функционировали и как генетический материал, и как энзимоподобные катализаторы.

Возникновение биосинтеза белка. Впоследствии на основе мира РНК должны были происходить становление механизмов биосинтеза белка, появление разнообразных белков с наследуемой структурой и свойствами, возможно, в форме коацерватов и эволюция этих образований в клеточные структуры.

Проблема перехода от древнего мира РНК к современному белок-синтезирующему миру — наиболее трудная даже для чисто теоретического решения. Возможность абиогенного синтеза полипептидов и белковоподобных веществ не помогает в решении проблемы, так как не просматривается никакого конкретного пути, как этот синтез мог бы быть сопряжен с РНК и подпасть под генетический контроль. Генетически контролируемый синтез полипептидов и белков должен был развиваться независимо от первичного абиогенного синтеза, своим путем, на базе уже существовавшего мира РНК. В литературе предложено несколько гипотез происхождения современного механизма биосинтеза белка в мире РНК, но, пожалуй, ни одна из них не может рассматриваться как детально продуманная и безупречная с точки зрения физико-химических возможностей. Одна из таких гипотез принадлежит академику А.С. Спирину; она включает два принципиальных момента.

Во-первых, предполагается, что олигорибонуклеотиды, образующиеся абиогенным путем, активно рекомбинировали, приводя к образованию удлинённых цепей РНК и давая начало их многообразию. Именно этим путем среди полинуклеотидов и могли появиться как каталитически активные виды РНК — рибозимы, так и другие виды РНК со специализированными функциями (см. рис. 21.5). Более того, неферментная рекомбинация олигонуклеотидов, комплементарно связывающихся с полинуклеотидной матрицей, могла обеспечить сшивание фрагментов, комплементарных этой матрице, в единую цепь. Именно таким способом, а не катализируемой полимеризацией мононуклеотидов могло осуществляться первичное копирование (размножение) РНК. Разумеется, если появлялись рибозимы, обладавшие полимеразной активностью, то эффективность (точность, скорость и продуктивность) копирования на комплементарной матрице значительно возрастала.

Второй принципиальный момент состоит в том, что первичный аппарат биосинтеза белка возник на базе нескольких видов специализированных РНК. Этот первичный аппарат включал каталитически активную прорибосомную РНК; набор про-тРНК, специфически связывающих аминокислоты или короткие пептиды; другую прорибосомную РНК, способную взаимодействовать одновременно с каталитической прорибосомной РНК, про-иРНК и про-тРНК (см. рис. 21.5). Такая система уже могла синтезировать полипептидные цепи. Среди прочих каталитически активных белков — первичных ферментов (энзимов) появились и белки, катализирующие полимеризацию нуклеотидов, — репликазы, или полимеразы.

Таким образом, РНК представляется наиболее самодостаточным веществом живой материи. Она принципиально способна выполнять все или почти все функции, которые свойственны белкам, включая формообразование и биохимический катализ, и в то же время может быть полноценным генетическим веществом с его репликативной и кодирующей функциями. Осознание этих фактов и привело биологов, химиков и геологов к гипотезе о древнем «мире РНК», который эволюционно предшествовал нашей нынешней ДНК-РНК-белковой жизни. В мире РНК не было ни белков, ни ДНК, а лишь ансамбли различных молекул РНК, выполняющих разные вышеперечисленные функции. Это были, скорее всего, *бесклеточные системы*. Около десяти лет назад у нас в стране была экспериментально показана способность молекул РНК формировать *молекулярные колонии* на гелях или других твердых средах. Смешанные колонии РНК на твердых или по-

лутвердых поверхностях могли быть первыми эволюционирующими бесклеточными ансамблями, где одни молекулы выполняли генетические функции, а другие формировали необходимые для успешного существования структуры (например, такие, которые адсорбировали нужные вещества из окружающей среды) или были рибозимами, ответственными за синтез и подготовку синтеза РНК. Такая бесклеточная ситуация создавала условия для очень быстрой эволюции: колонии РНК не были отгорожены от внешней среды и могли легко обмениваться своими молекулами. Легкое распространение молекул РНК через среду, в том числе атмосферную, также было продемонстрировано в прямых экспериментах.

Именно такие условия были необходимыми для возникновения Универсального Предшественника живых существ на Земле: высокий уровень мутаций (ошибок репликации) из-за примитивности и несовершенства механизмов репликации генетического материала, свободный обмен генетическим материалом между предшественниками клеток — протоклетками — и коммунальный характер существования этих предшественников, когда любые продукты одних становились достоянием всех.

По мнению академика А.С. Спирина, эта коммунальная форма существования мира РНК — своего рода Солярис — должна была очень быстро эволюционировать. Во всяком случае весь путь эволюции до индивидуальных организмов с клеточной структурой, ДНК и современным аппаратом белкового синтеза был пройден, по-видимому, менее чем за 500 млн лет. Совершенствование колоний-ансамблей РНК за счет естественного отбора должно было происходить в направлении как улучшения каталитических механизмов, так и увеличения точности репликации и наследования. Колонии РНК, «научившиеся» делать белковые катализаторы, естественно, приобретали громадное преимущество перед другими в скоростях и качестве катализируемых реакций и потому быстро вытесняли «неумелых» — как за счет конкуренции, так и за счет передачи им этой способности. На базе РНК появлялся и совершенствовался аппарат белкового синтеза, а ввиду коммунального и пандемического характера мира РНК вырабатывался универсальный генетический код.

Однако кодируемый синтез белков требовал повышенной точности репликации генетического материала и упорядочивания продукции разных белков. Это привело к необходимости дифференциации части РНК (генетической РНК) и ее модификации в ДНК, обладающую способностью к более точному копированию, а к тому же и существенно

большей химической стабильностью, чем РНК. Наконец, эффективность и устойчивость таких систем могла быть значительно повышена за счет их обособления от окружающей среды, и они окружаются мембранами белково-липидной природы. Коммунальный мир распадается на индивидуальные, но высокоэффективные ячейки — клетки, особи, организмы, и начинаются их собственная эволюция и собственные родословные. Из коммунального Универсального Предшественника выходят две основные ветви микроорганизмов — бактерии (эубактерии) и археи (архебактерии), формируются их клеточные сообщества на основе взаимодействия их метаболизма, а затем их симбиотические отношения приводят к появлению эукариотических организмов.

Опорные точки

- Органические вещества по отношению к воде подразделяются на две крупные группы: гидрофобные и гидрофильные молекулы.
- В водных растворах гидрофильные молекулы диссоциируют, образуя заряженные частицы.
- Крупные органические молекулы, обладающие зарядом, либо связываются с субстратом, либо взаимодействуют друг с другом, в результате чего формируются коацерваты.
- Рибонуклеиновые кислоты обладают способностью к специфическому катализу, самовоспроизведению и другим формам матричного синтеза.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое коацервация, коацерват?
2. На каких модельных системах можно продемонстрировать образование коацерватных капель в растворе?
3. Какие возможности для преодоления низких концентраций органических веществ существовали в водах первичного океана?
4. Что собой представляет «мир РНК» и каково его значение для начальных этапов эволюции жизни на Земле?
5. В чем заключаются преимущества для взаимодействия органических молекул в зонах высоких концентраций веществ?
6. Как вы думаете, могут ли в современных земных условиях образовываться небиологическим путем органические молекулы? Коацерваты?
7. Как, по вашему мнению, происходило становление системы синтеза белков у протобионтов?
8. Каковы перспективы эволюции коацерватов, полученных экспериментальным путем, в окружающей среде?

21.4. Эволюция протобионтов

Анализируя описанные гипотезы, можно прийти к заключению о том, что развитие такой системы взаимодействия органических «автоматов» добиологической природы происходило различными способами и продолжалось длительное время. Однако главными направлениями эволюции, приведшей к возникновению биологических систем, следует считать ряд событий, среди которых: эволюция протобионтов, возникновение каталитической активности белков, появление генетического кода и способов преобразования энергии.

Образование полимеров. Создание правдоподобной модели протоклеток, возникавших в ранний период в неустойчивых мелких водоемах, представляется возможным. Но эти протоклетки весьма далеки от того, что мы называли бы клеткой, поскольку они не имеют ни генетического, ни белоксинтезирующего аппарата. Любой нерегулярный полимер, синтезированный в протоклетке, в лучшем случае мог бы передаваться от одной клетки другой в какой-то одной линии потомства и в конце концов подвергся бы распаду. Еще Фокс показал, что произвольно организованные полипептидные молекулы обладают неспецифической каталитической активностью благодаря наличию на их поверхности многочисленных и разнообразных зарядов. В силу этого протобионты, обладающие разнообразными молекулами РНК и пептидами, оказывались в более благоприятном положении, так как имели больше возможностей по преобразованию молекул, поступающих из окружающей среды. При этом чем более активна оказывалась молекула белка как катализатор, тем больше пользы она приносила ее обладателю. По-видимому, в это же время происходило становление генетического кода, т.е. такой организации РНК, а затем и ДНК, при которой последовательность нуклеотидов в них стала нести информацию о наиболее удачных, в смысле каталитической активности, молекулах белка. Реализация этой информации дала существенные преимущества таким протоклеткам в борьбе за существование.

Эволюция метаболизма. С появлением примитивного генетического аппарата обладавшие им протоклетки смогли передавать всем своим потомкам способность синтезировать специфические полипептиды. Образующиеся из них линии потомков давали семейства родственных протоклеток с наследуемыми свойствами, которые подвергались естественному отбору.

Обладающие наследственным материалом протоклетки могли довольно быстро развить способность к синтезу крупных белков, имеющих множество различных функций.

После того как в состав примитивной клетки стали входить большие молекулы, обладающие разнообразными функциональными возможностями, стало возможным говорить о ее биологической природе.

Как предполагают ученые, в это время внешняя среда представляла собой постоянный источник всех необходимых малых молекул, а в результате фотосинтетического преобразования энергии солнечного излучения в химическую энергию стало возможным ее использование для получения пирогосфата. После заселения первобытной среды первичными клетками она изменялась. Некоторые низкомолекулярные питательные вещества использовались быстрее, чем внешняя среда могла их поставлять. Начиная сильно сказываться давление отбора, благодаря которому преимущества приобретали те клетки, которые оказались способны модифицировать гомологичные соединения, родственные недостающим, превращая их в необходимые клетке молекулы.

В целом этап превращения веществ в ходе метаболизма представляет собой ряд стадий, осуществляемых посредством ферментов, на каждой из которых молекула слегка видоизменяется до тех пор, пока не образуется необходимое соединение.

Все биологические системы используют одинаковые пути биохимических превращений — одинаковые пути метаболизма сахаров, синтеза аминокислот, синтеза и распада жиров и т.д. Существующую универсальность метаболических путей можно объяснить двояко. Во-первых, все современные живые существа могут являться потомками исходной предковой популяции первичных клеток. Во-вторых, каждый метаболический путь в современных биохимических процессах может представлять собой результат эволюции клетки в направлении максимального использования единственно пригодных для этого молекул.

По мере развития в процессе эволюции метаболических путей со все возрастающей скоростью возникают новые *экологические ниши*.

В водоемах на глубине уже нескольких метров большая часть ультрафиолета поглощается водой, тогда как видимый свет проникает на большую глубину. Можно представить себе интенсивный отбор организмов, проходивший в тот ранний период в отношении использования видимого солнечного света. Для такого отбора существенным было наличие в организме *хлорофилла* и ферментной транспортной системы электронов.

В более выгодном положении оказались организмы, приобретшие способность использовать энергию света для синтеза органических

веществ из неорганических. Таким образом возник *фотосинтез*. Это привело к появлению принципиально нового источника питания. Так, современные анаэробные серные пурпурные бактерии на свету окисляют сероводород до сульфатов. Высвобождающийся в результате реакции водород используется на восстановление диоксида углерода до углеводов с образованием воды. Источником (донором) водорода могут быть и органические соединения. Так появились автотрофный способ питания и автотрофные организмы.

Кислород в процессе фотосинтеза такого типа не выделяется. Фотосинтез развился у анаэробных бактерий на очень раннем этапе истории жизни. Фотосинтезирующие бактерии долгое время существовали в бескислородной среде.

Следующим шагом эволюции было приобретение фотосинтезирующими организмами способности использовать воду в качестве источника водорода. Автотрофное усвоение CO_2 такими организмами сопровождалось выделением O_2 . Первыми фотосинтезирующими организмами, выделяющими в атмосферу O_2 , были цианобактерии (цианеи).

Как только появились фотосинтезирующие организмы, использующие видимый свет и воду, в качестве побочного продукта фотосинтеза в атмосферу стал высвобождаться молекулярный кислород. Со временем биологическая продукция кислорода определила его расходование в геологических циклах. Около 2250 млн лет назад в верхних слоях Земли появился озоновый экран, не пропускающий коротковолновое ультрафиолетовое излучение.

В присутствии свободного кислорода возникает возможность энергетически более выгодного кислородного типа обмена веществ. Это способствует появлению аэробных бактерий.

Таким образом, два фактора, обусловленные образованием на Земле свободного кислорода, вызвали к жизни многочисленные новые формы организмов и более широкое использование ими окружающей среды.

Опорные точки

- Протобионты формировались в теплых мелких водоемах, где в полосе прибоя происходило активное перемешивание раствора, содержащего органические молекулы.
- Первыми аккумуляторами энергии могли стать молекулы пиррофосфата.
- Белки со случайной последовательностью аминокислот обладают слабой неспецифической каталитической активностью.

- Небольшие цепочки РНК, так же как и белки, способны катализировать биохимические превращения.
- Разнообразные молекулы РНК способны обмениваться отдельными участками молекул (рекомбинация).

Вопросы и задания для повторения

1. Каким образом в водах первичного океана могли распределяться органические молекулы, имеющие гидрофильные и гидрофобные свойства?
2. Назовите механизм разделения раствора на фазы с высокой и низкой концентрацией молекул.
3. Что такое коацерватные капли?
4. Как происходил отбор коацерватов в «первичном бульоне»?
5. Каково значение РНК для метаболизма протоклеток и первых клеточных форм?

21.5. Начальные этапы биологической эволюции

Первыми и наиболее важными событиями биологической эволюции после возникновения фотосинтеза и аэробного типа обмена следует считать появление эукариот и многоклеточности.

В результате взаимополезного сожительства — симбиогенеза — различных прокариотических клеток возникли ядерные, или эукариотические, организмы. Сущность гипотезы симбиоза заключается в следующем. Основной «базой» для симбиоза была, по-видимому, гетеротрофная амебоподобная клетка. Пищей ей служили более мелкие клетки. Одним из объектов питания такой клетки могли стать дышащие кислородом аэробные бактерии, способные функционировать и внутри клетки-хозяина, производя энергию. Те крупные амебовидные клетки, в теле которых аэробные бактерии оставались неврежденными, оказались в более выгодном положении, чем клетки, продолжавшие получать энергию анаэробным путем — брожением. В дальнейшем бактерии-симбионты превратились в митохондрии. Когда к поверхности клетки-хозяина прикрепилась вторая группа симбионтов — жгутикоподобных бактерий, сходных с современными спирохетами, возникли жгутики и реснички. В результате подвижность и способность к нахождению пищи такого организма резко возросли. Так возникли примитивные животные клетки — предшественники ныне живущих жгутиковых простейших.

Образовавшиеся подвижные эукариоты путем симбиоза с фотосинтезирующими (возможно, цианобактериями) организмами дали водоросль, или растение. Очень важно то обстоятельство, что строение пигментного комплекса у фотосинтезирующих анаэробных бактерий поразительно сходно с пигментами зеленых растений. Такое сходство не случайно и указывает на возможность эволюционного преобразования фотосинтезирующего аппарата анаэробных бактерий в аналогичный аппарат зеленых растений. Изложенная гипотеза о возникновении эукариотических клеток через ряд последовательных симбиозов хорошо обоснована, и ее приняли многие ученые. Во-первых, одноклеточные водоросли и сейчас легко вступают в союз с животными-эукариотами. Например, в теле инфузории-туфельки может обитать водоросль хлореллы. Во-вторых, некоторые органоиды клетки, такие как митохондрии и пластиды, по строению своей ДНК удивительно похожи на прокариотические клетки — бактерии и цианобактерии. Кроме этого обнаружено сходство в организации наследственного аппарата прокариотических клеток и кольцевых молекул ДНК, входящих в состав митохондрий и пластид.

Возможности эукариот по использованию среды еще больше. Связано это с тем, что организмы, обладающие ядром, имеют диплоидный набор всех наследственных задатков — генов, т.е. каждый из них представлен в двух вариантах. Появление двойного набора генов сделало возможным обмен копиями генов между разными организмами, принадлежащими к одному виду, — появился половой процесс. На рубеже архейской и протерозойской эр половой процесс привел к значительному увеличению разнообразия живых организмов благодаря созданию новых многочисленных комбинаций генов. Одноклеточные организмы быстро распространились на планете.

Однако их возможности в освоении среды обитания ограничены. Одноклеточные организмы не могут расти беспредельно. Объясняется это тем, что дыхание простейших организмов осуществляется через поверхность тела. При увеличении размеров клетки одноклеточного организма его поверхность возрастает в квадратичной зависимости, а объем — в кубической, в связи с чем биологическая мембрана, окружающая клетку, неспособна обеспечить потребности в обмене веществ слишком большого организма. Иной эволюционный путь возник позже, около 2,6 млрд лет назад, когда появились организмы, эволюционные возможности которых значительно шире, — многоклеточные организмы.

Первая попытка разрешения вопроса о происхождении многоклеточных организмов принадлежит немецкому биологу Э. Геккелю

(1874). В построении своей гипотезы он исходил из исследований эмбрионального развития ланцетника, проведенных к тому времени А.О. Ковалевским и другими зоологами. Основываясь на биогенетическом законе, Э. Геккель полагал, что каждая стадия онтогенеза повторяет какую-то стадию, пройденную предками данного вида во время филогенетического развития. По его представлениям, стадия зиготы соответствует одноклеточным предкам, стадия бластулы — шарообразной колонии жгутиковых.

В дальнейшем в соответствии с этой гипотезой произошло впячивание (инвагинация) одной из сторон шарообразной колонии (как при гастрულიции у ланцетника) и образовался гипотетический двухслойный организм, названный Геккелем гастреей, поскольку он похож на гастролу.

Представления Э. Геккеля получили название теории гастреи. Несмотря на механистичность рассуждений Геккеля, отождествлявшего стадии онтогенеза со стадиями эволюции органического мира, теория гастреи сыграла важную роль в истории науки, так как способствовала утверждению монофилетических (из одного корня) представлений о происхождении многоклеточных.

Основу современных представлений о возникновении многоклеточных организмов составляет гипотеза И.И. Мечникова (1886) — гипотеза фагоцителлы. По предположению ученого, многоклеточные произошли от колониальных простейших — жгутиковых. Пример такой организации — ныне существующие колониальные жгутиковые типа вольвокс (рис. 21.6).

Среди клеток колонии выделяются локомоторные, снабженные жгутиками; питающие, фагоцитирующие добычу и уносящие ее внутрь колонии; половые, функцией которых является размножение. Первичным способом питания таких примитивных колоний был фагоцитоз. Клетки, захватившие добычу, перемещались внутрь колонии. Затем из них образовалась ткань — энтодерма, выполняющая пищеварительную функцию. Клетки, оставшиеся снаружи, выполняли функции восприятия внешних раздражений, защиты и движения. Из подобных клеток развивалась покровная ткань — эктодерма. Часть клеток специализировалась на выполнении функции размножения. Они стали половыми клетками. Так колония превратилась в примитивный, но целостный многоклеточный организм.

Потребность в увеличении скорости передвижения, необходимого для захвата пищи, благоприятствовала дальнейшей дифференцировке, что обеспечило эволюцию многоклеточных — животных и растений — и привело к увеличению многообразия форм живого.

Таким образом, возникновение жизни на Земле носит закономерный характер, и ее появление связано с длительным процессом химической эволюции, происходившей на нашей планете. Формирование структуры, ограничивающей организм от окружающей среды, — мембраны с присущими ей свойствами — способствовало появлению живых организмов и ознаменовало начало биологической эволюции. Как простейшие живые организмы, возникшие более 3 млрд лет назад, так и более сложно устроенные в основе своей структурной организации имеют клетку.

Опорные точки

- Первыми живыми организмами на нашей планете были гетеротрофные прокариотические организмы.
- Истощение органических запасов первичного океана вызвало появление автотрофного типа питания, в частности фотосинтеза.
- Появление эукариотических организмов сопровождалось возникновением диплоидности и ограниченного оболочкой ядра.
- Симбиотическое происхождение эукариот подтверждается сходством генетического аппарата прокариот и кольцевых молекул ДНК митохондрий и пластид эукариотических клеток.
- На рубеже архейской и протерозойской эры произошли первые многоклеточные. В основе их происхождения лежат представления о специализации клеток колониальных одноклеточных организмов.

Вопросы и задания для повторения

1. В чем заключается сущность гипотезы возникновения эукариот путем симбиогенеза?
2. Какими способами первые эукариотические клетки получали энергию, необходимую для процессов жизнедеятельности?
3. У каких организмов впервые в процессе эволюции появился половой процесс?
4. Опишите сущность гипотезы И.И. Мечникова о возникновении многоклеточных организмов.
5. Каковы пути эволюции фагоцителлоподобных многоклеточных с позиции А.В. Иванова?
6. Какие ограничения накладывает одноклеточность на эволюцию живых организмов?
7. В чем вы видите недостатки гипотезы Э. Геккеля — гипотезы гастрей — о возникновении многоклеточных организмов? В чем заключается научное значение представлений Э. Геккеля?

8. Как вы думаете, каким образом происходило формирование специфической каталитической активности белков у протобионтов?
9. Каким образом могла быть преодолена низкая концентрация органических молекул в водах первичного океана?
10. В чем заключаются принципы естественного отбора коацерватов в условиях ранней Земли?
11. Какие крупные эволюционные преобразования сопровождали первые шаги биологической эволюции?
12. Опишите аппарат, при помощи которого С. Миллеру и Г. Юри удалось доказать справедливость представлений А.И. Опарина об абиогенном синтезе органических соединений в условиях древней Земли.
13. Познакомьтесь по учебникам физики с источниками энергии, обеспечившими образование органических молекул на Земле, а также с методами определения возраста пород и органических остатков.

Глава 22

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Биологическая эволюция продолжается на Земле более 3 млрд лет. С момента возникновения первых клеточных организмов благодаря естественному отбору появилось бесчисленное множество форм живых организмов. В этой главе вы познакомитесь с подразделением истории нашей планеты на эры и периоды; узнаете, когда и как возникли те или иные группы животных и растений.

Историю Земли принято делить на промежутки времени, границами которых являются крупные геологические события: горообразовательные процессы, поднятия и опускания суши, изменения очертаний материков, уровня океанов. Движения и разломы земной коры сопровождались усиленной вулканической деятельностью, выбросом в атмосферу громадного количества газов и пепла. Понижение прозрачности атмосферы уменьшало количество солнечной радиации, падавшей на Землю, и было одной из причин развития оледенения. Не случайно оледенения сопровождали горообразовательные процессы. Грандиозные ледниковые щиты, покрывавшие поверхность Земли, значительно изменяли климатические условия и тем самым оказывали глубокое влияние на растительный и животный мир. Одни группы организмов вымирали, другие сохранялись и в межледниковые эпохи достигали расцвета.

В таблице 22.1 приведена геохронологическая шкала с указанием групп животных и растений, существовавших в разные геологические эпохи. Давайте совершим путешествие вглубь веков и познакомимся с обитателями давно ушедших эпох.

Таблица 22.1

**Геохронологическая шкала и история развития
живых организмов**

Эра	Период	Продолжительность, млн лет	Группы животных	Группы растений
Кайнозойская	Антропоген	1,5	Современный животный мир. Эволюция и господство человека.	Современный растительный мир.
	Неоген	23,5	Господство млекопитающих, птиц, насекомых.	Широкое распространение цветковых растений, особенно травянистых; сокращение флоры голосеменных
	Палеоген	42	Появление первых приматов (лемуров, долгопятов), позднее парапитеков и дриопитеков. Исчезают многие группы пресмыкающихся, головоногих моллюсков	
Мезозойская	Мел	70	Преобладают костистые рыбы, первоптицы, мелкие млекопитающие; появляются и распространяются плацентарные млекопитающие и современные птицы; вымирают гигантские пресмыкающиеся.	Доминируют современные покрытосеменные; сокращаются флоры папоротников и голосеменных. Господствуют современные голосеменные; появляются первые покрытосеменные; вымирают древние голосеменные.
	Юра	58	Господствуют гигантские пресмыкающиеся, костистые рыбы, насекомые, головоногие моллюски; появляется археоптерикс; вымирают древние хрящевые рыбы.	Преобладают древние голосеменные, появляются современные голосеменные, вымирают семенные папоротники
	Триас	35	Преобладают земноводные, головоногие моллюски, травоядные и хищные пресмыкающиеся; появляются костистые рыбы, яйцекладущие и сумчатые млекопитающие	

Продолжение

Эра	Период	Продолжительность, млн лет	Группы животных	Группы растений
Палеозойская	Пермь	55	Господство морских беспозвоночных, акул; быстрое развитие пресмыкающихся и насекомых; возникновение зверозубых и травоядных пресмыкающихся; вымирание стегоцефалов и трилобитов.	Богатая флора голосеменных, семенных и травянистых папоротников; появляются древние голосеменные; вымирают древовидные папоротникиобразные.
	Карбон	75—65	Доминируют земноводные, моллюски, акулы, двоякодышащие рыбы; появляются и быстро развиваются крылатые формы насекомых, пауки, скорпионы; возникают первые пресмыкающиеся; заметно уменьшаются фауны трилобитов и стегоцефалов.	Обилие древовидных папоротников, образующих «каменноугольные леса»; возникают семенные папоротники; исчезают псилофиты.
	Девон	60	Преобладают панцирные, моллюски, трилобиты, кораллы; появляются кистеперые, двоякодышащие и лучеперые рыбы, стегоцефалы.	Богатая флора псилофитов; появляются мхи, папоротники, грибы.
	Силур	30	Богатая фауна трилобитов, моллюсков, ракообразных, кораллов; появление панцирных рыб, первых наземных беспозвоночных (многоножек, скорпионов, бескрылых насекомых).	Обилие водорослей; выход растений на сушу — появление псилофитов.
	Ордовик	60	Преобладают губки, кишечнополостные, черви, иглокожие, трилобиты, появляются бесчелюстные позвоночные (щитковые), моллюски	Процветание всех отделов водорослей
	Кембрий	70		

Окончание

Эра	Период	Продолжительность, млн лет	Группы животных	Группы растений
Протерозойская		2 600	Широко распространены простейшие; появляются все типы беспозвоночных, иглокожих; появляются первичные хордовые — подтип бесчерепные	Широко распространены бактерии, цианобактерии, зеленые водоросли; появляются красные водоросли
Архейская		3 500 4 600	Возникновение жизни: прокариоты (бактерии, цианобактерии), эукариоты (простейшие), примитивные многоклеточные. Образование Земли	

22.1. Развитие жизни в архейской эре

Архейская эра — вторая по продолжительности (900 млн лет) после протерозоя. Ее окончание отстоит от нашего времени более чем на 2,5 млрд лет. В архейской эре возникли первые живые организмы. Они были гетеротрофами и в качестве пищи использовали органические соединения «первичного бульона». Условия на древней Земле изменялись, и абиогенное возникновение органических молекул и неорганических в планетарном масштабе прекратилось. Остались отдельные небольшие локусы, преимущественно на дне океана, где и до сих пор происходит образование простейших органических соединений, но их вклад в обеспечение гетеротрофов питанием практически ничтожен.

Истощение запасов органики в Мировом океане поставило существование жизни на грань катастрофы.

Важнейший этап эволюции жизни на Земле связан с возникновением у древних прокариот *фотосинтеза* — биогенного синтеза органических молекул из неорганических за счет энергии солнечного света, что обусловило разделение органического мира на растительный и животный. Первыми фотосинтезирующими организмами были прокариотические сине-зеленые — цианеи. Они, перестав зависеть от готовых органических молекул «первичного бульона», начали бурно раз-

живаться. Особенно важно, что они открыли перед жизнью на Земле еще один путь.

Фотосинтез сопровождается выделением побочного продукта — кислорода. На протяжении миллиарда лет он насыщал воду, где обитали первые живые организмы, и выделялся в атмосферу.

Микроскопические цианеи оставили множество следов своего существования. Они, захватывая частички ила, слой за слоем создавали огромные структуры, так называемые строматолиты, которые в заметно уменьшенном варианте существуют и в настоящее время, в частности у берегов Австралии и на побережье Флориды.

Практически остатками строматолитов исчерпывается все, что дошло до нас с тех древнейших времен.

Цианеи и появившиеся затем *эукариотические* зеленые водоросли выделяли в атмосферу из океана свободный кислород, что содействовало возникновению бактерий, способных жить в аэробной среде. По-видимому, в это же время — на границе архейской и протерозойской эр — произошло еще два крупных эволюционных события: появились *половой процесс* и *многоклеточность*.

Чтобы яснее представить значение двух последних ароморфозов, остановимся на них подробнее. Гаплоидные организмы (микроорганизмы, сине-зеленые) имеют один набор хромосом. Каждая новая мутация сразу же проявляется в фенотипе. Если мутация полезна, она сохраняется отбором, если вредна, организм, ее несущий, устраняется отбором. Гаплоидные формы непрерывно приспосабливаются к среде, но принципиально новых признаков и свойств у них не возникает.

Половой процесс резко повышает возможность приспособления к условиям среды вследствие создания бесчисленных комбинаций генов в хромосомах. *Диплоидность*, возникшая одновременно с оформленным ядром, позволяет сохранять мутации в гетерозиготном состоянии и использовать их как *резерв наследственной изменчивости* для дальнейших эволюционных преобразований. Кроме того, в гетерозиготном состоянии многие мутации часто повышают жизнеспособность особей и, следовательно, увеличивают их шансы в борьбе за существование.

Возникновение диплоидности и генетического разнообразия одноклеточных эукариот, с одной стороны, обусловило неоднородность строения клеток и их объединение в колонии, с другой — возможность «разделения труда» между клетками колонии, т.е. образование многоклеточных организмов. Разделение функций клеток у первых колониальных многоклеточных организмов привело к образованию

первичных тканей — эктодермы и энтодермы, дифференцированных по структуре в зависимости от выполняемой функции. Дальнейшая дифференцировка тканей создала разнообразие, необходимое для расширения структурных и функциональных возможностей организма в целом, в результате чего создавались все более сложные органы. Совершенствование взаимодействия между клетками, сначала контактного, а затем опосредованного с помощью нервной и эндокринной систем, обеспечило существование многоклеточного организма как единого целого со сложным и тонким взаимодействием его частей и соответствующим реагированием на окружающую среду.

Пути эволюционных преобразований первых многоклеточных были различны. Некоторые перешли к сидячему образу жизни и превратились в организмы типа *губок*. Другие стали ползать, перемещаться по субстрату с помощью ресничек. От них произошли плоские черви. Третьи сохранили плавающий образ жизни, приобрели рот и дали начало кишечнополостным.

Опорные точки

- Жизнь возникла на Земле из синтезированных абиогенным путем органических молекул.
- В архейскую эру, на границе с протерозоем, возникновением первых клеток было положено начало биологической эволюции.

Вопросы и задания для повторения

1. По какому принципу историю Земли делят на эры и периоды?
2. Вспомните материал главы. Расскажите, когда и как возникли первые живые организмы.
3. Какими жизненными формами был представлен живой мир в протерозойскую эру?

22.2. Развитие жизни в протерозойской и палеозойской эрах

В протерозойской эре в морях уже обитало много разнообразных водорослей, в том числе прикрепленных ко дну форм. Суша была безжизненной, но по берегам водоемов начались почвообразовательные процессы в результате деятельности бактерий и микроскопических водорослей. Начальные звенья эволюции животных не сохрани-

лись. В протерозойских отложениях находят представителей вполне сформировавшихся типов животных: губок, кишечнополостных, членистоногих.

В начале палеозойской эры растения населяют в основном моря, но в *ордовике* — *силуре* появляются первые наземные растения — риниофиты (рис. 22.1), занимающие промежуточное положение между водорослями и наземными сосудистыми растениями. Псилофиты уже имели проводящую (сосудистую) систему, первые слабо дифференцированные ткани, могли укрепляться в почве, хотя настоящие корни (как и настоящие побеги) отсутствовали. Дальнейшая эволюция растений на суше шла в направлении расчленения тела на вегетативные органы и ткани, совершенствования сосудистой системы (обеспечивающей быстрое передвижение воды на большую высоту). Уже в засушливом *девоне* совсем исчезают псилофиты и широко распространяются хвоши, плауны, папоротникообразные. Еще большего развития достигает наземная растительность в *каменноугольном периоде* (*карбоне*), характеризующемся влажным и теплым климатом на протяжении всего года. Появляются голосеменные растения, произошедшие от семенных папоротников.

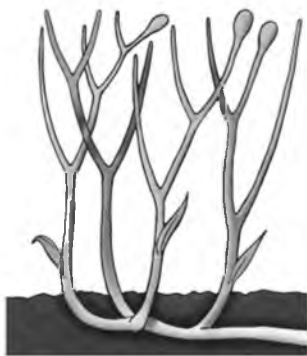


Рис. 22.1. Риниофиты — первые растения, вышедшие на сушу

Переход к семенному размножению дал растениям много преимуществ: зародыш в семенах теперь защищен от неблагоприятных условий оболочками и обеспечен пищей, стал иметь диплоидное число хромосом. У части голосеменных (хвойных) процесс полового размножения уже не связан с водой. Опыление у голосеменных осуществляется ветром, а семена снабжены приспособлениями для рас-

пространения потоками воздушных масс и животными. Эти и другие преимущества способствовали широкому расселению семенных растений. Крупные споровые растения вымирают в *пермском периоде* в связи со значительным иссушением и похолоданием климата.

Животный мир в палеозойской эре развивался чрезвычайно бурно и был представлен большим количеством разнообразных форм. Пышного расцвета достигает жизнь в морях. В *кембрийском периоде* уже существуют все основные типы животных, включая хордовых. Губки, кораллы, иглокожие, моллюски, громадные хищные ракоскорпионы — вот неполный перечень обитателей кембрийских морей.

В *ордовике* продолжается совершенствование и специализация основных типов. В геологических отложениях этого периода впервые обнаруживаются остатки животных, имевших внутренний осевой скелет, бесчелюстных позвоночных, отдаленными потомками которых являются современные миноги и миксины. Их жаберные дуги в ходе дальнейшей эволюции превратились в челюсти, усаженные зубами. Жаберная мускулатура преобразовалась в челюстную и подъязычную. Так, на основе существующих структур скелетных жаберных дуг, служивших опорой органов дыхания, возник ротовой аппарат хватательного типа. Крупный ароморфоз — появление хватательного ротового аппарата, позволяющего в качестве пищи использовать живую добычу, — вызвал перестройку всей организации позвоночных. Возможность выбирать пищу способствовала улучшению ориентации в пространстве путем совершенствования органов чувств. Первые челюстноротые не имели плавников и передвигались в воде путем змееподобных движений. Однако этот способ передвижения при необходимости поймать движущуюся добычу оказался малоэффективен. Поэтому для улучшения передвижения в воде имели значение кожные складки. В филогенезе определенные участки этой складки развиваются дальше и дают начало плавникам, парным и непарным.

С увеличением размеров складок потребовался скелет для их укрепления. Скелет парных боковых складок возник в виде ряда хрящевых (затем костных) лучей. Очень важно, что хрящевые лучи оказываются связанными между собой хрящевой пластинкой, тянущейся под кожей вдоль основания плавников. Эта пластинка дала начало поясу конечностей (рис. 22.2). Таким образом, участки боковых складок превратились в парные грудные и брюшные плавники, а средняя часть складки редуцировалась. Появление парных плавников — конечностей — следующий крупный ароморфоз в эволюции позвоночных. Итак, челюстноротые позвоночные приобрели хватательный ротовой

аппарат и конечности. В своей эволюции они разделились на хрящевых и костных рыб.

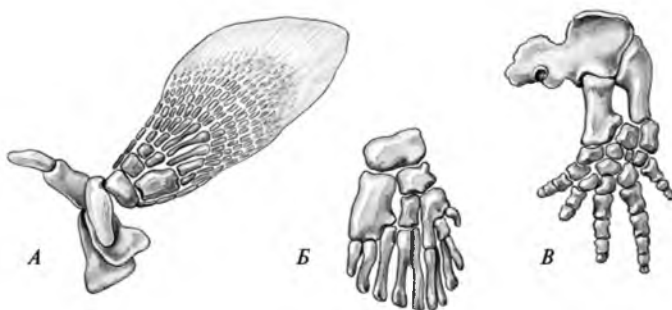


Рис. 22.2. Скелет плавника кистеперой рыбы и стегоцефала: *А* — плечевой пояс и плавник кистеперой рыбы; *Б* — внутренний скелет плавника; *В* — скелет передней конечности стегоцефала

В *силурийском периоде* на сушу вместе с первыми наземными растениями — риниофитами вышли первые дышащие воздухом животные — членистоногие (паукообразные). В водоемах продолжалось бурное развитие низших позвоночных. Предполагается, что позвоночные возникли в мелких пресноводных водоемах и лишь затем переселились в моря.

В *девоне* позвоночные представлены тремя группами: двоякодышащими, лучеперыми и кистеперыми рыбами.

В конце девона появились насекомые (кормовая база для будущих наземных позвоночных). Среди позвоночных кистеперые рыбы были типично водными животными, но могли дышать атмосферным воздухом с помощью примитивных легких, представлявших собой выпячивания стенки кишки. Чтобы понять дальнейшую эволюцию рыб, необходимо представить себе климатические условия в девонском периоде. Большая часть суши была безжизненной пустыней. По берегам пресноводных водоемов в густых зарослях растений обитали кольчатые черви, членистоногие. Климат сухой, с резкими колебаниями температуры в течение суток и по сезонам. Уровень воды в реках и водоемах часто менялся. Многие водоемы полностью высыхали летом, а зимой промерзали. Водная растительность гибла при пересыхании водоемов, накапливались и затем гнили растительные остатки. Все это создавало очень неблагоприятную среду для рыб. В этих условиях их могло спасти только дыхание атмосферным воздухом. Таким обра-

зом, возникновение легких можно рассматривать как идиоадаптацию к недостатку кислорода в воде. При пересыхании водоемов у животных были два пути спасения: зарывание в ил или миграция в поисках воды. По первому пути пошли двоякодышащие рыбы, строение которых почти не изменилось со времени девона и которые обитают сейчас в мелких пересыхающих водоемах Африки. Эти рыбы переживают засушливое время года, зарываясь в ил, и дышат атмосферным воздухом. Приспособиться к жизни на суше смогли только кистеперые рыбы. Их плавники имели вид лопастей, состоящих из отдельных костей с прикрепленными к ним мышцами.

Лучеперые же рыбы имели плавники, поддерживающиеся отдельными костными лучами. Они широко распространились не только в одной среде обитания и сейчас представляют самый большой по числу видов класс позвоночных.

С помощью плавников кистеперые рыбы — крупные животные от 1,5 до нескольких метров в длину (рис. 22.3) — могли ползать по дну. Эти рыбы имели две основные предпосылки для перехода в наземную среду обитания: мускулистые конечности и легкие. В конце девона кистеперые рыбы дали начало первым земноводным — стегоцефалам.

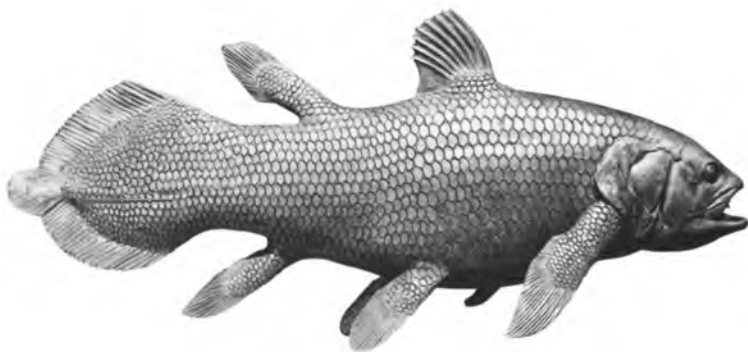


Рис. 22.3. Латимерия

Для приспособления к жизни на суше потребовалась коренная перестройка всей организации животных. Конечность из цельной упругой пластинки преобразуется в систему рычагов, соединенных суставами. Наибольшая нагрузка падает на пояс задних конечностей, который становится значительно более мощным. Конечности, особенно задние, удлинняются. Между позвонками развиваются суставы.

Появляются слезные железы, подвижные веки, мышцы, втягивающие глаза внутрь орбиты; все это защищает роговицу глаза от высыхания. Боковые сегменты мышц разделяются на большое число отдельных мышц, прикрепляющихся к разным частям скелета. Движение по суше связано с необходимостью увеличения подвижности головы, вследствие чего у наземных позвоночных череп обособляется от костей плечевого пояса. Большая подвижность конечностей сопровождается отделением мышц плечевого пояса от боковых мышц тела и сильным развитием брюшных мышц.

На протяжении *каменноугольного периода* стегоцефалы (рис. 22.4) жили, питались и размножались в воде. Они выползали на сушу, но не совершали сколько-нибудь значительных миграций. Стегоцефалы разделились (дивергировали) на большое число форм — от крупных рыбообразных хищников до мелких, питавшихся беспозвоночными. На суше у стегоцефалов не было врагов и имелся обильный корм — черви, членистоногие, достигавшие крупных размеров. Многие группы земноводных переходили к жизни на суше и возвращались в воду только для размножения.



Рис. 22.4. Стегоцефалы — первые четвероногие животные, выходившие на сушу в девоне

В *пермском периоде* происходило поднятие суши, а также иссушение и похолодание климата. Многие древние группы амфибий вымирают

как из-за ухудшения климатических условий, так и вследствие истребления подвижными хищными рептилиями. Еще в карбоне среди стегоцефалов выделилась группа, имевшая хорошо развитые конечности и подвижную систему двух первых позвонков. Представители группы размножались в воде, но уходили по суше дальше амфибий, питались наземными животными, а затем и растениями. Эта группа получила название котилозавров. В дальнейшем от них произошли рептилии и млекопитающие.

Рептилии приобрели свойства, позволившие им окончательно порвать связь с водной средой. Внутреннее оплодотворение и накопление желтка в яйцеклетке сделали возможным размножение на суше. Ороговение кожи и более сложное строение почки способствовали резкому уменьшению потерь воды организмом и широкому расселению. Грудная клетка обеспечила более эффективный тип дыхания — всасывающий. Отсутствие конкуренции вызвало широкое распространение рептилий по суше и возвращение части их (ихтиозавры) в водную среду.

Опорные точки

- В отложениях протерозойской эры находят представителей всех современных типов беспозвоночных животных.
- Палеозойская эра характеризуется появлением большинства представителей типа хордовых: рыб, амфибий, рептилий.
- На фоне возникновения новых видов происходило постоянное вымирание прежде существовавших форм.

Вопросы и задания для повторения

1. Опишите климатические условия периодов палеозойской эры.
2. Когда появились первые наземные растения?
3. В каком направлении шла эволюция растений на суше?
4. Охарактеризуйте эволюцию животных в палеозойскую эру.
5. Какие особенности строения позвоночных животных послужили предпосылками выхода их на сушу?

22.3. Развитие жизни в мезозойской эре

В начале следующей, мезозойской эры на Земле происходят горообразовательные процессы. Появляются Урал, Тянь-Шань, Алтай. На большей части земного шара устанавливается теплый климат, близ-

кий к современному тропическому. К концу мезозойской эры зона сухих климатических условий расширяется, сокращаются площади морей и океанов. В *триасе* вымирают гигантские папоротники, древовидные хвощи, плауны. Достигают расцвета голосеменные растения. В *юрском периоде* вымирают семенные папоротники и появляются первые покрытосеменные растения, постепенно распространившиеся на все материки. Это было обусловлено рядом преимуществ: покрытосеменные имеют сильно развитую проводящую систему, цветок привлекает насекомых-опылителей, что обеспечивает надежность перекрестного опыления, зародыш снабжается запасами пищи (благодаря двойному оплодотворению развивается триплоидный эндосперм) и защищен оболочками и т.д. В животном мире достигают расцвета насекомые и рептилии. Рептилии занимают господствующее положение и представлены большим числом весьма разнообразных форм (рис. 22.5).

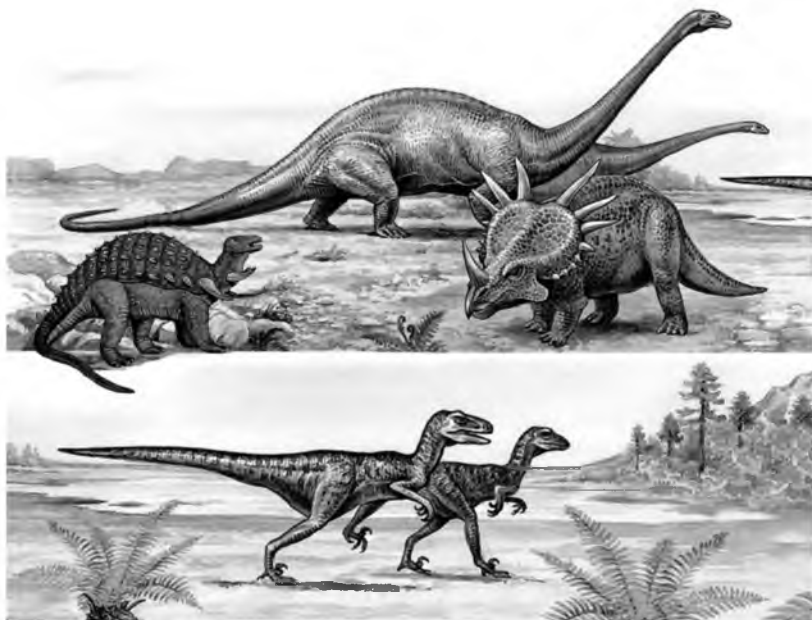


Рис. 22.5. Представители мезозойских рептилий

В *юрском периоде* появляются летающие ящеры и завоевывают воздушную среду. В *меловом периоде* специализация рептилий продолжается, они достигают громадных размеров. Масса некоторых из них (динозавров) достигала 50 т. Начинается параллельная эволюция цвет-

ковых растений и насекомых-опылителей. В конце мелового периода вновь происходят горообразовательные процессы. Возникают Альпы, Анды, Гималаи. Наступает похолодание, сокращается ареал околородной растительности. Вымирают растительоядные, за ними хищные динозавры. Крупные рептилии сохраняются лишь в тропическом поясе (крокодилы). Вследствие вымирания хищных рептилий наиболее приспособленными оказываются теплокровные животные — птицы и млекопитающие. В морях вымирают многие формы беспозвоночных и морские ящеры.

Птицы произошли от вполне сформированных рептилий — архозавров в меловом периоде мезозойской эры (рис. 22.6). Возникновение птиц сопровождалось появлением крупных ароморфозов в их строении: они утратили одну из двух дуг аорты и приобрели полную перегородку между правым и левым желудочками сердца. Полное разделение артериального и венозного кровотоков обусловило теплокровность птиц. В остальных чертах своей организации они сходны с пресмыкающимися, и их иногда называют «пернатыми рептилиями». Все особенности строения птиц — перьевой покров, преобразование передних конечностей в крылья, роговой клюв, воздушные мешки и двойное дыхание, укорочение задней кишки — являются приспособлениями к полету, т.е. идиоадаптациями.



Рис. 22.6. Археоптерикс; слева — его отпечаток

Возникновение млекопитающих связано с рядом крупных ароморфозов, развившихся у представителей одного из подклассов пресмыкающихся. К ароморфозам, определившим формирование млекопитающих как класса, относятся: образование волосяного покрова и четырехкамерного сердца, полное разделение артериального и венозного кровотоков, внутриутробное развитие потомства и вскармливание детенышей молоком. Вынашивание зародышей в теле матери и забота о потомстве резко повысили выживаемость млекопитающих. К ароморфозам следует отнести и развитие коры головного мозга, обусловившее преобладание условных рефлексов над безусловными и возможность приспособления к непостоянным условиям среды путем изменения поведения. Млекопитающие возникли в триасе, но не могли конкурировать с хищными динозаврами и на протяжении 100 млн лет занимали подчиненное положение.

Опорные точки

- Мезозойская эра характеризуется появлением теплокровных животных: птиц и млекопитающих.
- Первые млекопитающие в течение 100 млн лет занимали подчиненное положение.
- В конце мелового периода вымирают крупные рептилии.

Вопросы и задания для повторения

1. Охарактеризуйте климатические условия мезозоя.
2. Когда возникли цветковые растения?
3. Укажите эволюционные преимущества цветковых растений.
4. В каком периоде мезозойской эры и вследствие каких ароморфозов возникли млекопитающие?
5. Какие изменения в строении позвоночных животных произошли в процессе приспособления их к жизни на суше?
6. Почему земноводные каменноугольного периода достигли биологического процветания?
7. Какие ароморфозы привели к возникновению пресмыкающихся?
8. Как назывались первые наземные растения и какие отличительные особенности они имели?
9. Какие эволюционные преимущества дает переход растений к семенному размножению?

22.4. Развитие жизни в кайнозойской эре

В начале кайнозойской эры завершаются горообразовательные процессы, начавшиеся в конце мезозоя. Обособляются Средиземное,

Черное, Каспийское и Аральское моря. Устанавливается теплый равномерный климат. На севере преобладали хвойные, на юге — растительность теплого и умеренного климата. Вся Европа была покрыта лесами, состоящими из дуба, березы, сосны, каштана и др. В тропиках росли фикусы, лавровые, гвоздичные, эвкалипты и др. В четвертичном периоде кайнозойской эры (2—3 млн лет назад) наступило оледенение значительной части Земли. Ледяной покров доходил в среднем до 57° с.ш., достигая в отдельных районах 40° с.ш. Теплолюбивая растительность отступает на юг или вымирает, появляется холодоустойчивая травяная и кустарниковая растительность, на больших территориях леса сменяются степью, полупустыней и пустыней. Формируются современные растительные сообщества.

Развитие животного мира в кайнозойскую эру характеризуется дальнейшей дифференциацией насекомых, интенсивным видообразованием у птиц и чрезвычайно быстрым прогрессивным развитием млекопитающих.

Млекопитающие представлены тремя подклассами: Однопроходными (утконос и ехидна), Сумчатыми и Плацентарными. Однопроходные, или яйцекладущие, млекопитающие возникли независимо от других млекопитающих еще в *юрском периоде* от звероподобных рептилий. Сумчатые и плацентарные млекопитающие произошли от общего предка в *меловом периоде* и сосуществовали до наступления кайнозойской эры, когда произошел «взрыв» в эволюции плацентарных, в результате чего эти млекопитающие вытеснили сумчатых с большинства континентов.

Наиболее примитивными были насекомоядные млекопитающие, от которых произошли первые хищные и приматы. Древние хищные дали начало копытным. В палеогене млекопитающие начинают завоевывать море (китообразные, ластоногие и др.). К *концу неогена* встречаются уже все современные семейства млекопитающих. Одна из групп обезьян — австралопитеки — стала родоначальницей ветви, ведущей к роду Человек.

Оледенения четвертичного периода, достигшие максимального распространения около 250 тыс. лет назад, способствовали развитию холодоустойчивости фауны. На Северном Кавказе и в Крыму встречались мамонты, шерстистые носороги, северные олени, песцы, полярные куропатки. Образование больших масс льда вызывало понижение уровня Мирового океана. Это понижение в разные периоды составляло 85—120 м по сравнению с современным. В результате обнажались материковые отмели Северной Америки и Северной Евразии и появились сухопутные «мосты», соединявшие североамериканский

континент с евразийским (на месте нынешнего Берингова пролива), Британские острова с европейским материком и т.д. По таким «мостам» происходила миграция видов, приведшая к формированию современной нам фауны материков. Изменения климата в четвертичном периоде кайнозойской эры оказали влияние на эволюцию предков человека.

В завершение обобщим основные черты эволюционных преобразований растений и животных.

Эволюционное развитие растений включает следующие этапы.

1. Переход от гаплоидности к диплоидности. Диплоидность смягчает влияние неблагоприятных рецессивных мутаций на жизнеспособность и дает возможность накопить резерв наследственной изменчивости. Этот переход прослеживается при сопоставлении современных групп живых организмов. У многих водорослей все клетки, кроме зигот, гаплоидны. У более высокоорганизованных водорослей (бурых) наряду с гаплоидными существуют и диплоидные особи. У мхов преобладает гаплоидное поколение (взрослое растение) при сравнительно слабом развитии диплоидного (органов спороношения — например коробочки со спорами у кукушкина льна). Но уже у папоротников преобладает диплоидное поколение, а у голосеменных (сосны, ели и др.) и покрытосеменных (деревьев, кустарников, трав) растений самостоятельно существуют только диплоидные особи.

2. Утрата связи процесса полового размножения с водой, переход от наружного оплодотворения к внутреннему, возникновение двойного оплодотворения.

3. Разделение тела на органы (корень, стебель, лист), развитие проводящей системы, усложнение и совершенствование строения тканей.

4. Специализация опыления с помощью насекомых и распространение семян и плодов животными.

В эволюции животных основными событиями были следующие.

1. Возникновение многоклеточности и все большее расчленение всех систем органов.

2. Возникновение твердого скелета (наружного — у членистоногих и внутреннего — у позвоночных).

3. Развитие центральной нервной системы.

4. Развитие общественного поведения в разных группах высокоорганизованных животных. Накопление ряда крупных ароморфозов в процессе биологической эволюции привело к качественному скачку — социальной форме движения материи и возникновению человеческого общества.

Основные направления эволюции животных показаны на рис. 22.7.

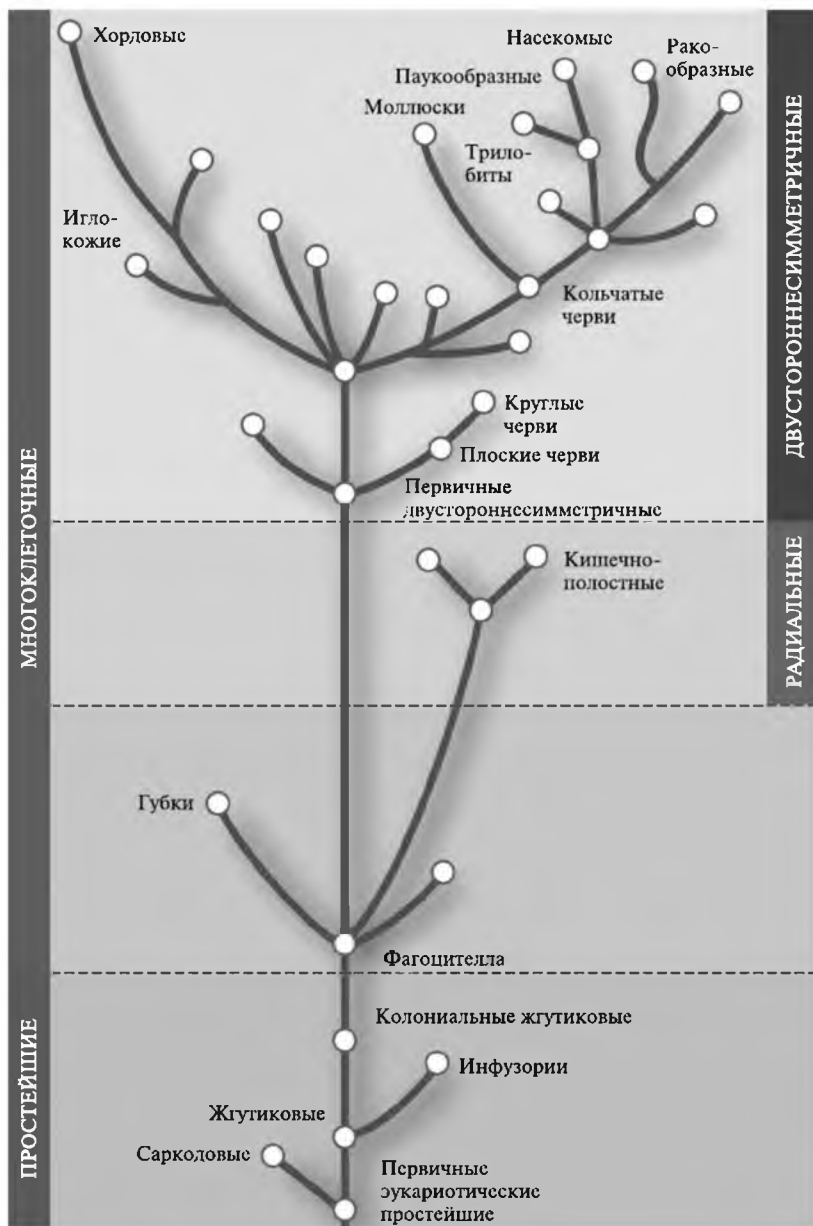


Рис. 22.7. Основные этапы эволюции животных

Опорные точки

- Формирование современных очертаний континентов, разделение отдельных частей суши приводило к изоляции групп живых организмов.
- Первые хищные и приматы произошли от примитивных насекомоядных млекопитающих.

Вопросы и задания для повторения

1. Охарактеризуйте эволюцию жизни в кайнозойскую эру.
2. Какое влияние оказывали обширные оледенения на развитие растений и животных в кайнозое?
3. Как вы можете объяснить сходство фауны и флоры Евразии и Северной Америки?
4. Охарактеризуйте основные направления эволюции растений на Земле.
5. Какое значение для развития живой природы имел переход живых организмов от гаплоидности к диплоидности?
6. На каких примерах можно наблюдать параллельное развитие животных и растений?
7. Почему именно палеонтология дает важнейшие доказательства процесса эволюции на нашей планете?
8. Каковы, по вашему мнению, причины возникновения и вымирания крупных систематических групп живых организмов в различные периоды истории Земли?
9. Какие условия внешней среды послужили причиной выхода позвоночных на сушу?
10. Как можно установить возраст ископаемых остатков растений и животных?
11. Повторите материал этой главы и выделите ароморфозные черты начальных этапов биологической эволюции.
12. Опишите главные направления развития флоры и фауны на Земле в различные периоды ее существования.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Общий план строения и сходства многих черт организации человека и животных, особенно млекопитающих, очень давно привлекал внимание людей. Попытки понять место человека в природе, объяснить его сходство с другими организмами, его своеобразие, причины разнообразия признаков человеческого типа во многих странах предпринимались в очень давние времена, возможно, одновременно с появлением научного знания вообще.

Зачатки эволюционных представлений о происхождении человека имеются уже в трудах античных философов.

В XVIII веке К. Линней помещает человека в отряд Приматов вместе с лемуром и обезьяной. Ламарк считал, что человек произошел от обезьяноподобных предков, перешедших от лазанья по деревьям к хождению по земле.

Крупнейшим событием в понимании истории человека как вида стала работа Дарвина «Происхождение человека и половой отбор». Эта работа великого английского ученого, так же как его произведение «Происхождение видов», нанесла сокрушительный удар по представлениям о человеке как продукте божественного творения. Закономерности же становления человека как социального существа вскрыли только основоположники исторического материализма.

Изучением происхождения и эволюции человека, процесса перехода от биологических закономерностей, которым подчинялось существование его животных предков, к закономерностям социальным, занимается отрасль естествознания — *антропология* (от греч. *anthropos* — человек). Рассмотрим сначала положение человека в системе животного мира.

23.1. Положение человека в системе животного мира

Биогенетический закон Геккеля—Мюллера гласит, что в эмбриональном развитии организма происходит краткое и быстрое повторение филогенетических стадий формирования вида, к которому данная особь относится. Таким образом, изучение стадий эмбриогенеза позволяет нам проследить историю возникновения и определить систематическое положение нашего вида.

В эмбриональном развитии человека есть черты, характерные для всех представителей типа *Хордовые*: это хорда, нервная трубка на спинной стороне зародыша, жаберные щели в глотке. Развитие позвоночного столба, наличие двух пар конечностей, местонахождение сердца на брюшной стороне тела определяют принадлежность человека к подтипу *Позвоночных*. Четырехкамерное сердце, сильно развитая кора головного мозга, теплокровность, млечные железы, волосы на поверхности тела, зубы трех видов (коренные, клыки, резцы) свидетельствуют о принадлежности человека к классу *Млекопитающих*.

Развитие плода в теле матери и питание его через плаценту характерно для подкласса *Плацентарных*. Такие признаки, как конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), ногти на пальцах, одна пара сосков млечных желез, хорошо развитые ключицы, замена молочных зубов на постоянные в процессе онтогенеза, рождение, как правило, одного детеныша определяют положение человека в отряде *Приматов*.

Более частные признаки — редукция хвостового отдела позвоночника, аппендикс, большое число извилин на полушариях головного мозга, четыре основные группы крови (*A*, *B*, *0*, *AB*), развитие мимической мускулатуры и ряд других — позволяют отнести человека к подотряду *Человекообразных обезьян*. Животное происхождение человека подтверждается целым рядом свойств, указывающих на то, что человек — результат длительной эволюции позвоночных.

В эмбриональном периоде развития у зародыша человека закладываются двухкамерное сердце, шесть пар жаберных дуг, хвостовая артерия — признаки *рыбообразных предков*. От *амфибий* человек унаследовал плавающие перепонки между пальцами, которые имеются у зародыша.

Слабая терморегуляция у новорожденных детей и детей до пяти лет указывает на происхождение от животных с непостоянной температурой тела. Головной мозг плода гладкий, без извилин, как у *низших млекопитающих* мезозойской эры.

У шестинедельного зародыша имеется несколько пар млечных желез. Закладывается также хвостовой отдел позвоночника, который затем редуцируется и превращается в копчик. Таким образом, основные черты строения и эмбрионального развития четко определяют положение вида *Человек разумный* в классе *Млекопитающих*, отряде *Приматов*, подотряде *Человекоподобных обезьян*. Вместе с тем человек имеет специфические, присущие только ему особенности: прямохождение, мощно развитую мускулатуру нижних конечностей, сводчатую стопу с сильно развитым первым пальцем, подвижную кисть руки, позвоночник с четырьмя изгибами, расположение таза под углом 60° к горизонтали, очень большой и объемистый мозг, крупные размеры мозгового и малые размеры лицевого черепа, бинокулярное зрение, ограниченную плодовитость, плечевой сустав, допускающий движения с размахом почти до 180° , и некоторые другие. Эти особенности строения и физиологии человека — результат эволюции его животных предков.

Опорные точки

- Наблюдения за эмбриональным развитием человека показывают его родство с примитивными хордовыми животными, рыбами, амфибиями.
- Сравнительно-анатомические исследования обнаруживают множество сходных черт у человека с другими представителями класса Млекопитающих.

Вопросы и задания для повторения

1. Назовите признаки человека, позволяющие отнести его к подтипу позвоночных животных.
2. Укажите признаки, определяющие положение человека в классе млекопитающих.
3. Какие признаки являются общими для человека и человекообразных обезьян?
4. Перечислите особенности строения, присущие только человеку.

23.2. Эволюция приматов

Около 60—80 млн лет назад появились приматы — небольшие животные, жившие на деревьях и питавшиеся растениями и насекомыми. Их челюсти и зубы были такими же, как у человекообразных обезьян

(проконсул — род ископаемых приматов, существовавший 17—21 млн лет назад в Африке). От них произошли *гиббоны*, *орангутаны* и вымершие впоследствии древесные обезьяны — *дриопитеки* (древесные обезьяны, жившие от 20 до 80 млн лет назад, от них произошли около 14 млн лет назад *рамапитеки*). Дриопитеки дали три ветви, которые привели к *шимпанзе*, *горилле* и *человеку* (рис. 23.1).

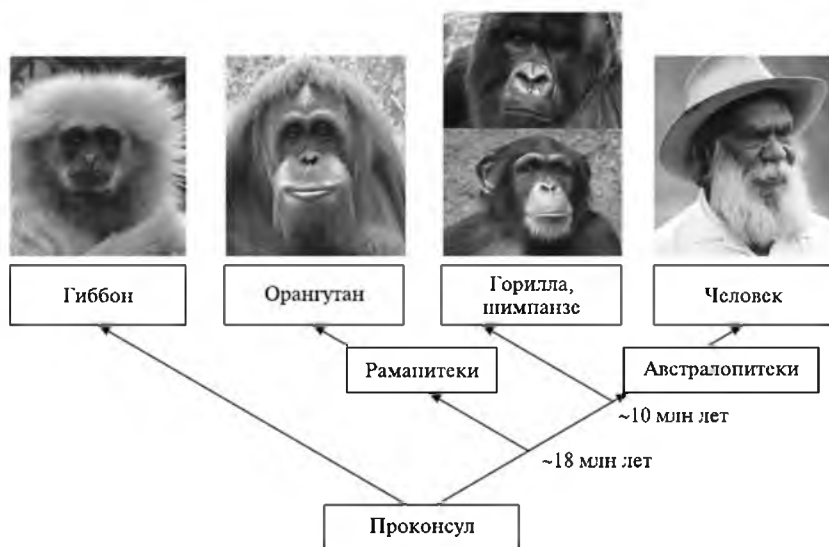


Рис. 23.1. Схема эволюции приматов

Достижения молекулярной генетики первого десятилетия XXI в. демонстрируют очень большое сходство геномов человека и человекообразных обезьян (шимпанзе). Оказалось, что отличия затрагивают не более 1% генома, а по остальным 99% наследственного материала шимпанзе и человек идентичны.

В чем же в таком случае причины различий обезьян и человека и каковы механизмы эволюции человека?

Сравнительный анализ последовательностей нуклеотидов в молекулах ДНК разных видов свидетельствует о том, что кардинальных различий в количественном, да и в качественном составе генов нет. Обращает на себя внимание лишь наличие небольшого количества точковых мутаций. Например, группа генов, отвечающих за развитие и функционирование головного мозга, свидетельствует о значительных различиях.

По сути отличия человека от шимпанзе обусловлены не столько различием наших генов и определяемых ими белков, сколько тем, что в процессе эволюции изменились время и место включения и выключения в работу генов.

Происхождение человека от обезьян, ведущих древесный образ жизни, предопределило особенности его строения, которые в свою очередь явились анатомической основой его способности к труду и дальнейшей социальной эволюции. Для животных, обитающих на ветвях деревьев, лазающих и прыгающих с помощью хватательных движений, необходимо соответствующее строение органов: в кисти первый палец противопоставлен остальным, развивается плечевой пояс, позволяющий совершать движения с размахом 180° , грудная клетка становится широкой и уплощенной в спинно-брюшном направлении. Отметим, что у наземных животных грудная клетка уплощена с боков, а конечности могут перемещаться только в переднезаднем направлении и почти не отводятся в сторону. Ключица сохраняется у приматов, рукокрылых (летучих мышей), но не развивается у быстро бегающих наземных животных.

Передвижение на деревьях в самых разных направлениях с меняющейся скоростью, непрерывно заново возникающим расстоянием, новой ориентировкой и новым прицелом перед прыжком привело к чрезвычайно высокому развитию двигательных отделов мозга. Необходимость точного определения расстояния при прыжках обусловило сближение глазниц в одной плоскости и появление бинокулярного зрения. В то же время жизнь на деревьях способствовала ограничению плодовитости. Уменьшение численности потомства компенсировалось тщательностью ухода за ним, а жизнь в стаде обеспечивала защиту от врагов.

Во второй половине палеогена в связи с начавшимися горообразовательными процессами наступило похолодание.

Тропические и субтропические леса отступили на юг, появились обширные открытые пространства. В конце палеогена ледники, сползавшие со Скандинавских гор, проникли далеко на юг. Обезьяны, не отступившие к экватору вместе с тропическими лесами и перешедшие к жизни на земле, должны были приспосабливаться к новым суровым условиям и вести тяжелую борьбу за существование.

Беззащитные против хищников, неспособные быстро бегать — настигать добычу или спастись от врагов, лишенные густой шерсти, помогающей сохранять тепло, они могли выжить только благодаря стадному образу жизни и использованию освободившихся от передви-

жения рук. Решающим шагом на пути от обезьяны к человеку явилось прямохождение. Одна из групп обезьян, обитавших 10—12 млн лет назад, дала начало ветви, ведущей к человеку.

Эти животные, ископаемые остатки которых найдены в Южной Африке, получившие название *австралопитеки* (от лат. *australis* — южный), жили стадами, имели массу 20—50 кг и рост 120—140 см. Они ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела. В отличие от всех обезьян строение зубной системы у них было сходно с человеческой. Масса мозга составляла 550 г, а руки были свободны. Для защиты и добывания пищи австралопитеки пользовались камнями, костями животных, т.е. имели хорошую двигательную координацию (рис. 23.2).

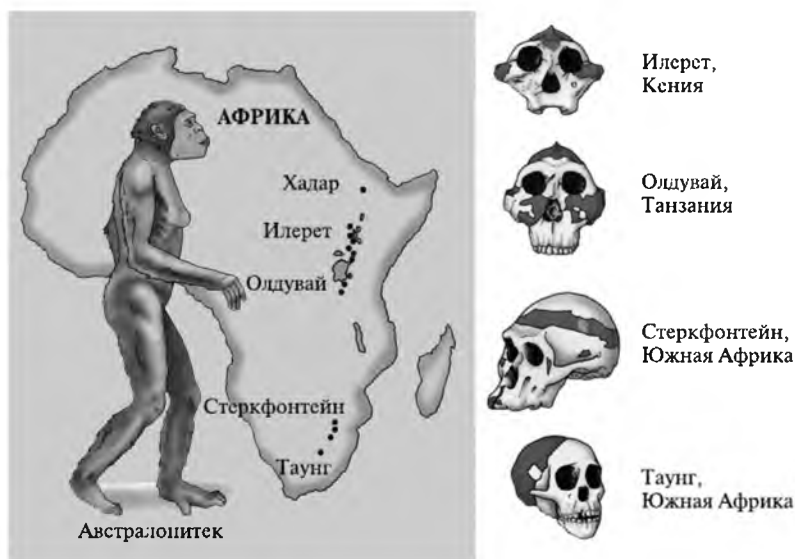


Рис. 23.2. Места основных находок останков австралопитеков в Африке

Около 2—3 млн лет назад жили существа, более близкие к человеку, чем австралопитеки. Они имели массу мозга до 650 г, умели обрабатывать гальку с целью изготовления орудий. Эти человекообразные обезьяны получили название *Человек умелый*. Эволюция австралопитеков шла в направлении прогрессивного развития прямохождения, способности к труду и совершенствования головного мозга. По-видимому, в это же время началось использование огня. Естественный отбор

сохранял признаки, содействовавшие развитию стадности, т.е. усилению общественного характера поисков добычи и защиты от хищных зверей, что в свою очередь влияло на совершенствование руки и на развитие высшей нервной деятельности (способности к обучению). Все эти особенности обеспечили победу обезьянолюдей в борьбе за существование и привели 1,5—2 млн лет назад к широкому расселению их по Африке, Средиземноморью, Южной, Центральной и Юго-Восточной Азии (см. табл. 23.1). Использование орудий, стадный образ жизни способствовали дальнейшему развитию мозга и возникновению речи.

Опорные точки

- Эволюция предков человека шла по пути увеличения объема мозга, совершенствования навыков к труду и развития внутригрупповых связей.
- Прямохождение явилось важным шагом на пути от обезьяны к человеку.

Вопросы и задания для повторения

1. От какой группы млекопитающих произошел отряд Приматов?
2. От каких обезьян возникла эволюционная ветвь, ведущая к человеку?
3. Покажите, как черты строения и образ жизни обезьяноподобных предков предопределили развитие признаков вида Человек разумный.

23.3. Стадии эволюции человека

Признаком, отделяющим человекообразных обезьян от людей, считается *масса мозга, равная 750 г*. Именно при такой массе мозга овладевает речью ребенок. Речь древних людей была очень примитивной, но она составляет качественное отличие высшей нервной деятельности человека от высшей нервной деятельности животных. В начале нашего века английские генетики обнаружили ген, действие которого непосредственно связано с членораздельной речью. Его мутация приводит людей к нарушениям артикуляции. Интересно, что этот ген отличается всего двумя однонуклеотидными заменами от такого же гена у шимпанзе. Таким образом появилась речь, и слово, обозначающее действия, трудовые операции, предметы, а затем и обобщенные понятия, стало важнейшим средством общения между людьми.

Речь способствовала более эффективному взаимодействию членов первобытного стада в трудовых процессах, передаче накопленного опыта от поколения к поколению, т.е. обучению. В борьбе за существование получили преимущество те первобытные стада древних людей, которые стали заботиться о стариках и поддерживать особей, ослабевших физически, но обладающих опытом и выделявшихся своими умственными способностями. Беспольные ранее старики, съедаемые соплеменниками при нехватке пищи, стали ценными членами общества как носители знания. Речь содействовала развитию процесса мышления, совершенствованию трудовых процессов, эволюции общественных отношений.

В процессе становления человека выделяют три стадии (табл. 23.1):

- 1) *древнейшие люди*;
- 2) *древние люди*;
- 3) *современные люди*.

Древнейшие люди. Считают, что древнейшие люди возникли около 1 млн лет назад. Известно несколько форм древнейших людей: *питекантроп*, *синантроп*, *гейдельбергский человек* и ряд других (рис. 23.3). Внешне они уже походили на современного человека, хотя отличались мощными надглазничными валиками, отсутствием подбородочного выступа, низким и покатым лбом. Масса мозга достигала 800—1000 г. Мозг имел более примитивное строение, чем у позднейших форм. Древнейшие люди успешно охотились на буйволов, носорогов, оленей, птиц. С помощью отесанных камней они разделяли туши убитых животных. Жили они в основном в пещерах и умели использовать огонь. Одновременно существовало довольно много форм древнейших людей, стоявших на разных ступенях развития и эволюционировавших в разных направлениях (в том числе в направлении гигантизма).

Наиболее перспективным направлением эволюции было дальнейшее увеличение объема головного мозга, развитие общественного образа жизни, совершенствование орудий труда, более широкое использование огня (не только для обогрева и отпугивания хищников, но и для приготовления пищи). Все другие формы, в том числе гиганты, быстро исчезли.

Древние люди (неандертальцы). К древним людям относят новую группу людей, появившихся около 200 тыс. лет назад. Они занимают промежуточное положение между древнейшими людьми и первыми современными людьми. *Неандертальцы* были очень неоднородной группой. Изучение многочисленных скелетов показало, что в эволюции неандертальцев при всем разнообразии строения можно выделить две линии.

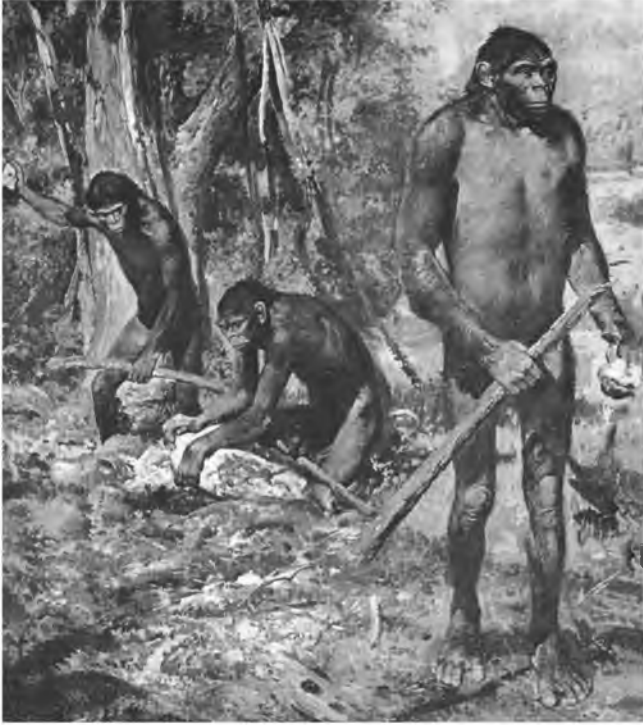


Рис. 23.3. Одна из форм древнейших людей — питекантроп, относимый к виду Человек выпрямленный (*Homo erectus*)

Одна линия шла в направлении мощного физического развития. Это были существа с низким скошенным лбом, низким затылком, сплошным надглазничным валиком, слабо развитым подбородочным выступом, крупными зубами. При сравнительно небольшом росте (155—165 см) они обладали чрезвычайно мощно развитой мускулатурой. Масса мозга достигала 1500 г. Полагают, что неандертальцы пользовались зачаточной членораздельной речью.

Другая группа неандертальцев, по-видимому, произошедшая от древнейших форм независимо от первой, характеризовалась более тонкими чертами — меньшими надбровными валиками, высоким лбом, более тонкими челюстями и более развитым подбородком. В общем физическом развитии они заметно уступали первой группе. Но взамен у них значительно увеличился объем лобных долей головного мозга. Эта группа неандертальцев боролась за существование

не путем усиления физического развития, а через развитие внутригрупповых связей при охоте, при защите от врагов, от неблагоприятных природных условий, т.е. через объединение сил отдельных особей. Этот эволюционный путь и привел к появлению 40—50 тыс. лет назад вида Человек разумный — *Homo sapiens*.

Некоторое время неандертальцы и первые современные люди сосуществовали, а затем, примерно 28 тыс. лет назад, неандертальцы были окончательно вытеснены первыми современными людьми — *кроманьонцами*.

Первые современные люди. Кроманьонцы были высокого роста — до 180 см, с высоким лбом, объем черепной коробки достигал 1600 см³. Сплошной надглазничный валик отсутствовал (рис. 23.4).



Рис. 23.4. Кроманьонец — представитель вида Человек разумный (*Homo sapiens*)

К настоящему времени хорошо изучены по крайней мере четыре гена, связанных с размером мозга у человека и других приматов. Мутации в этих генах у человека приводят к развитию тяжелого заболевания — микроцефалии (от лат. *micro* — малый и греч. *ancephalon* — мозг), сопровождающегося уменьшением объема головного мозга

более чем на 70%. Сравнительный генетический анализ геномов человека и человекообразных обезьян показал значительные изменения в группе этих генов на протяжении эволюции, в особенности бурными они оказались во время расхождения человека и обезьян.

Компьютерное сравнение геномов позволило выявить еще более двухсот регуляторных генов, обуславливающих включение и выключение расположенных рядом с ними вышеописанных генов.

Таким образом, несмотря на то что количество генов, определяющих развитие мозга, невелико, изменения в них могут значительно изменять человеческий мозг путем влияния на активность множества взаимодействующих генов.

Кроманьонцы владели членораздельной речью, о чем свидетельствует хорошо развитый подбородочный выступ. Хорошо развитый мозг, общественный характер труда привели к резкому уменьшению зависимости человека от внешней среды, к установлению контроля над некоторыми сторонами среды обитания, к появлению абстрактного мышления и попыткам отражения окружающей их действительности в художественных образах — наскальных рисунках, фигурках из кости и т.п.

Эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и приобрела социальный характер. Основные этапы становления человека изображены на схеме (рис. 23.5).

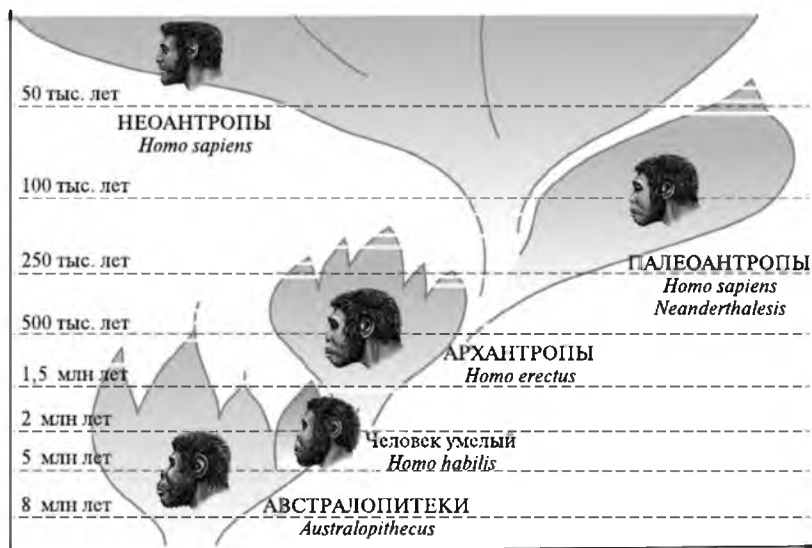


Рис. 23.5. Основные этапы становления человека

Роль труда в происхождении человека. Такие особенности человека, как высокоразвитая центральная нервная система и речь как средство общения людей, разделение функций верхних и нижних конечностей, неспециализированная рука, способная производить сотни разнообразных и тонких движений, создание общества взамен стада, явились результатом трудовой деятельности человека. На это качественное своеобразие эволюции человека указал Ф. Энгельс в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека». Подобные традиционные представления нашли подтверждение в молекулярно-генетических исследованиях генома человека. Одна из регуляторных областей генетического материала человека претерпела по сравнению с человекообразными обезьянами наибольшие изменения. Оказалось, что человеческая версия генов позволяет управлять активностью генов в запястье и большом пальце руки, а предковая форма регуляторных генов делать этого не может. Такой факт указывает на морфологические изменения руки человека, позволившие людям соблюдать точность и ловкость, необходимые для производства и использования тонких и сложных орудий труда.

Таблица 23.1

Основные стадии эволюции человека

Ископаемые предки человека	Где и когда жили	Внешний вид	Образ жизни	Орудия труда
Австралопитеки	Южная и Восточная Африка, Южная Азия, 5—3 млн лет назад	Масса до 50 кг, рост 120—140 см, объем черепа 500—600 см ³	Ходили на двух ногах, жили среди скал в открытых местах, употребляли мясную пищу. Стадность	Пользовались камнями, палками, костями животных
Человек умелый	Африка, Южная Азия, 3—2 млн лет назад	Масса до 50 кг, рост до 150 см, объем черепа 700 см ³	Кооперирование во время охоты и групповая защита	Изготовление примитивных орудий труда
Древнейшие люди (питекантропы, синантропы)	Африка, Средиземноморье, о. Ява, Средняя Азия, 2 млн — 200 тыс. лет назад	Рост около 160 см, объем мозга 900—1 000 см ³ , лоб низкий, челюсти массивные	Жили первобытными стадами в пещерах, поддерживали огонь, одевались в шкуры, имели зачатки речи	Изготавливали хорошо выделанные каменные орудия труда

Окончание

Ископаемые предки человека	Где и когда жили	Внешний вид	Образ жизни	Орудия труда
Древние люди (неандертальцы)	Африка, Средняя Азия, около 250—50 тыс. лет назад	Рост 155—165 см, объем мозга до 1 400 см ³ , лоб низкий, с надбровным валиком, подбородочный выступ развит слабо	Жили группами, пользовались огнем для приготовления пищи, одевались в шкуры. В общении употребляли жесты и примитивную речь. Появилось разделение труда	Изготавливали разнообразные орудия труда из камня и дерева
Первые современные люди (кроманьонцы)	Повсеместно, 50—40 тыс. лет назад	Рост до 180 см, объем мозга 1 600 см ³ , лоб высокий, без валика, нижняя челюсть с подбородочным выступом	Жили родовым обществом, строили жилища, украшали их рисунками. Изготавливали одежду из шкур, при общении пользовались речью, приручали животных, окультуривали растения. Перешли от биологической эволюции к социальной	Изготавливали сложные орудия труда и механизмы

23.4. Современный этап эволюции человека

Все современное человечество принадлежит к одному виду. Единство человечества вытекает из общности происхождения, сходства строения и плодовитости потомства, браков между представителями разных рас. Общий уровень физического и умственного развития одинаков у всех людей.

Внутри вида *Homo sapiens* выделяют три большие расы: *негроидную* (черную), *европеоидную* (белую), *монголоидную* (желтую). Каждая из них делится на малые расы (рис. 23.6).

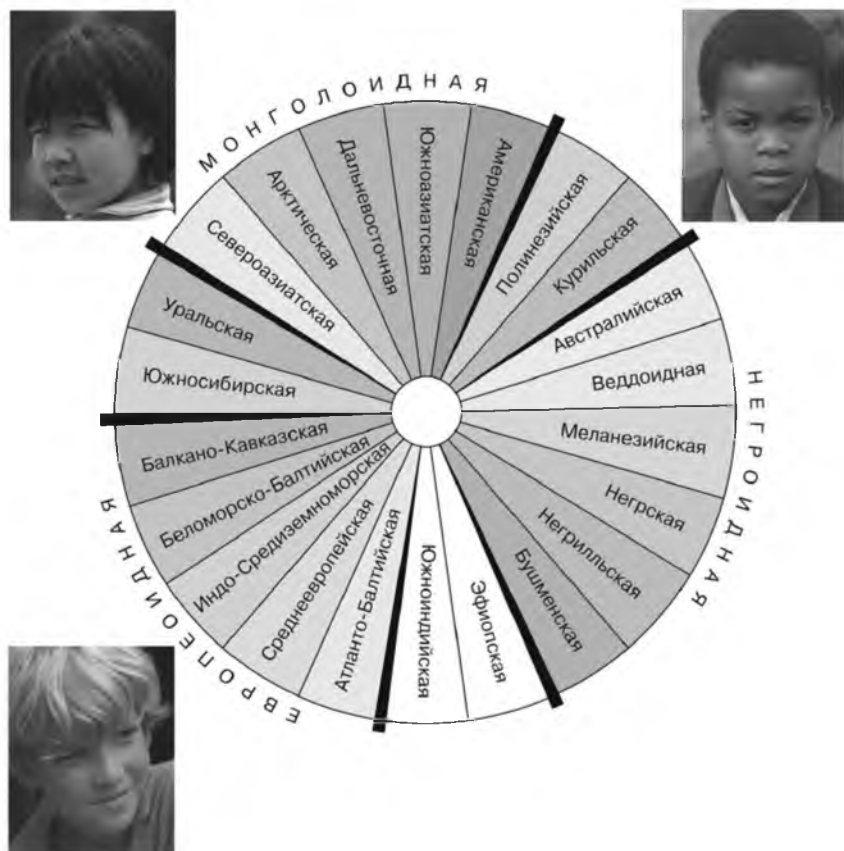


Рис. 23.6. Большие (европеоидная, монголоидная, негроидная) и малые расы человека

Различия между расами сводятся к особенностям цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т.д. Возникли эти различия в процессе приспособления человеческих популяций к местным природным условиям. Для современного этапа эволюции человека (последние 30—40 тыс. лет) характерно резкое снижение роли биологических факторов. Для эволюции животных решающее значение имеет изменение

условий обитания, к которым популяции и виды приспособляются путем естественного отбора.

Человеческие сообщества сами создают для себя среду обитания, освобождаясь тем самым от движущей формы естественного отбора.

Обратим внимание на то обстоятельство, что наиболее крупное оледенение четвертичного периода — 250 тыс. лет назад — совпало с решающим событием в биологической эволюции человека — возникновением сложных форм коллективной деятельности. В суровых условиях ледникового периода только такие формы деятельности и могли обеспечить выживание питекантропов и обусловить переход их к более высокому уровню развития — неандертальцам.

После возникновения современного человека (кроманьонца) климатические условия также подверглись достаточно резким колебаниям. Новое оледенение, кульминация которого приходится на период 17—16 тыс. лет назад, уже не повлияло на физический тип человека, так как человеческое общество к тому времени путем совершенствования коллективных форм деятельности и материальной культуры сумело противостоять неблагоприятным условиям среды.

Таким образом, ведущую роль в эволюции человечества стали играть социальные факторы, однако жизнедеятельность каждого отдельного человека подчинена биологическим законам. Сохраняет все свое значение и мутационный процесс как источник генотипической изменчивости. В известной мере действует стабилизирующая форма естественного отбора, устраняя резко выраженные отклонения от средней нормы. Примером действия стабилизирующего отбора служат повышенная смертность недоношенных детей вследствие снижения жизнеспособности, повышенная смертность мальчиков в первые годы после рождения вследствие фенотипического проявления неблагоприятных аллелей, локализованных в X-хромосоме. Благодаря существованию неблагоприятных аллелей, приводящих в гомозиготном состоянии к смерти до наступления репродуктивного возраста или препятствующих оставлению потомства, примерно половина зигот, образующихся в каждом поколении людей, не участвует в передаче генов следующему поколению и устраняется из генофонда вида. Около 20% людей вследствие физических особенностей, особенностей поведения, характера, состояния здоровья не вступают в брак. Если родители плодовиты, около 15% зачатых организмов гибнет до рождения, 5% — при рождении и непосредственно после рождения, 3% людей умирает, не достигнув половой зрелости. Эти цифры показывают, как велик «груз» вредных мутаций в генофонде человечества и сколь эф-

фективен стабилизирующий отбор, отметающий нежизнеспособные генотипы.

В наше время изоляция как эволюционный фактор утрачивает свое значение для человека. Исчезновение классовых, религиозных, расовых и других барьеров, повышение частоты смешанных браков усиливает генотипическое разнообразие человечества. В процессе социальной эволюции создаются все более благоприятные возможности для раскрытия индивидуальности каждого человека. Общественный характер труда позволил человеку выделиться из природы, создать для себя искусственную среду обитания.

Завершая изучение развития жизни на Земле, необходимо еще раз остановиться на главных вопросах этого явления. С позиций современной науки, в свете знания, накопленного многими поколениями ученых, эволюция жизни — это очевидный факт. Споры о том, есть эволюция или ее нет, кипевшие во времена Дарвина и даже в начале XX в., сейчас беспредметны. Преемственность признаков и постепенность их преобразования, например в ряду позвоночных (рыбы — амфибии — рептилии — млекопитающие — человек), уже служат убедительным доказательством развития групп живых организмов в сторону все более сложных форм существования живой материи.

Современные методы изучения природы, сравнительный анализ геномов большого числа видов дают все новые доказательства преемственности между низкоорганизованными и высокоорганизованными формами жизни. Так, установлено, что в геноме человека примерно 98,5% генов унаследованы от наших обезьяноподобных предков, 60—70% генов принадлежат примитивным насекомоядным млекопитающим, послужившим исходной группой для эволюции всех приматов. В генотипе человека есть также гены, переданные через длинный ряд промежуточных форм от рыбообразных предков и т.д. Эти современные данные убедительно подтверждают биогенетический закон, объяснявший ряд примитивных признаков в эмбриональном развитии высших форм их происхождением от низших.

Опорные точки

- В процессе эволюции человека выделяют древнейших людей, древних людей — неандертальцев и первых современных людей — кроманьонцев.
- Развитие человека сопровождалось увеличением объема головного мозга и, как следствие, совершенствованием трудовых навыков, появлением членораздельной речи и развитием коммуникаций в группах.

- Перестройка генома человека в процессе эволюции несет не столько количественные, сколько качественные изменения.
- Большую роль в эволюции человека играют регуляторные элементы генома, изменяющие время и место включения и выключения структурных генов.

Вопросы и задания для повторения

1. Охарактеризуйте прогрессивные черты в развитии древнейших людей.
2. Каковы генетические механизмы, обеспечивающие отличия людей от человекообразных обезьян?
3. Когда появились первые современные люди?
4. Что, с позиций современной генетики, привело к прогрессивному развитию мозга?
5. Охарактеризуйте современный этап эволюции человека.
6. Какая форма естественного отбора действует на человеческие сообщества?
7. Какие основные расы выделяют внутри вида *Homo sapiens*?
8. Какие признаки, развивающиеся у зародыша человека, указывают на его животное происхождение?
9. В каком направлении действовал естественный отбор в процессе эволюции человека?
10. Почему неандертальцы были вытеснены современными людьми — кроманьонцами?
11. Какие факторы, по мнению Ф. Энгельса, явились ведущими в эволюции первых современных людей?
12. В чем состоят принципиальные отличия генома человека и человекообразных обезьян?
13. Какие особенности в образе жизни древнейших людей свидетельствуют об их более высоком уровне развития по сравнению с древнейшими формами?
14. Как связано развитие мозга и совершенствование орудий труда?
15. Каким образом естественный отбор действует на регуляторные гены?
16. Какими современными методами можно определить возраст предковых форм человека?
17. Какие механизмы лежат в основе формирования человеческих рас?
18. На какие факты можно опереться, доказывая ложность теории расизма?
19. С позиций биогенетического закона докажите животное происхождение человека.
20. Поясните, что такое социальные отношения, и расскажите, как они складывались на разных этапах эволюции человека.

БИОСФЕРА, ЕЕ СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ

В процессе исторического развития жизни на нашей планете возникало и исчезало очень большое количество видов, относящихся ко всем царствам живой природы. В любой исторический момент, включая настоящее время, различные систематические группы растений, животных, грибов и микроорганизмов занимают определенное место — среду обитания, получившую название биосферы, т.е. сферы Земли, заселенной живыми организмами.

Понятие о биосфере впервые ввел в науку Ж.Б. Ламарк в 1803 г. для обозначения всей совокупности живых организмов, обитающих на земном шаре, однако, как и его эволюционная теория, представления ученого не нашли широкого признания. Лишь спустя более чем 70 лет, в 1875 г., этот термин воскресил знаменитый австрийский геолог Э. Зюсс. В биосфере живые организмы активно взаимодействуют друг с другом. Характер этих взаимодействий — предмет изучения экологии (от греч. *oikos* — дом и *logos* — наука) — науки, в основе которой лежат эволюционное учение и представления об историческом развитии живых организмов на Земле.

Эволюция биосферы обусловлена тесно связанными между собой тремя группами факторов: развитием нашей планеты как космического тела и протекающими в ее недрах химическими преобразованиями, биологической эволюцией живых организмов и развитием человеческого общества.

В начале прошлого века выдающийся ученый академик В.И. Вернадский разработал учение о биосфере — оболочке Земли, населенной живыми организмами. В.И. Вернадский распространил понятие биосферы не только на организмы, но и на среду их обитания. Выявив геологическую роль живых организмов, он показал, что их деятельность представляет собой важнейший фактор преобразования минеральных оболочек планеты: «На земной поверхности нет хими-

ческой силы более постоянно действующей, а поэтому более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом». Правильно поэтому называть биосферу оболочкой Земли, которая не только населена, но и преобразуется живыми существами.

24.1. Структура биосферы

Биосфера включает: *живое вещество*, образованное совокупностью организмов; *биогенное вещество*, которое создается в процессе жизнедеятельности организмов (газы атмосферы, каменный уголь, нефть, известняки и др.); *косное вещество*, которое формируется без участия живых организмов; *биокосное вещество*, представляющее собой совместный результат жизнедеятельности организмов и небиологических процессов (например, почвы).

24.1.1. Косное вещество биосферы

Границы биосферы (рис. 24.1) определяются факторами земной среды, которые делают невозможным существование живых организмов. Верхняя граница проходит примерно на высоте 20 км от поверхности планеты и отграничена слоем озона, который задерживает губительную для жизни коротковолновую часть ультрафиолетового излучения Солнца.

Таким образом, живые организмы могут существовать в тропосфере и нижних слоях стратосферы. В гидросфере земной коры организмы проникают на всю глубину Мирового океана — до 10—11 км. В литосфере жизнь встречается на глубине до 3,5—7,5 км, что обусловлено температурой земных недр и уровнем проникновения воды в жидком состоянии.

Атмосфера. Газовая оболочка состоит в основном из *азота* и *кислорода* (21%). В небольших количествах в ней содержится диоксид углерода (0,03%) и озон. Состояние атмосферы оказывает большое влияние на физические, химические и биологические процессы на поверхности Земли и в водной среде. Для биологических процессов наибольшее значение имеют: кислород, используемый для дыхания и минерализации мертвого органического вещества, диоксид углерода, участвующий в фотосинтезе, и озон, экранирующий земную поверхность от жесткого ультрафиолетового излучения. Азот, диоксид углерода, пары воды образовались в значительной мере благодаря вулканической деятельности, а кислород биогенным путем — в результате фотосинтеза.

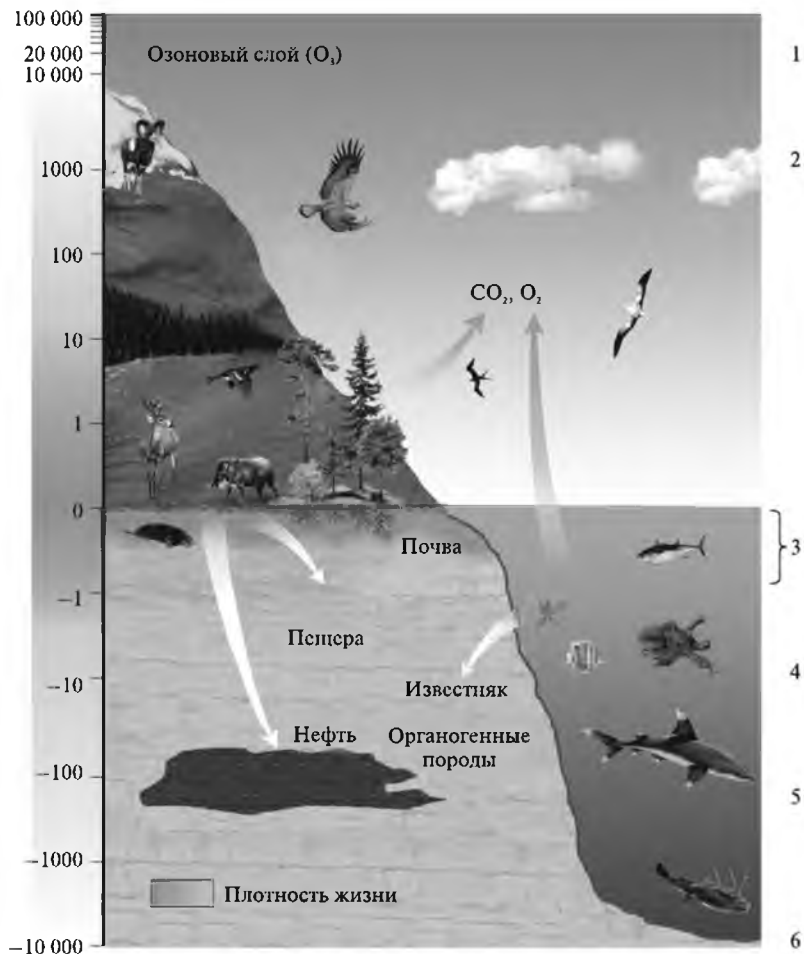


Рис. 24.1. Распространение организмов в биосфере: 1 — уровень озонового слоя, задерживающего жесткое ультрафиолетовое излучение; 2 — граница снегов; 3 — почва; 4 — животные, обитающие в пещерах; 5 — бактерии в нефтяных скважинах; 6 — придонные организмы

Гидросфера. Вода — важный компонент биосферы и один из необходимых факторов существования живых организмов. Основная ее часть (95%) находится в Мировом океане, который занимает около 70% поверхности земного шара и содержит 1300 млн/км³. Поверхностные воды (озера, реки) включают всего 0,182 млн/км³, а количество воды

в живых организмах составляет всего $0,001$ млн/км³. Значительные запасы воды (24 млн/км³) содержат ледники. Большое значение имеют газы, растворенные в воде: кислород и диоксид углерода. Их количество широко варьирует в зависимости от температуры и присутствия живых организмов. Диоксида углерода, содержащегося в воде, в 60 раз больше, чем в атмосфере. Гидросфера формировалась с развитием литосферы, которая в течение геологической истории Земли выделяла большое количество водяного пара.

Литосфера. Основная масса организмов, обитающих в пределах литосферы, находится в почвенном слое, глубина которого не превышает нескольких метров. Почва включает минеральные вещества, образующиеся при разрушении горных пород, и органические вещества — продукты жизнедеятельности организмов.

24.1.2. Живые организмы (живое вещество)

Хотя границы биосферы достаточно широки, живые организмы в их пределах распределены очень неравномерно. На большой высоте и в глубинах гидросферы и литосферы организмы встречаются относительно редко. Жизнь сосредоточена главным образом на поверхности Земли, в почве и в приповерхностном слое океана.

Общую массу живых организмов оценивают в $2,43 \times 10^{12}$ т. Биомасса организмов, обитающих на суше, на $92,2\%$ представлена зелеными растениями и $0,8\%$ — животными и микроорганизмами. Напротив, в океане на долю растений приходится $6,3\%$, а на долю животных и микроорганизмов $93,7\%$ всей биомассы. Жизнь сосредоточена главным образом на суше. Суммарная биомасса океана составляет всего $0,03 \times 10^{12}$ т, или $0,13\%$ биомассы всех существ, обитающих на Земле.

В распределении живых организмов по видовому составу наблюдается важная закономерность. Из общего числа видов 21% приходится на растения, но их вклад в общую биомассу составляет 99% . Среди животных 96% видов — беспозвоночные и только 4% — позвоночные, из которых только десятая часть — млекопитающие. Таким образом, в количественном отношении преобладают формы, стоящие на относительно низком уровне эволюционного развития. Масса живого вещества составляет всего $0,01$ — $0,02\%$ от косного вещества биосферы, однако оно играет ведущую роль в геохимических процессах. Вещества и энергию, необходимую для обмена веществ, организмы черпают из окружающей среды. Огромные количества живой материи воссоздаются, преобразуются и разлагаются. Ежегодно благодаря жизнедеятельности растений и животных производится около 10%

биомассы. Чтобы представить масштабы геохимической деятельности организмов, приведем некоторые цифры.

Ежегодная продукция живого вещества в биосфере составляет 232,5 млрд т сухого органического вещества. За это же время в процесс фотосинтеза вовлекается 46 млрд т углерода. Для этого необходимо, чтобы 170×10^9 т диоксида углерода прореагировало с 68×10^9 т воды. В процесс жизнедеятельности ежегодно вовлекается 6×10^9 азота, 2×10^9 фосфора, а также калий, кальций, магний, сера, железо и другие элементы.

Деятельность живых организмов служит основой круговорота веществ в природе.

Опорные точки

- Биосфера Земли — оболочка планеты, заселенная живыми организмами.
- Границы биосферы пролегают непосредственно под озоновым экраном и в толще земной коры на глубине 3—7 км.
- В основном жизнь сконцентрирована на поверхности Земли и в приповерхностных водах мирового океана.
- Растения составляют основную часть биомассы планеты.

Вопросы и задания для повторения

1. Какова общая биомасса живого вещества на Земле?
2. Охарактеризуйте распределение живых организмов по суше.
3. Что означает понятие «видовой состав биосферы»?
4. Представители каких систематических групп животных преобладают на суше?
5. Какой вклад вносят позвоночные животные в биомассу океана?

24.2. Круговорот веществ в природе

Главная функция биосферы заключается в обеспечении круговорота химических элементов, который выражается в циркуляции веществ между атмосферой, почвой, гидросферой и живыми организмами.

Круговорот воды. Вода испаряется и воздушными течениями переносится на большие расстояния. Выпадая на поверхность суши в виде осадков, она способствует разрушению горных пород, делает их недоступными для растений и микроорганизмов, размывает верхний почвенный слой и уходит вместе с растворенными в ней химическими соединениями и взвешенными органическими частицами в моря

и океаны (рис. 24.2). Циркуляция воды между океаном и сушей представляет собой важнейшее звено в поддержании жизни на Земле. Благодаря этому процессу происходит постепенное разрушение литосферы, компоненты которой переносятся в моря и океаны.

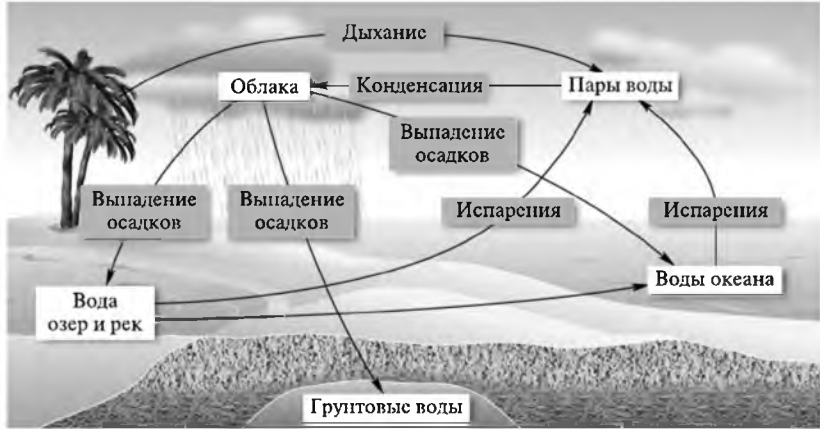


Рис. 24.2. Схема круговорота воды в биосфере

Круговорот углерода. Углерод входит в состав разнообразных органических веществ, из которых состоит все живое. В процессе фотосинтеза зеленые растения используют углерод диоксида углерода и водород воды для синтеза органических соединений, а освободившийся кислород поступает в атмосферу. Им дышат различные животные и растения, а конечный продукт дыхания — CO_2 выделяется в атмосферу (рис. 24.3).

Круговорот азота. Атмосферный азот включается в круговорот благодаря деятельности азотфиксирующих бактерий и водорослей, синтезирующих нитраты, пригодные для использования растениями (рис. 24.4). Часть азота фиксируется в результате образования оксидов во время электрических разрядов в атмосфере. Соединения азота из почвы поступают в растения и используются для построения белков. После отмирания живых организмов *гнилостные бактерии* разлагают органические остатки до аммиака. *Хемосинтезирующие бактерии* превращают аммиак в азотистую, затем в азотную кислоту. Некоторое количество азота благодаря деятельности *денитрифицирующих бактерий* поступает в воздух. Часть азота оседает в глубоководных отложениях и на длительный срок выключается из круговорота; эта потеря компенсируется поступлением азота в воздух с вулканическими газами.



Рис. 24.3. Схема круговорота углерода в биосфере

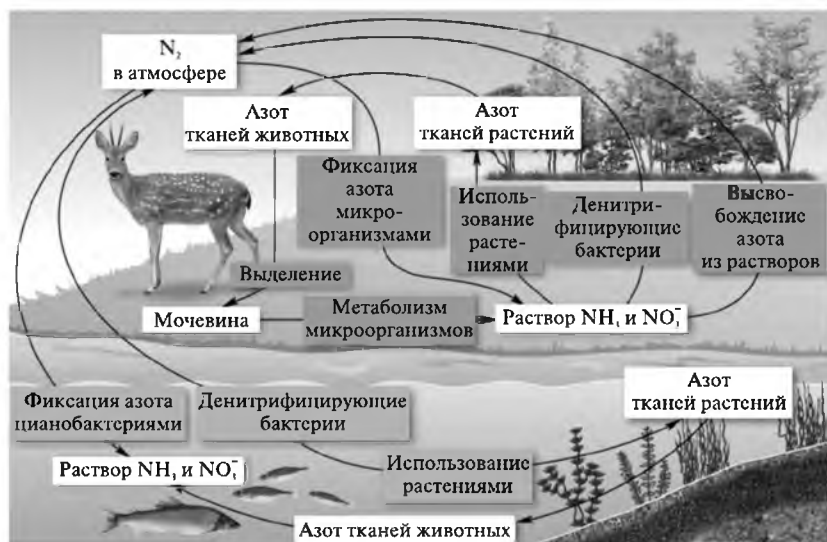


Рис. 24.4. Схема круговорота азота в биосфере

Круговорот серы. Сера входит в состав ряда аминокислот и также представляет собой жизненно важный элемент. Находящиеся глубоко

в почве и в морских осадочных породах соединения серы с металлами — сульфиды — переводятся микроорганизмами в доступную форму — сульфаты, которые и поглощаются растениями. С помощью бактерий осуществляются отдельные реакции окисления-восстановления. Глубоко залегающие сульфаты восстанавливаются до H_2S , который поднимается вверх и окисляется аэробными бактериями до сульфатов. Разложение трупов животных или остатков растений обеспечивает возврат серы в круговорот. В результате деятельности человека движение многих веществ резко ускоряется, при этом в одних местах возникает недостаток, а в других — избыток каких-то веществ. Примером служит повышенный выброс SO_2 в атмосферу при сжигании топлива. В окрестностях медеплавильных заводов избыток SO_2 в воздухе вызывает гибель растительности вследствие нарушения процесса фотосинтеза.

Круговорот фосфора. Фосфор сосредоточен в отложениях, образовавшихся в прошлые геологические эпохи (рис. 24.5). Постепенно он вымывается из них и попадает в экосистемы или вносится на поля как удобрение. Растения используют только часть этого фосфора; много его уносится реками в моря и снова отлагается в осадках. Вместе с выловом рыбы, содержащей этот элемент, на сушу возвращается примерно 60 тыс. т элементарного фосфора, добывается же ежегодно 1—2 млн т фосфорсодержащих пород. Хотя запасы фосфорсодержащих пород велики, в будущем придется предпринимать специальные меры для возвращения фосфора в круговорот веществ.

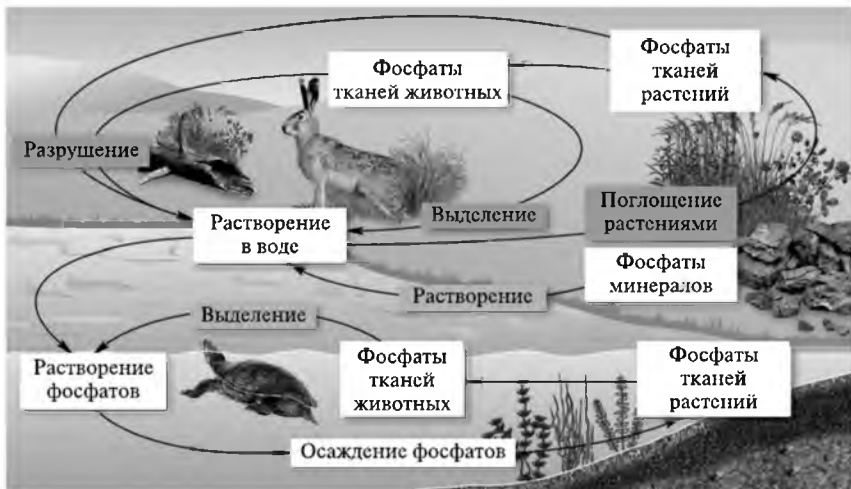


Рис. 24.5. Схема круговорота фосфора в биосфере

Опорные точки

- Циркуляция воды между океаном и сушей представляет собой важнейшее звено в поддержании жизни на Земле.
- Углерод входит в состав разнообразных органических веществ, из которых состоит все живое.
- Атмосферный азот включается в круговорот благодаря деятельности азотфиксирующих бактерий и водорослей, синтезирующих нитраты, пригодные для использования растениями.
- Сера входит в состав ряда аминокислот и представляет собой жизненно важный элемент.

Вопросы и задания для повторения

1. В чем заключается главная функция биосферы?
2. Расскажите о круговороте воды в природе.
3. Какие организмы поглощают диоксид углерода из атмосферы?
4. Каким путем связанный углерод вновь возвращается в атмосферу?
5. Опишите круговорот азота в природе.
6. Какую роль играют микроорганизмы в круговороте серы?
7. Как деятельность человека влияет на круговорот серы, фосфора?
8. Каким образом формируется биокосное вещество биосферы?
9. Как скоро образуются скопления биокосного вещества?
10. В чем заключается влияние изменений компонентов атмосферы, литосферы и гидросферы на гомеостаз биосферы в целом?
11. В чем заключается геохимическая роль живых организмов? Приведите примеры.
12. Как и почему изменяется плотность жизни в различных частях биосферы?
13. Охарактеризуйте верхние и нижние пределы распространения жизни в биосфере.
14. Каким образом живые организмы влияют на круговорот воды и других веществ и элементов?
15. В чем заключается влияние человеческой деятельности на глобальные круговороты веществ в биосфере? Проиллюстрируйте ответ примерами.
16. Насколько, по вашему мнению, велика опасность антропогенного воздействия на биосферу?
17. Как вы думаете, в чем заключается необходимость знаний особенностей и закономерностей биогенной миграции атомов?
18. Повторите материал настоящей главы и четко сформулируйте основные понятия.

ЖИЗНЬ В СООБЩЕСТВАХ. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Все живые организмы, населяющие нашу планету, существуют не сами по себе, они зависят друг от друга и от окружающей среды и испытывают на себе ее воздействия. Этот точно согласованный комплекс множества факторов окружающей среды и приспособления к ним живых организмов обуславливает возможность существования разнообразных форм организмов самого различного образа жизни.

Взаимосвязи и закономерности сосуществования живых организмов в природе; организацию и функционирование популяций, биоценозов, биogeоценозов и биосферы в целом; законы «здорового» состояния как нормы и основы существования жизни изучает экология. Знание истории образования, структуры сообществ живых организмов и тех факторов окружающей среды, которые оказывают воздействия на них, позволит сохранить необходимую для жизни человека среду и разумно использовать природные ресурсы.

25.1. История формирования сообществ живых организмов

Вся суша подразделяется на крупные области, называемые материками, или континентами: Евразию, Африку, Северную и Южную Америку, Австралию и Антарктиду. Растительный и животный мир континентов сильно различаются даже в сходных климатических зонах. Чем это объяснить? Известно несколько причин, обуславливающих несходство живого мира в тех или иных местах земного шара.

Первая из них — геологическая история материков (рис. 25.1). Сотни миллионов лет назад континентов не было и суша представляла собой монолитный массив — Пангею. Около 200 млн лет тому назад, в триасовом периоде мезозойской эры, единый суперматерик раскололся на две крупные части: Лавразию и Гондвану. Последняя двинулась на юг; она включала будущие Антарктиду, Австралию, Индию, Африку и Южную Америку, которые обособились впоследствии в отдельные континенты вследствие продолжавшихся разломов и подвижек земной коры (см. рис. 25.1). Европа и Северная Америка долго еще составляли единый материк. Такое расположение континентов сложилось к началу кайнозойской эры, т.е. ко времени около 65 млн лет назад.

Разделение материков не могло не отразиться на эволюции растений и животных. Например, Австралия обособилась еще до появления плацентарных млекопитающих и в результате этого сохранила до наших дней яйцекладущих и сумчатых животных, которые на других материках были вытеснены более совершенными высшими зверями. В Новой Зеландии обитает до сих пор представитель давно вымершего отряда первоящеров — гаттерия. Южная Америка сравнительно недавно соединилась с Северной Панамским перешейком, и ее животный мир представлен броненосцами, муравьедами, ленивцами, тапирами и другими формами, которых нет ни в Северной Америке, ни в Евразии. В то же время фауна и флора Евразии и Северной Америки очень сходны вследствие того, что Берингов пролив на месте перешейка, соединявшего длительное время материки, возник в период формирования современных сообществ. Второй фактор — изоляция. В наиболее яркой форме она характерна для островных популяций. Острова заселяются видами, способными преодолевать морские просторы и зачастую попадающими туда случайно. Поэтому видовой состав обитателей островов значительно беднее, чем на континентах в тех же широтах. Кроме этого, изоляция влияет на формирование сообществ живых организмов и на материках. Здесь в качестве ограничивающих перемещение отдельных особей и их групп факторов выступают различные географические препятствия: реки, горы, пустыни, болота и т.д. Имеет значение и индивидуальная подвижность организмов.

Третий фактор — различие климатических условий в широтном направлении. От полюсов к экватору увеличивается количество солнечной энергии, падающей на единицу земной поверхности. В зависимости от этого, т.е. от температурного режима, формируются специфические сообщества растений и животных.

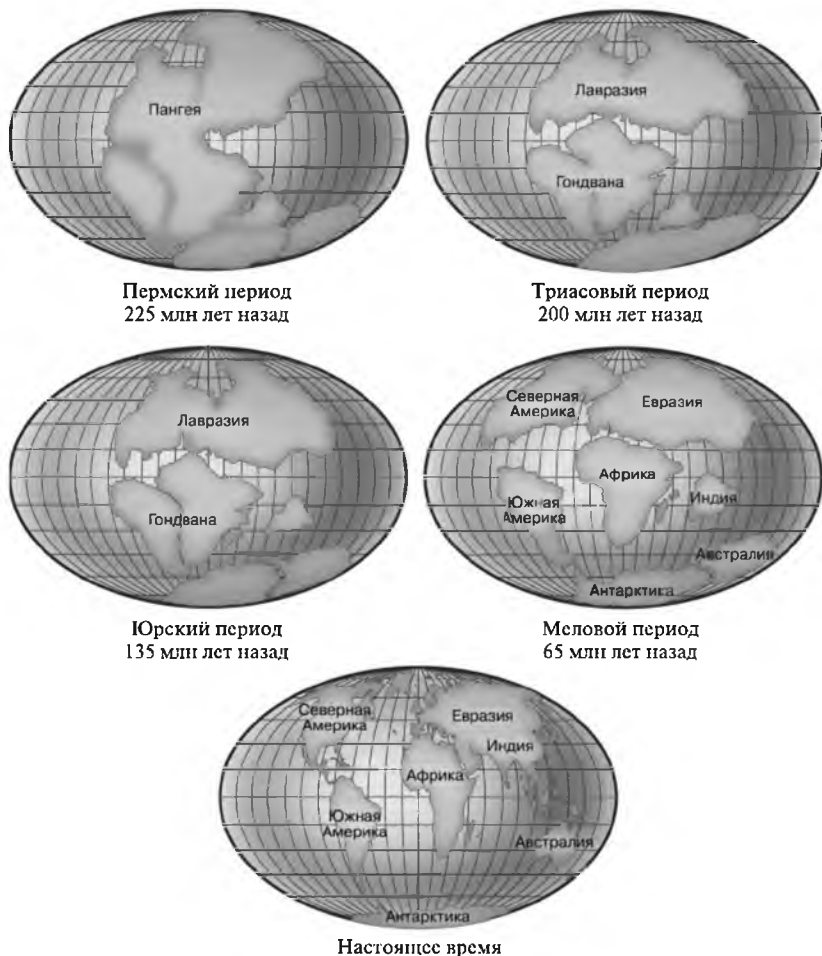


Рис. 25.1. Геологическая история материков

Опорные точки

- В результате подвижек и разломов коры земного шара на протяжении более чем 100 млн лет происходило формирование отдельных континентов из единого массива — Пангеи.
- Изолированные на континентах животные и растения развивались независимо от фауны и флоры других областей суши.
- Формирование сообществ происходило в различных климатических поясах и в условиях изоляции.

- В зависимости от климатических условий формируются те или иные биомы, представленные многочисленными видами живых организмов.
- На разных континентах в силу ряда обстоятельств (климата, изоляции живых организмов) образовались крупные биогеографические области, характеризующиеся различными биомами.
- Одинаковые биомы разных биогеографических областей во многом сходны.

Вопросы и задания для повторения

1. Каковы геологическая история материков и ее последствия для эволюции растений и животных?
2. В чем проявляется значение климатических условий обитания в формировании сообществ живых организмов?
3. Как сказывается изоляция на формировании сообществ живых организмов?
4. В чем вы видите причины сходства фауны и флоры Евразии и Северной Америки? Южной Америки и Африки?
5. Чем можно объяснить различия растительного и животного мира разных континентов?
6. Каковы причины выделения отдельных биогеографических областей на Земле?
7. Охарактеризуйте основные биомы суши различных биогеографических областей.
8. Как вы думаете, каким образом сложилась бы судьба яйцекладущих и сумчатых млекопитающих, если бы Австралия и прилежащие к ней острова обособились от Гондваны в более позднее время?
9. Можно ли, по вашему мнению, на основе знания генетического родства форм, свойственных тому или иному сообществу в разных регионах земного шара, определить происхождение биома?

25.2. Взаимоотношения организма и среды

Живые организмы находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и с факторами неживой природы. Видовой состав данной местности определяется историческими и климатическими условиями, а взаимоотношения организмов друг с другом и с окружающей средой — характером их питания.

Основные взаимоотношения между организмами — пищевые. По типу питания все живые существа объединяют в две группы: автотрофы (от греч. *autos* — сам и *trophe* — пища, питание), использующие

в качестве пищи неорганические соединения, и гетеротрофы (от греч. *heteros* — иной, другой и *trophe* — пища), нуждающиеся в пище органического происхождения. Автотрофы — это зеленые растения и некоторые виды бактерий, гетеротрофы — большинство бактерий, грибы и все животные.

Всю полноту взаимодействий и взаимозависимости живых существ и элементов неживой природы отражает учение о биогеоценозах, разработанное академиком В.Н. Сукачевым. Он выявил причинные связи между факторами среды, структурой природных группировок и их биологической продуктивностью.

25.2.1. Естественные сообщества живых организмов. Биогеоценозы

Биогеоценоз — это устойчивое сообщество растений, животных и микроорганизмов, находящихся в постоянном взаимодействии с компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы. В это сообщество поступают энергия Солнца, минеральные вещества почвы и газы атмосферы, вода, а выделяются из него теплота, кислород, диоксид углерода, продукты жизнедеятельности организмов. Основные функции биогеоценоза — аккумуляция и перераспределение энергии и круговорот веществ. Биогеоценоз — целостная саморегулирующаяся и самоподдерживающаяся система. Он включает следующие обязательные компоненты: неорганические (углерод, азот, диоксид углерода, вода, минеральные соли) и органические вещества (белки, углеводы, липиды и др.); автотрофные организмы — продуценты органических веществ; гетеротрофные организмы — потребители готовых органических веществ — консументы растительного (потребители первого порядка) и животного (потребители второго и следующих порядков) происхождения (рис. 25.2). К гетеротрофным организмам относятся разрушители — редуценты, или деструкторы, которые разлагают остатки мертвых растений и животных, превращая их в простые минеральные соединения.

Говоря о биоценозах, рассматривают только взаимосвязанные живые организмы, обитающие в данной местности. Биоценозы характеризуются видовым разнообразием, т.е. числом видов живых организмов, образующих его; плотностью популяций, т.е. числом особей данного вида, отнесенным к единице площади или к единице объема (для водных и почвенных организмов); биомассой — общим количеством живого органического вещества, выраженным в единицах массы.

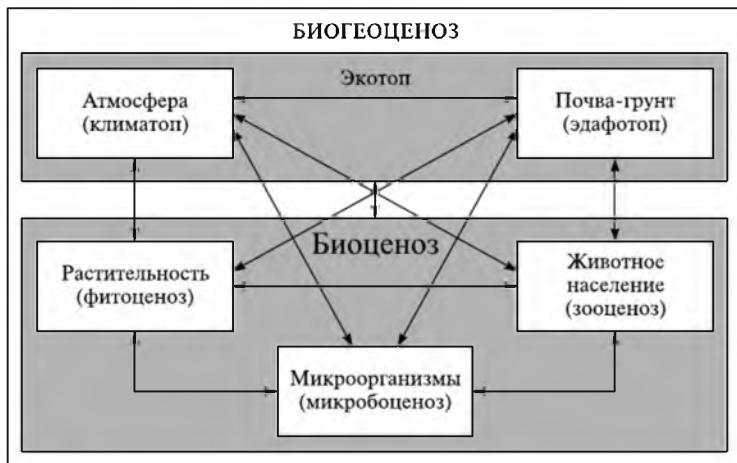


Рис. 25.2. Структура биogeоценоза и схема взаимодействия между его компонентами

Биомасса образуется в результате связывания солнечной энергии. Эффективность, с которой растения используют солнечную энергию, в разных биоценозах неодинакова. Суммарную продукцию фотосинтеза называют первичной продукцией. Растительная биомасса используется потребителями первого порядка — растительноядными животными — в качестве источника энергии и материала для создания своей биомассы; причем используется чрезвычайно избирательно, что понижает интенсивность межвидовой борьбы за существование и способствует сохранению природных ресурсов. Растительноядные животные в свою очередь служат источником энергии и органического материала для потребителей второго порядка — хищников и т.д. На рисунке 25.3 приведены сравнительные данные по продуктивности различных биogeоценозов. Наибольшее количество биомассы образуется в тропиках и в умеренной зоне, очень мало — в тундре и океане.

Организмы, входящие в состав биogeоценозов, испытывают влияние неживой природы — абиотических факторов, а также со стороны живой природы — биотических воздействий.

Опорные точки

- Биоценозы представляют собой целостные, саморегулирующиеся биологические системы, в состав которых входят живые организмы, обитающие на одной территории.
- Энергия солнечного света ассимилируется растениями, которые впоследствии используются животными в качестве пищи.

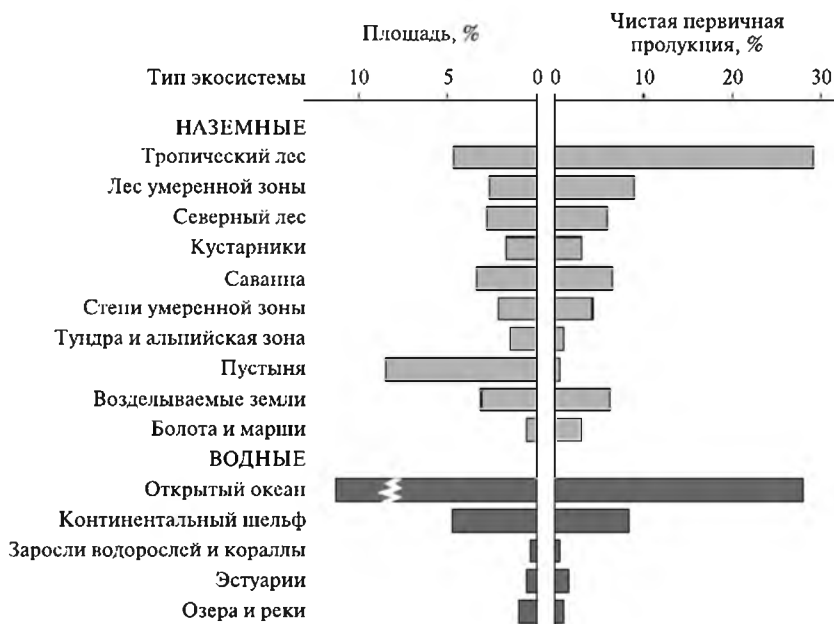


Рис. 25.3. Площадь поверхности и годовая продукция основных экосистем

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое биогеоценозы?
2. Какие компоненты включает биогеоценоз?
3. Охарактеризуйте понятие «биомасса».
4. Сравните количество биомассы, образующейся в разных климатических зонах.
5. Влияние каких факторов испытывают на себе организмы, составляющие биоценоз?

25.2.2. Абиотические факторы среды

Воздействие факторов среды на живые организмы в отдельности и сообщества в целом многогранно. При оценке влияния того или иного фактора среды важным оказывается характеристика интенсивности его действия на живую материю: в благоприятных условиях говорят об оптимальном, а при избытке или недостатке — ограничивающем факторе.

Температура. Большинство видов приспособлено к довольно узкому диапазону температур. Некоторые организмы, особенно в стадии покоя, способны существовать при очень низких температурах. Например, споры микроорганизмов выдерживают охлаждение до -200°C . Отдельные виды бактерий и водорослей могут жить и размножаться в горячих источниках при температуре от $+80$ до -88°C . Диапазон колебаний температуры в воде значительно меньше, чем на суше, соответственно и пределы устойчивости к колебаниям температуры у водных организмов уже, чем у наземных. Однако и для водных и для наземных обитателей оптимальной является температура в пределах от $+15$ до $+30^{\circ}\text{C}$.

Различают организмы с непостоянной температурой тела — пойкилотермные (от греч. *poikilos* — различный, переменчивый и *therme* — тепло) и организмы с постоянной температурой тела — гомойотермные (от греч. *homoios* — подобный и *therme* — тепло). Температура тела пойкилотермных организмов зависит от температуры окружающей среды. Ее повышение вызывает у них интенсификацию жизненных процессов и, в известных пределах, ускорение развития.

В природе температура непостоянна. Организмы, которые обычно подвергаются воздействию сезонных колебаний температур, что наблюдается в умеренных зонах, хуже переносят постоянную температуру. Резкие колебания температуры — сильные морозы или зной — также неблагоприятны для организмов. Существует много приспособлений для борьбы с охлаждением или перегревом. С наступлением зимы растения и пойкилотермные животные впадают в состояние зимнего покоя. Интенсивность обмена веществ резко снижается, в тканях запасается много жиров и углеводов. Количество воды в клетках уменьшается, накапливаются сахара и глицерин, препятствующие замерзанию. В жаркое время года включаются физиологические механизмы, защищающие от перегрева. У растений усиливается испарение воды через устьица, что приводит к снижению температуры листьев. У животных в этих условиях также усиливается испарение воды через дыхательную систему и кожные покровы. Кроме того, пойкилотермные животные избегают перегрева путем приспособительного поведения: выбирают места обитания с наиболее благоприятным микроклиматом, в жаркое время дня скрываются в норах или под камнями, проявляют активность в определенное время суток и т.п.

Таким образом, температура окружающей среды представляет собой важный и зачастую ограничивающий жизненные проявления фактор.

Гораздо меньше зависят от температурных условий среды животные гомойотермные — птицы и млекопитающие. Ароморфные изменения

строения позволили этим двум классам сохранять активность при очень резких перепадах температур и освоить практически все места обитания.

Угнетающее действие низких температур на организмы усиливается сильными ветрами.

Свет. Свет в форме солнечной радиации обеспечивает все жизненные процессы на Земле (рис. 25.4). Для организмов важны длина волны воспринимаемого излучения, его интенсивность и продолжительность воздействия (длина дня, или фотопериод). Ультрафиолетовые лучи с длиной волны более 0,3 мкм составляют примерно 40% лучистой энергии, достигающей земной поверхности. В небольших дозах они необходимы животным и человеку. Под их воздействием в организме образуется витамин D. Насекомые зрительно различают ультрафиолетовые лучи и пользуются этим для ориентации на местности в облачную погоду. Наибольшее влияние на организм оказывает видимый свет с длиной волны 0,4—0,75 мкм. Энергия видимого света составляет около 45% общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Видимый свет менее всего ослабляется при прохождении через плотные облака и воду. Поэтому фотосинтез может идти и при пасмурной погоде, и под слоем воды определенной толщины. Но все же на синтез биомассы расходуется лишь от 0,1 до 1% приходящей солнечной энергии.

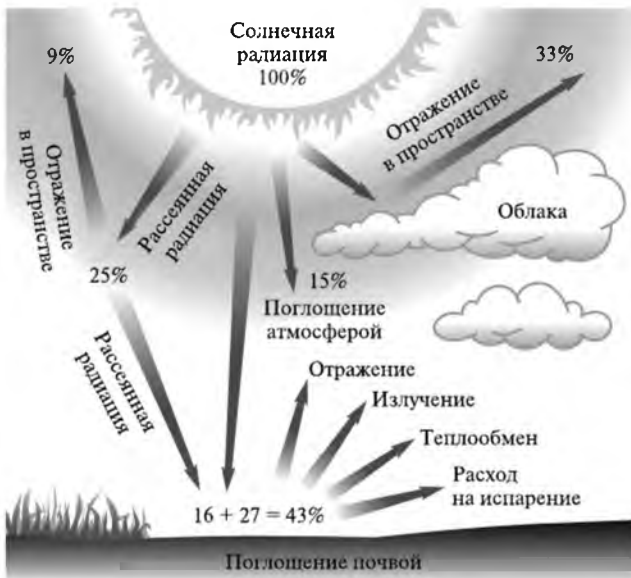


Рис. 25.4. Баланс солнечной радиации по земной поверхности в дневное время

В зависимости от условий обитания растения адаптируются к тени — теневыносливые растения или, напротив, к яркому солнцу — светолюбивые растения. К последней группе относятся хлебные злаки.

Чрезвычайно важную роль в регуляции активности живых организмов и их развития играет продолжительность воздействия света — фотопериод. В умеренных зонах, выше и ниже экватора, цикл развития растений и животных приурочен к сезонам года и подготовка к изменению температурных условий осуществляется на основе сигнала длины дня, которая, в отличие от других сезонных факторов, в определенное время года в данном месте всегда одинакова. Фотопериод представляет собой как бы пусковой механизм, последовательно включающий физиологические процессы, приводящие к росту, цветению растений весной, плодоношению летом и сбрасыванию ими листьев осенью, а также к линьке и накоплению жира, миграции и размножению у птиц и млекопитающих, наступлению стадии покоя у насекомых.

Кроме сезонных изменений смена дня и ночи определяет суточный ритм активности как целых организмов, так и физиологических процессов. Способность организмов ощущать время, наличие у них «биологических часов» — важное приспособление, обеспечивающее выживание особи в данных условиях среды.

Инфракрасное излучение составляет 45% общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Инфракрасные лучи повышают температуру тканей растений и животных, хорошо поглощаются объектами неживой природы, в том числе водой.

Для продуктивности растений, т.е. образования органического вещества, наиболее важен такой показатель, как суммарное прямое солнечное излучение, получаемое за длительные промежутки времени (месяцы, год).

Влажность. Вода — необходимый компонент клетки, поэтому количество ее в тех или иных местах обитания служит ограничивающим фактором для растений и животных и определяет характер флоры и фауны в данной местности. Избыток воды в почве приводит к развитию болотной растительности. В зависимости от влажности почвы (и годового количества осадков) видовой состав растительных сообществ меняется. При годовом количестве осадков 250 мм и менее развивается пустынный ландшафт. Неравномерное распределение осадков по временам года также представляет важный ограничивающий фактор для организмов. В этом случае растениям и животным приходится переносить длительные засухи. В короткий же период высокой влажности почвы происходит накопление первичной продукции для сообщества

в целом. Им определяется размер годового запаса пищи для животных и сапрофагов (от греч. *sapros* — гнилой и *phagos* — пожиратель) — организмов, разлагающих органические остатки.

В природе, как правило, существуют суточные колебания влажности воздуха, которые наряду со светом и температурой регулируют активность организмов. Влажность как экологический фактор важна тем, что изменяет эффект температуры. Температура оказывает более выраженное влияние на организм, если влажность очень высока или низка. Точно так же роль влажности повышается, если температура близка к пределам выносливости данного вида. Виды растений и животных, обитающие в зонах с недостаточной степенью увлажнения, в процессе естественного отбора эффективно приспособились к неблагоприятным условиям засушливости. У таких растений мощно развита корневая система, повышено осмотическое давление клеточного сока, способствующее удержанию воды в тканях, утолщена кутикула листа, сильно уменьшена или превращена в колючки листовая пластинка. У некоторых растений (саксаула) листья утрачиваются, а фотосинтез осуществляется зелеными стеблями. При отсутствии воды рост пустынных растений прекращается, в то время как влаголюбивые растения в таких условиях увядают и гибнут. Кактусы способны запасать большое количество воды в тканях и экономно ее расходовать. Аналогичное приспособление обнаружено у африканских пустынных молочаев, что служит примером параллельной эволюции неродственных групп в сходных условиях среды.

У пустынных животных также есть целый ряд физиологических адаптаций, позволяющих переносить недостаток воды. Мелкие животные — грызуны, пресмыкающиеся, членистоногие — извлекают воду из пищи. Источником воды служит и жир, накапливающийся у некоторых животных в больших количествах (горб у верблюда). В жаркое время года многие животные (грызуны, черепахи) впадают в спячку, продолжающуюся несколько месяцев.

Ионизирующее излучение. Излучение с очень высокой энергией, которое способно приводить к образованию пар положительных и отрицательных ионов, называется ионизирующим. Его источником являются радиоактивные вещества, содержащиеся в горных породах; кроме того, оно поступает из космоса.

Интенсивность ионизирующего излучения в окружающей среде значительно повысилась в результате использования человеком атомной энергии. Испытания атомного оружия, атомные электростанции, получение топлива для них и захоронение отходов, медицинские ис-

следования и другие виды мирного использования атомной энергии создают локальные «горячие пятна» и образуют отходы, нередко попадающие в окружающую среду в процессе транспортировки или хранения.

Из трех видов ионизирующего излучения, имеющих важное экологическое значение, два представляют собой корпускулярное излучение (альфа- и бета-частицы), а третье — электромагнитное (гамма-излучение и близкое ему рентгеновское излучение).

Корпускулярное излучение состоит из потока атомных или субатомных частиц, которые передают свою энергию всему, с чем они сталкиваются. Альфа-излучение — это ядра гелия, они имеют огромные по сравнению с другими частицами, размеры. Длина их пробега в воздухе составляет всего несколько сантиметров. Бета-излучение — это быстрые электроны. Их размеры гораздо меньше, длина пробега в воздухе равна нескольким метрам, а в тканях животного или растительного организма — нескольким сантиметрам. Что касается ионизирующего электромагнитного излучения, то оно сходно со световым, только длина волны у него гораздо короче. Оно проходит в воздухе большие расстояния и легко проникает в вещество, высвобождая свою энергию на протяжении длинного следа. Гамма-излучение, например, легко проникает в живые ткани; это излучение может пройти сквозь организм, не оказав никакого воздействия, или же может вызвать ионизацию на большом отрезке своего пути. Биологи нередко называют радиационные вещества, испускающие альфа- и бета-излучение, «внутренними излучателями», так как они обладают наибольшим эффектом, будучи поглощенными, заглоченными или оказавшись каким-то иным способом внутри организма. Радиоактивные вещества, испускающие преимущественно гамма-излучение, относят к «внешним излучателям», так как это проникающее излучение может оказывать действие, когда его источник находится вне организма.

Космическое и ионизирующее излучения, испускаемые природными радиоактивными веществами, содержащимися в воде и почве, образуют так называемое фоновое излучение, к которому адаптированы ныне существующие животные и растения. В разных частях биосферы естественный фон различается в 3—4 раза. Наименьшая его интенсивность наблюдается около поверхности моря, а наибольшая на больших высотах в горах, образованных гранитными породами. Интенсивность космического излучения возрастает с увеличением высоты местности над уровнем моря, а гранитные скалы содержат больше встречающихся в природе радионуклидов, чем осадочные породы.

В целом ионизирующее излучение оказывает на более высокоразвитые и сложные организмы наиболее губительное действие, причем человек отличается особой чувствительностью.

Большие дозы, получаемые организмом за короткое время (минуты или часы), называют острыми дозами в противоположность хроническим дозам, которые организм мог бы выдержать на протяжении всего своего жизненного цикла. Воздействие низких хронических доз измерить сложнее, так как они могут вызывать отдаленные генетические и соматические последствия. Любое повышение уровня излучения в среде над фоновым или даже высокий естественный фон может повысить частоту вредных мутаций.

У высших растений чувствительность к ионизирующему излучению прямо пропорциональна размеру клеточного ядра. У высших животных не обнаружено такой простой или прямой зависимости между чувствительностью и строением клеток; для них более важное значение имеет чувствительность отдельных систем органов. Так, млекопитающие очень чувствительны даже к низким дозам вследствие легкой повреждаемости облучением быстро делящейся кроветворной ткани — костного мозга. Чувствителен и пищеварительный тракт, а повреждения неделящихся нервных клеток наблюдаются только при высоких уровнях облучения.

Попадая в окружающую среду, радионуклиды рассеиваются и разбавляются, но они могут различными способами накапливаться в живых организмах при движении по пищевой цепи. Радиоактивные вещества могут также накапливаться в воде, почве, осадках или в воздухе, если скорость их поступления превышает скорость естественного радиоактивного распада.

Загрязняющие вещества. Условия жизни человека и устойчивость природных биосфер в течение последних десятилетий быстро ухудшаются вследствие загрязнения окружающей среды веществами, образующимися в результате его производственной деятельности. Эти вещества можно разделить на две группы: природные соединения, являющиеся отходами технологических процессов, и искусственные соединения, не встречающиеся в природе.

К первой группе относятся сернистый ангидрид (медеплавильное производство), диоксид углерода (тепловые электростанции), оксиды азота, углерода, углеводороды, соединения меди, цинка и ртути и др., минеральные удобрения (главным образом нитраты и фосфаты).

Во вторую группу входят искусственные вещества, обладающие специальными свойствами, удовлетворяющими потребности челове-

ка: пестициды (от лат. *pestis* — зараза, разрушение и *cido* — убивать), используемые для борьбы с животными — вредителями сельскохозяйственных культур, антибиотики, применяемые в медицине и ветеринарии для лечения инфекционных заболеваний. К пестицидам относятся инсектициды (от лат. *insecta* — насекомые и *cido* — убивать) — средства для борьбы с вредными насекомыми и гербициды (от лат. *herba* — трава, растение и *cido* — убивать) — средства для борьбы с сорняками.

Все они обладают определенной токсичностью (ядовитостью) для человека. Одновременно они служат антропогенными абиотическими факторами среды, оказывающими значимое влияние на видовой состав биогеоценозов. Это влияние выражается в изменении свойств почвы (закисление, переход в растворимое состояние токсичных элементов, нарушение структуры, обеднение ее видового состава); изменении свойств воды (повышенная минерализация, повышение содержания нитратов и фосфатов, закисление, насыщение поверхностно-активными веществами); изменении соотношения элементов в почве и воде, что приводит к ухудшению условий развития растений и животных.

Подобные изменения служат факторами отбора, в результате действия которых формируются новые растительные и животные сообщества с обедненным видовым составом.

Интенсивность действия факторов среды. Некоторые свойства среды остаются относительно постоянными на протяжении длительных периодов времени. Таковы сила тяготения, интенсивность солнечного излучения, солевой состав океана, газовый состав и свойства атмосферы. Большинство же экологических факторов — температура, влажность, ветер, количество и равномерность выпадения осадков, укрытия, хищники, паразиты, конкуренты и пр. — очень изменчиво как в пространстве, так и во времени.

Изменения факторов среды по силе действия на организмы могут быть: 1) регулярно-периодическими, например в связи со временем суток, сезоном года или ритмом приливов и отливов в океане; 2) нерегулярными, например изменения погодных условий в разные годы, катастрофы (бури, ливни, обвалы и т.д.); 3) направленными: при похолодании или потеплении климата, зарастании водоемов и т.д. Популяции организмов, обитающие в какой-то определенной среде, приспосабливаются к этому непостоянству путем естественного отбора. У них вырабатываются те или иные морфологические и физиологические особенности, позволяющие существовать именно в этих и ни в каких других условиях среды. Для каждого влияющего

на организм фактора существует благоприятная сила воздействия, называемая зоной оптимума экологического фактора или просто его оптимума. Для организмов данного вида отклонение от оптимальной интенсивности действия фактора (уменьшение или увеличение) угнетает жизнедеятельность. Границы, за пределами которых наступает гибель организма, называют верхним и нижним пределами выносливости (рис. 25.5).

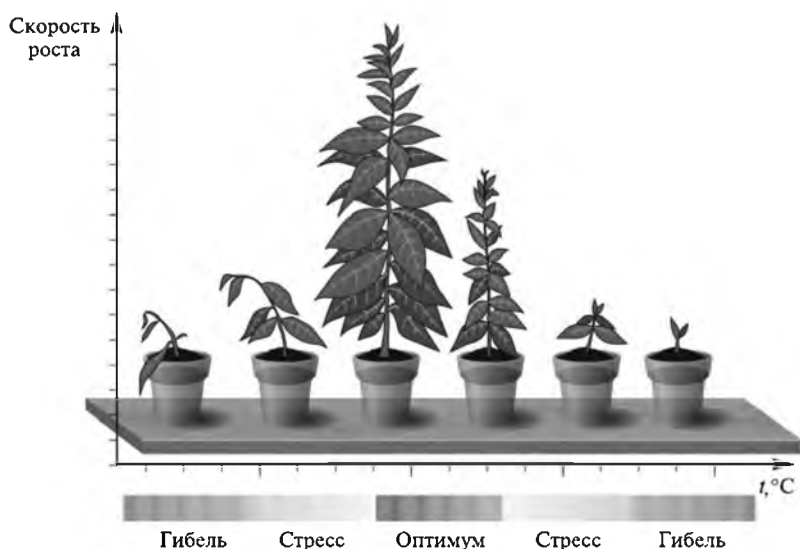


Рис. 25.5. Интенсивность действия факторов среды

Опорные точки

- Большинство видов организмов приспособлено к жизни в узком диапазоне температур; оптимальные значения температуры составляют от $+15$ до $+30$ °C.
- Свет в форме солнечной радиации обеспечивает все процессы жизнедеятельности на Земле.
- Космическое и ионизирующее излучения, испускаемые природными радиоактивными веществами, образуют «фоновое» излучение, к которому ныне существующие растения и животные адаптированы.
- Загрязняющие вещества, обладая токсическим действием на живые организмы, обедняют видовой состав биocenозов.

Вопросы и задания для повторения

1. Что такое абиотические факторы среды?
2. Какие приспособления существуют у растений и животных к изменениям температуры окружающей среды?
3. Укажите, какая часть спектра видимого излучения Солнца наиболее активно поглощается хлорофиллом зеленых растений?
4. Расскажите о приспособлениях живых организмов к недостатку воды.
5. Охарактеризуйте влияние различных видов ионизирующего излучения на животных и растительный организмы.
6. Каково влияние загрязняющих веществ на состояние биогеоценозов?

25.2.3. Взаимодействие факторов среды.

Ограничивающий фактор

На организм одновременно влияют многочисленные разнообразные и разнонаправленные факторы среды. В природе сочетание всех воздействий в их оптимальных, наиболее благоприятных значениях практически невозможно. Поэтому даже в местах обитания, где наиболее благоприятно сочетаются все (или ведущие) экологические факторы, каждый из них чаще всего несколько отклоняется от оптимума. Для характеристики действия факторов внешней среды на животных и растения существенно, что по отношению к одним факторам организмы обладают широким диапазоном выносливости и выдерживают значительные отклонения интенсивности фактора от оптимальной величины.

К другим факторам организмы приспособлены только в узком диапазоне их изменений и выдерживают лишь небольшие отклонения от оптимума. Например, для некоторых антарктических видов рыб, адаптированных к холоду, диапазон переносимых температур составляет всего 4 °C (от -2 до +2 °C). С повышением температуры до 0 °C активность обмена веществ возрастает, но при дальнейшем ее увеличении интенсивность метаболизма падает и при +1,9 °C рыбы перестают двигаться, впадая в тепловое оцепенение. Широким диапазоном выносливости к колебаниям температуры обладают животные, обитающие в высоких широтах. Так, песцы в тундре могут переносить колебания температуры в пределах 80 °C (от +30 до -55 °C). Устойчивы к холодам сибирские растения. Например, даурская лиственница близ Верхоянска выдерживает зимние морозы до -70 °C. Растения же тропических лесов могут существовать в достаточно узких пределах из-

менения температуры: ее снижение до $+5...+8^{\circ}\text{C}$ оказывает на них губительное действие.

По отношению к факторам среды различают виды теплолюбивые и холодолюбивые, влаго- и сухолюбивые, приспособленные к высокой или низкой солености воды. Для водных животных большое значение имеет концентрация кислорода в воде. Некоторые виды могут существовать лишь в узких пределах колебаний содержания кислорода. Молодь речной форели хорошо развивается при концентрации кислорода 2 мг/л; при ее снижении до 1,6 мг/л вся форель гибнет. Другие виды рыб — сом, карп, приспособленные к обитанию в застойных водах, хорошо переносят низкое содержание кислорода.

На разных этапах онтогенеза организмы могут проявлять неодинаковую выносливость к тому или иному фактору. Например, у бабочки мельничной огневки — одного из вредителей муки и зерновых продуктов — критическая минимальная температура для гусениц -7°C , для взрослых форм -22°C , а для яиц -27°C . Мороз -10°C погубит гусениц, но будет безвреден для яиц и взрослых форм.

Отклонение интенсивности одного какого-либо фактора от оптимальной величины может сузить пределы устойчивости к другому фактору. Так, при уменьшении содержания азота в почве снижается засухоустойчивость злаков. Фактор, находящийся в недостатке или избытке по сравнению с оптимальной величиной, называют ограничивающим, поскольку он делает невозможным процветание вида в данных условиях. Впервые на существование ограничивающих факторов указал немецкий химик Ю. Либих (1840). Природа этих факторов неодинакова: недостаток химического элемента в почве, недостаток тепла или влаги. Ограничивающими распространение факторами могут быть и биотические отношения: занятие территории более сильным конкурентом или недостаток опылителей для растений (рис. 25.6). Для распространения видов большое значение имеют два показателя: температурный порог развития и сумма эффективных температур.

Многие факторы становятся ограничивающими в период размножения. Пределы выносливости для семян, яиц, эмбрионов, личинок обычно уже, чем для взрослых растений и животных. Например, многие крабы могут заходить в реки далеко вверх по течению, но их личинки в речной воде развиваться не могут. Ареал промысловых птиц часто определяется влиянием климата на яйца или птенцов, а не на взрослых особей.

Выявление ограничивающих факторов очень важно в практическом отношении. Так, пшеница плохо растет на кислых почвах, а внесение в почву извести позволяет значительно повысить урожайность.



Рис. 25.6. Бочка Либиха. Фактор, находящийся в недостатке (самое нижнее отверстие), является ограничивающим

Опорные точки

- Из множества факторов окружающей среды, оказывающих влияние на организм, лишь некоторые характеризуются оптимальными для жизнедеятельности значениями.
- Животные и растения, грибы и прокариоты приобретают в процессе эволюции приспособления к условиям существования.

Вопросы и задания для повторения

1. Что называют узким и широким диапазоном выносливости организмов?
2. О чем свидетельствуют термины «холодоустойчивые» и «теплолюбивые» организмы?
3. Что такое сумма эффективных температур?
4. Поясните, каким образом может проявиться ограничивающее действие фактора среды.
5. Как вы думаете, почему приспособление живых организмов к абиотическим условиям среды обитания не может быть бесконечным?
6. На основе знаний о взаимодействии факторов среды и об ограничивающем факторе попытайтесь создать модель искусственного сельскохозяйственного производства по выращиванию культурных растений в течение всего года.

25.2.4. Биотические факторы среды

Помимо абиотических воздействий живые организмы испытывают на себе и влияние друг друга. Определяющими факторами в этом от-

ношении являются видовое разнообразие сообщества и численность популяций, образующих биоценоз.

Видовое разнообразие биоценозов. Каждый живой организм живет в окружении множества других, вступая с ними в самые разнообразные отношения как с положительными, так и с отрицательными для себя последствиями. Связь с другими организмами обеспечивает питание и размножение, возможность защиты, смягчает неблагоприятные условия среды. В то же время биотическое окружение — это и опасность ущерба или гибели.

Рассмотрим два примера биоценозов. На рисунке 25.7 изображено население пресноводного водоема. В неглубоких водоемах, прудах, мелких озерах солнечный свет проникает до дна, создавая условия для развития водорослей и высших водных растений. В толще воды обитают многочисленные одноклеточные водоросли, нитевидные, многоклеточные водоросли. На поверхности воды в летнее время встречаются скопления тины — это тоже водоросли. Вблизи берегов растет водяной хвощ, на поверхности воды можно встретить водяной папоротник — сальвинию. Обильно представлены цветковые растения: камыш, тростник, рогоз, обитающие у берегов. На поверхности воды плавают листья и цветки белой кувшинки или желтой кубышки. Нередко вся поверхность прудов покрыта мелкими пластинками ряски. Часто можно встретить и многие другие водные растения, например пузырчатку, роголистник.



Рис. 25.7. Биоценоз пресноводного водоема

Животный мир пресноводного водоема еще более богат и разнообразен. В воде и иле, покрывающем дно, обитают бактерии, многочисленные простейшие (голые и раковинные амёбы, жгутиковые, инфузории), мелкие рачки, личинки насекомых, плоские черви (планарии). В грунте водоемов распространены свободноживущие круглые черви, в огромных количествах встречается кольчатый червь трубочник, весьма обычны пиявки. На листьях водных растений сидят пресноводные гидры, очень многочисленны разнообразные моллюски, например крупный хищный клоп гладыш, или водяной скорпион. Наконец, в пресноводных водоемах обычно обитают растительноядные и хищные рыбы, амфибии и их личинки — головастики. Этот далеко не полный перечень обитателей водоема дает все же представление о его видовом разнообразии. В состав биоценоза всегда входит очень много (до нескольких тысяч) видов самого разного уровня организации — от бактерий до позвоночных. Их взаимоотношения в среде обитания в первую очередь определяются пищевыми потребностями. В приведенном примере одноклеточные водоросли служат пищей простейшим, низшим ракообразным — циклопам и дафниям, личинкам насекомых, фильтрующим двустворчатым моллюскам. Высшие растения поедаются растительноядными рыбами, скользящими брюхоногими моллюсками, личинками некоторых насекомых. В свою очередь мелкие рачки, черви, личинки насекомых служат пищей рыбам и амфибиям. Хищные рыбы охотятся на растительноядных. В воде кормятся некоторые млекопитающие, например выхухоль, питающаяся моллюсками, насекомыми и их личинками, иногда рыбой. Мертвые органические остатки падают на дно. На них развиваются бактерии, которые в свою очередь потребляются простейшими, фильтрующими моллюсками и т.д.

Таким образом, пищевые отношения служат регуляторами численности видов, входящих в биоценоз.

Помимо видового разнообразия биоценозы характеризуются сложной пространственной структурой (рис. 25.8). Так, в каждом ярусе леса поселяются многочисленные животные, основной формой взаимоотношений которых, так же как и в других биоценозах, являются пищевые отношения.

Цепи питания. Ряд взаимосвязанных видов, из которых каждый предыдущий служит пищей последующему, носит название *цепи питания*. Можно сказать также, что пищевая цепь, или цепь питания, — это перенос энергии от ее источника — растений — через ряд организмов путем

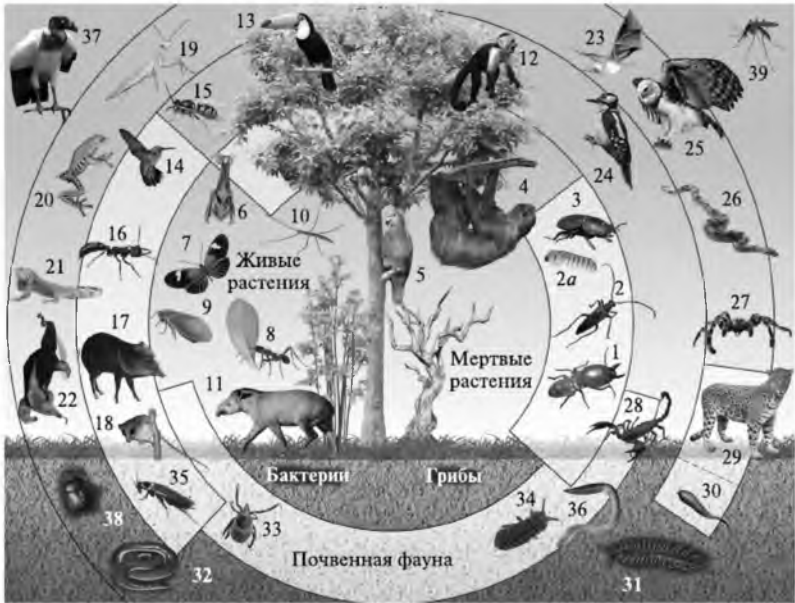


Рис. 25.8. Схема соотношения типов питания в экосистеме равнинного тропического дождевого леса Южной Америки. Выделенные секторы отображают вклад каждого типа питания в создание общей биомассы животных. Внутреннее кольцо включает чисто растительноядные формы консументов первого порядка, большая часть которых питается отмершими растениями. Важную роль здесь играют жуки и термиты. Среднее кольцо охватывает всеядных, т.е. консументов первого и высшего порядков. Здесь наибольшее значение имеют муравьи и осы. Во внешнем кольце представлены плотоядные формы (консументы второго и высшего порядков), частично живущие под землей. Наибольший вклад в создание биомассы животных дождевого леса вносит почвенная фауна. Обитающие в верхних слоях почвы и в лесной подстилке мелкие животные, преимущественно членистоногие, живут не прямо за счет опавшей листвы, а питаются грибами и бактериями, разрушающими отмершие части растений

Консументы первого порядка, живущие только за счет отмерших частей растений:

1 — термиты; 2 — жук-усач; 2a — личинка усача; 3 — короеды. **Консументы первого порядка, питающиеся только живыми растениями:** 4 — двупалый ленивец; 5 — попутай амазон; 6 — ложный вампир; 7 — бабочка геликониды; 8 — муравей-листорез; 9 — цикада; 10 — палочник; 11 — равнинный тапир. **Консументы первого и второго порядков (всеядные):** 12 — обезьяна капуцин; 13 — тукан; 14 — колибри; 15 — оса; 16 — странствующий муравей; 17 — пекари; 18 — мышевидный опоссум

Консументы второго и высшего порядков (плотоядные, паразиты, падальщики):

19 — богомол; 20 — лягушка филомедуза; 21 — игуана анолис; 22 — четырехпалый муравьед, тамандуа; 23 — американский листонос рода Копыносов; 24 — дятел; 25 — гарпия; 26 — обыкновенный удав; 27 — паук-птицеед; 28 — скорпион; 29 — ягуар; 30 — наземная пиявка; 31 — многоножка сколопендра; 32 — безногое земноводное червяга; 33 — почвенный клещ; 34 — ногохвостка; 35 — таракан; 36 — дождевой червь; 37 — королевский гриф; 38 — навозный жук; 39 — комар. Королевский гриф и кровососущие комары — падальщики и паразиты — представители консументов высшего порядка

поедания одних видов другими (рис. 25.9). Таким образом, цепи питания — это трофические связи между видами (от греч. *trophos* — питание). В основе цепей питания лежат зеленые растения, которыми питаются насекомые и позвоночные животные, в свою очередь служащие источником энергии и вещества для построения тела потребителей второго, третьего и других порядков. Общая их закономерность в том, что количество особей, включенных в пищевую цепь, последовательно уменьшается и численность жертв значительно больше численности их потребителей. Это происходит потому, что в каждом звене пищевой цепи, при каждом переносе энергии 80—90% ее теряется, рассеиваясь в форме теплоты. Это обстоятельство ограничивает число звеньев в цепи (обычно из трех-пяти). В среднем из 1 тыс. кг растений образуется 100 кг тела травоядных животных. Хищники, поедая травоядных, могут построить из этого количества 10 кг своей биомассы, а вторичные хищники только 1 кг. Например, человек съедает большую рыбу. Ее пищу составляют мелкие рыбы, потребляющие зоопланктон, который живет за счет фитопланктона, улавливающего солнечную энергию.

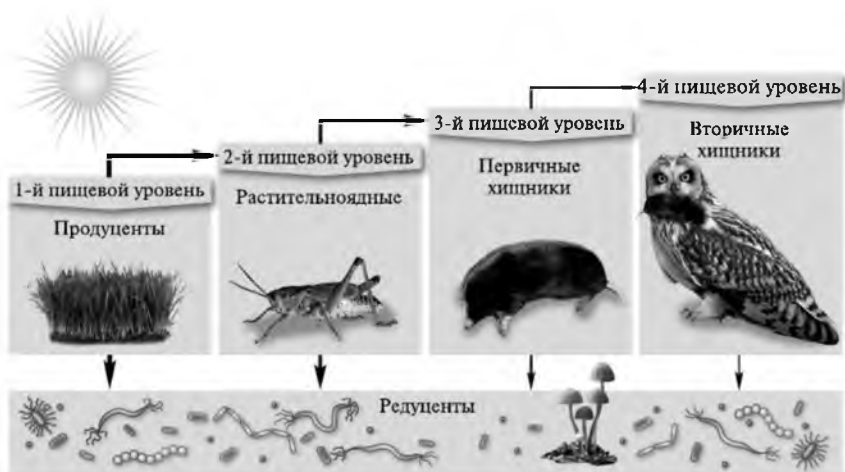


Рис. 25.9. Упрощенная цепь питания

Таким образом, для построения 1 кг тела человека требуется 10 тыс. кг фитопланктона. Следовательно, масса каждого последующего звена в цепи прогрессивно уменьшается.

Эта закономерность носит название *правила экологической пирамиды* (рис. 25.10). Различают пирамиду чисел, отражающую число особей на каждом этапе пищевой цепи, пирамиду биомассы — количество синтезированного на каждом уровне органического вещества и соответственно экологическую пирамиду — пирамиду энергии — количество энергии в пище. Все они имеют одинаковую направленность, различаясь в абсолютном значении цифровых величин. В реальных условиях цепи питания могут иметь разное число звеньев. Кроме того, цепи питания могут перекрещиваться, образуя *сети питания*. Почти все виды животных, за исключением очень специализированных в пищевом отношении, используют не один какой-нибудь источник пищи, а несколько (рис. 25.11). Чем больше видовое разнообразие в биоценозе, тем он устойчивее. Так, в цепи питания растения — заяц — лиса всего три звена. Но лиса питается не только зайцами, но и мышами и птицами. Общая закономерность состоит в том, что в начале пищевой цепи всегда находятся зеленые растения, а в конце — хищники. С каждым звеном в цепи организмы становятся крупнее, они медленнее размножаются, их число уменьшается. Виды, занимающие положение низших звеньев, хотя и обеспечены питанием, но сами интенсивно потребляются (мышей, например, истребляют лисы, волки, совы). Отбор идет в направлении увеличения плодовитости. Такие организмы превращаются в кормовую базу высших животных без всяких перспектив прогрессивной эволюции.

В любой геологической эпохе с наибольшей скоростью эволюционировали организмы, стоящие на высшем уровне в пищевых взаимоотношениях, например в девоне — кистеперые рыбы (рыбоядные хищники); в каменноугольном периоде — хищные стегоцефалы; в пермском — рептилии, охотившиеся на стегоцефалов. На протяжении всей мезозойской эры млекопитающие истреблялись хищными рептилиями и только вследствие вымирания последних в конце мезозоя заняли господствующее положение, дав большое число форм.

Пищевые отношения — самый важный, но не единственный тип отношений между видами в биоценозе. Один вид может влиять на другой разными путями. Организмы могут поселяться на поверхности или внутри тела особей другого вида, могут формировать среду обитания для одного или нескольких видов, влиять на движение воздуха, температуру, освещенность окружающего пространства. Примеры связей, влияющих на местообитание видов, многочисленны. Морские желуды — морские ракообразные, ведущие сидяче-прикрепленный образ жизни, нередко поселяются на коже китов. Личинки многих мух живут

в коровьем навозе. Особенно большая роль в создании или изменении среды для других организмов принадлежит растениям. В зарослях растений, будь то лес или луг, температура колеблется в меньшей степени, чем на открытых пространствах, а влажность выше.

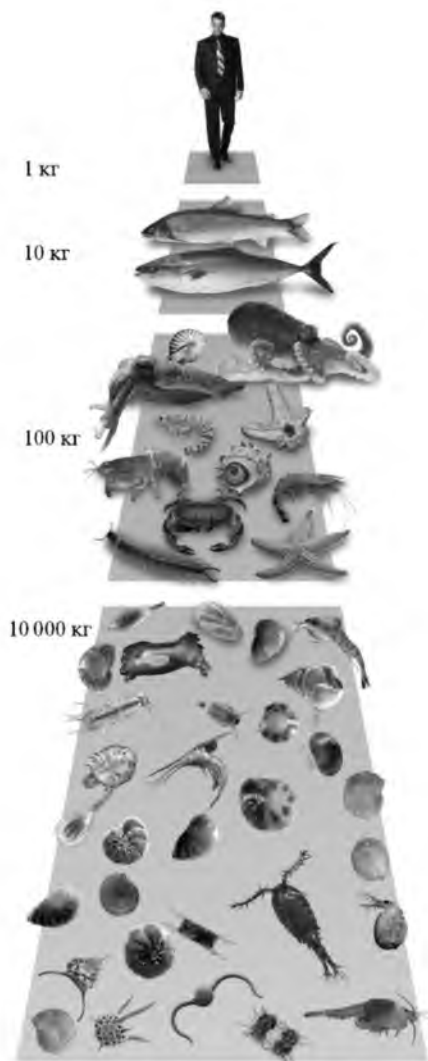


Рис. 25.10. Экологическая пирамида (пирамида биомассы)

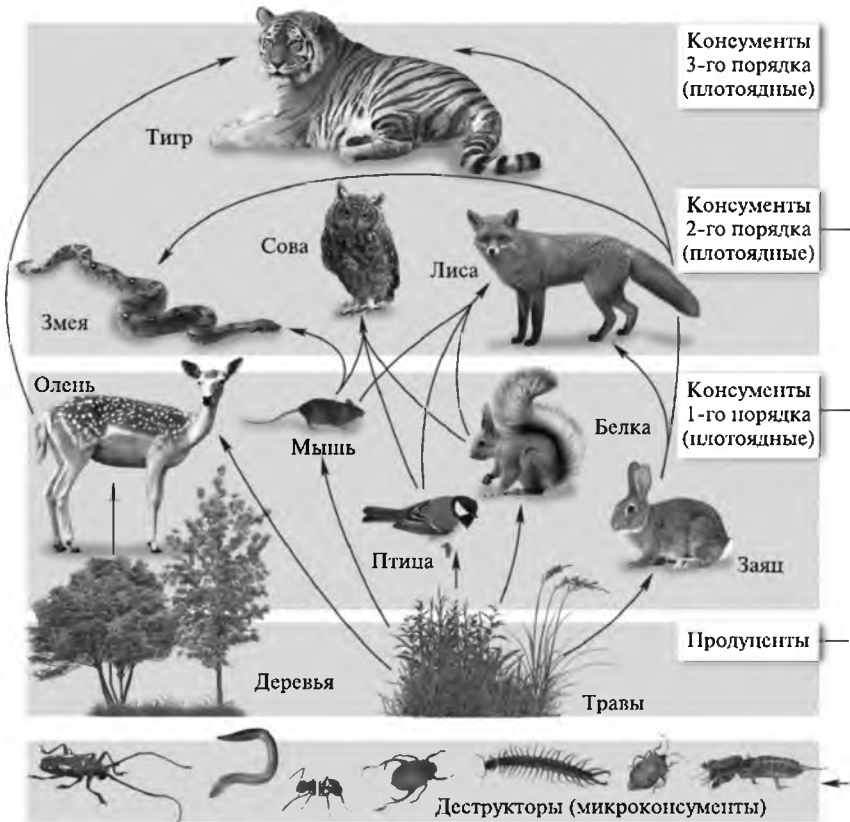


Рис. 25.11. Схема сети питания

Нередко один вид участвует в распространении другого. Животные переносят семена, споры, пыльцу растений, а также других, более мелких животных. Семена растений могут захватываться животными при случайном соприкосновении, особенно если семена или соплодия имеют специальные зацепки, крючки (череда, лопух). При поедании плодов, ягод, не поддающихся перевариванию, семена выделяются вместе с пометом. Млекопитающие, птицы и насекомые переносят на своем теле многочисленных клещей.

Все эти многообразные связи обеспечивают возможность существования видов в биоценозе, удерживают их друг возле друга, превращая в стабильные саморегулирующиеся сообщества.

25.2.5. Смена биоценозов

Биоценоз живет и развивается как целостная система. В природе менее устойчивые биогеоценозы со временем сменяются наиболее устойчивыми. Их смена определяется тремя факторами: упорядоченным процессом развития сообщества — установлением в нем стабильных взаимоотношений между видами; изменением климатических условий; изменением физической среды под влиянием жизнедеятельности организмов, составляющих сообщество. Развитая стабильная экологическая система образует максимальную биомассу на единицу имеющегося потока энергии и наибольшее количество симбиотических связей между организмами.

Например, развитие экосистемы на песчаных дюнах. Сначала на голых песках поселяются злаки, ивняк и такие животные, как парные пауки, кузнечики, роющие осы. Появляется сосна, затем лиственные породы, становится более разнообразным животный мир. К первым поселенцам прибавляются муравьи, кобылки, жуки. Развитие, начавшееся в сухом и бесплодном местообитании, заканчивается образованием стабильного влажного лиственного леса с мощной, богатой гумусом (от лат. *humus* — земля; высокомолекулярные органические вещества) почвой, с дождевыми червями и моллюсками, разнообразным животным миром. Таким образом, главную роль в развитии биоценоза играют растения. Вызываемые ими изменения в почве служат основой для изменения видового состава биоценоза.

Примером смены сообщества как результата жизнедеятельности входящих в них организмов может служить также процесс зарастания озер и образования болот.

Опорные точки

- Каждый живой организм живет в окружении множества других, вступая с ними в самые разнообразные отношения как с положительными, так и с отрицательными для себя последствиями.
- В состав биоценоза всегда входит очень много (до нескольких тысяч) видов самого разного уровня организации — от бактерий до позвоночных.
- Общая закономерность цепей питания заключается в том, что на каждом этапе происходит потеря энергии, достигающая 90%.

Вопросы и задания для повторения

1. Какие признаки вы можете предложить для характеристики биогеоценоза?
2. Как на жизнедеятельности организмов проявляется взаимодействие абиотических факторов среды?

3. В чем заключается негативное воздействие ионизирующего излучения на живые организмы?
4. Каково значение для устойчивости биоценоза его видового разнообразия?
5. Что такое экологическая пирамида и каковы направления естественного отбора на каждой ее ступени?
6. Назовите причины смены биогеоценозов.
7. Какими, по вашему мнению, отличиями характеризуются созданные человеком искусственные биоценозы и какие трудности приходится ему преодолевать для поддержания целостности сообщества?
8. Как можно сократить потери энергии в цепях питания в искусственном сообществе организмов — агроценозе?

25.3. Взаимоотношения между организмами

Живые организмы поселяются друг с другом не случайно, а образуют определенные сообщества, приспособленные к совместному обитанию. Среди огромного разнообразия взаимосвязей живых существ выделяют определенные типы отношений, имеющие много общего у организмов разных систематических групп. По направлению действия на организм все они подразделяются на позитивные, негативные и нейтральные.

Симбиоз — сожительство (от греч. *sym* — вместе, *bios* — жизнь), форма взаимоотношений, при которой оба партнера или один из них извлекают пользу от взаимодействия, не нанося друг другу ущерба. Различают несколько форм взаимопользующего сожительства живых организмов.

Мутуализм (от лат. *mutuus* — взаимный). Широко распространена форма взаимопользующего сожительства, когда присутствие партнера становится обязательным условием существования каждого из них. Один из самых известных примеров таких отношений — лишайники, представляющие собой сожительства гриба и водоросли (рис. 25.12). В лишайнике гифы гриба, оплетая клетки и нити водорослей, образуют специальные всасывающие отростки, проникающие в клетки. Через них гриб получает продукты фотосинтеза, образованные водорослями. Водоросль же из гиф гриба извлекает воду и минеральные соли.

Типичный симбиоз — отношения термитов и жгутиковых простейших, обитающих в их кишечнике. Термиты питаются древесной, однако у них нет ферментов для переваривания целлюлозы. Жгутиконосцы вырабатывают такие ферменты и переводят клетчатку

в простые сахара. Без простейших — симбионтов — термиты погибают от голода. Сами же жгутиковые помимо благоприятного микроклимата, получают в кишечнике термитов пищу и условия для размножения. Кишечные симбионты, участвующие в переработке грубых растительных кормов, обнаружены у многих животных: жвачных, грызунов, жуков-точильщиков и др.

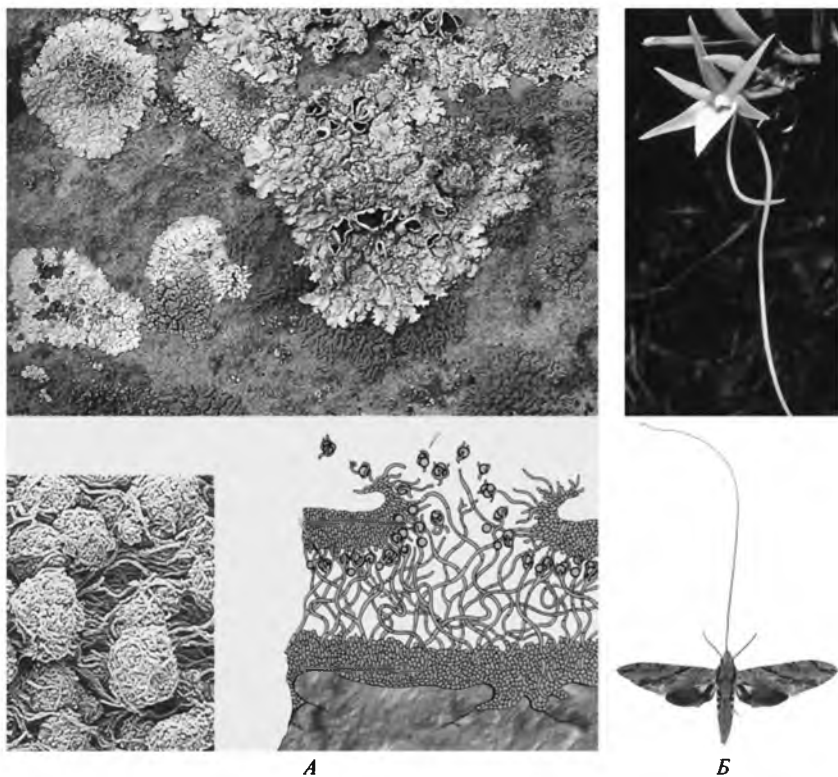


Рис. 25.12. Мутуализм: *А* — симбиоз гриба и водоросли; *Б* — взаимоотношения одного из видов орхидей, имеющего длинный нектарник, и бабочки с хоботком соответствующей длины

Мутуализм широко распространен и в растительном мире. Примером взаимовыгодных отношений служит сожительство так называемых клубеньковых бактерий и бобовых растений (гороха, фасоли, сои, клевера, люцерны, вики, белой акации, земляного ореха, или арахиса). Эти бактерии, способные усваивать азот воздуха и превращать

его в аммиак, а затем в аминокислоты, поселяются в корнях растений. Присутствие бактерий вызывает разрастание тканей корня и образование утолщений — клубеньков. Растения в симбиозе с азотфиксирующими бактериями могут произрастать на почвах, бедных азотом, и обогащать им почву. Вот почему бобовые — клевер, люцерну, вику — вводят в севообороты как предшественников для других культур.

Другая форма симбиотических взаимоотношений у растений — сожительство гриба с корнями высших растений (микориза). На корнях березы, сосны, дуба, ели, а также орхидных, вересковых, брусничных и многих многолетних трав мицелий гриба образует толстый слой. Корневые волоски на корнях высших растений при этом не развиваются, а вода и минеральные соли поглощаются с помощью гриба. Мицелий гриба проникает даже внутрь корня, получая от растения-партнера углеводы и доставляя ему воду и минеральные соли. Деревья с микоризой растут гораздо лучше, чем без нее.

Кооперация. Общеизвестно сожительство раков-отшельников с мягкими коралловыми полипами — актиниями.

Рак поселяется в пустой раковине моллюска и возит ее на себе вместе с полипом. Такое сожительство взаимовыгодно: перемещаясь по дну, рак увеличивает пространство, используемое актинией для ловли добычи, часть которой, пораженная стрекательными клетками актинии, падает на дно и поедается раком.

Сожителями рака-отшельника и актинии часто бывают многощетинковые черви (рис. 25.13). Они иногда встречаются — в других условиях — в норах различных животных и пустых раковинах. Замечательно, что рак-отшельник не трогает «своего» червя, хотя поедает других. Больше того, при переселении в новую раковину он нередко переносит с собой и червя. Черви принимают участие в трапезах рака-отшельника, высовываясь в это время из раковины и подбирая куски разрываемой хозяином пищи. Они приносят пользу своему сожителю, очищая полость его раковины и объедая паразитов с его мягкого брюшка. Польза для всех трех организмов очевидна, но их связь необязательна.

У свободноживущих организмов всегда очень много паразитов. Поэтому в некоторых случаях они становятся единственным источником пищи для животных-чистильщиков. Например, рыбы, мелкие и крупные (мурены), приплывают к местам, где их ожидают креветки, принимают определенную позу (ложатся на бок или открывают пасть) и ждут, пока креветки не соберут паразитов с поверхности тела или в ротовой полости. Заодно с паразитами креветки выстригают клешнями поврежденные омертвевшие ткани.



Рис. 25.13. Кооперация. Рак-отшельник и мягкий коралловый полип актиния

Среди позвоночных животных такое явление распространено достаточно широко. Многие птицы кормятся на копытных, выбирая из их шерсти паразитов — клещей. Столь же часто птицы выщипывают зимнюю шерсть у оленей, лосей, коров во время линьки, используя ее при постройке гнезда.

Комменсализм (от лат. *com* — вместе, *mensa* — трапеза). Одна из широко распространенных форм симбиоза — взаимоотношения, при которых один вид получает пользу от сожительства, а другому это безразлично. В открытом океане крупных морских животных (акул, дельфинов, черепах) часто сопровождают рыбы-лоцманы. При больших скоростях, развиваемых акулой или дельфином, образуется так называемый слой трения, прилегающий непосредственно к поверхности тела этих животных. Лоцманы, попадая в этот слой, движутся с той же скоростью, не затрачивая больших усилий, и кормятся остатками пищи животных, которых они сопровождают, а также их экскрементами и паразитами. Близость к крупным хищникам защищает лоцманов от нападения. Сами акулы лоцманов не трогают. Очевидно, что пользу от совместного обитания получают главным образом лоцманы. Такие отношения между видами называют нахлебничеством. Оно мо-

жет принимать разные формы. Например, гиены подбирают остатки недоеденной львами добычи.

Примером перехода нахлебничества в более тесные отношения между видами служат рыбы-прилипалы, обитающие в тропических и субтропических морях. Их передний спинной плавник преобразовался в присоску. Биологический смысл прикрепления прилипал заключается в облегчении передвижения и расселения этих рыб.

Если прилипалы используют крупных рыб как «извозчиков», то часто тела животных других видов или их местообитание (постройки) служат убежищами. Эта форма взаимоотношений получила название квартиранства. В полости тела голотурии (тип Иглокожие), называемой также морским огурцом, находят убежище разнообразные мелкие виды животных. Мальки рыб прячутся под зонтиками крупных медуз, где находятся под защитой щупалец, снабженных стрекательными нитями. В гнездах птиц, норах грызунов обитает огромное количество членистоногих, использующих благоприятный микроклимат и находящих там пищу в виде разлагающихся остатков. Особую важность приобретает использование надежных убежищ для сохранения икры или молоди. Морские рыбы карепрокты откладывают икру под панцирь краба, в его жаберную полость. Отложенные на жабры икринки развиваются в условиях идеального снабжения чистой водой, непрерывно пропускаемой через жабры хозяина. Такое приспособление выработалось у пресноводного горчака, откладывающего икру в мантийную полость двустворчатых моллюсков беззубок. Взрослые рыбы также нередко ищут защиты у животных других видов. Мелкие кривохвостки подолгу держатся между длинными иглами морских ежей в полной безопасности от хищников.

Растения также используют другие виды как места обитания. Примером могут служить эпифиты. Эпифитами могут быть водоросли, лишайники, мхи, папоротники, цветковые. Древесные растения служат им местом прикрепления, но не источником питательных веществ или минеральных солей. Питаются эпифиты за счет отмирающих тканей, выделений хозяина и путем фотосинтеза. В нашей стране эпифиты представлены главным образом лишайниками и некоторыми мхами.

Опорные точки

- Взаимоотношения между организмами в сообществах носят позитивный, негативный или нейтральный характер.
- Симбиотические отношения между организмами могут носить обязательный или временный характер.

Вопросы и задания для повторения

1. Дайте определение основным формам взаимодействий живых организмов.
2. Какие формы симбиоза вам известны и в чем заключаются их особенности?
3. В чем состоит эволюционное значение симбиоза?

25.4. Антибиотические отношения

Антибиоз — форма взаимоотношений, при которой обе взаимодействующие популяции или одна из них испытывают отрицательное влияние. Неблагоприятное влияние одних видов на другие может проявляться в разных формах.

Конкуренция. Одна из форм отрицательных взаимоотношений между видами — конкуренция. Этот тип взаимоотношений возникает, если у двух близких видов наблюдаются сходные потребности. Если такие виды обитают на одной территории, то каждый из них находится в невыгодном положении: уменьшаются возможности овладения пищевыми ресурсами, местами для размножения и т.д. Формы конкурентного взаимодействия могут быть самыми разными — от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. Тем не менее если два вида с одинаковыми потребностями оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытеснит другого. Ч. Дарвин считал конкуренцию одной из важнейших составных частей борьбы за существование, играющей большую роль в эволюции видов.

Как бы ни были сходны потребности видов, все же чем-то они отличаются друг от друга, так же как различается их устойчивость к факторам среды — температуре, влажности и т.п. Скорость размножения видов уже по этим причинам будет неодинакова. С каждым поколением все больше пищевых ресурсов будет захватываться особями конкурентоспособного вида, при этом другой вид неизбежно исчезнет.

Часто конкуренты активно действуют друг на друга. У растений это может быть перехват минеральных солей и влаги корневой системой, солнечного света — листьями. В смешанных посевах трав преимущество получают виды с более длинными листовыми черешками. В смешанных посадках деревьев быстрорастущие экземпляры будут затенять и угнетать медленно растущие деревья.

Растения и животные могут подавлять конкурентов и с помощью химических веществ. Грибы препятствуют росту бактерий путем выра-

ботки антибиотиков. У животных встречаются случаи прямого нападения представителей одного вида на другой. В результате более слабый конкурент погибает или ищет свободную территорию.

Одним из путей регуляции плотности населения данного вида в биогеоценозе служит маркирование занимаемой особью или семьей территории. Оставляемый животным запах служит сигналом, предупреждающим, что территория занята.

В результате конкуренции в биогеоценозе совместно уживаются только те виды, которые смогли разойтись в своих требованиях к условиям жизни. Например, копытные африканских саванн по-разному используют пастбишный корм. Зебры обрывают верхушки трав; антилопы кормятся тем, что оставляют им зебры, выбирая при этом определенные виды растений; газели выщипывают самые низкие травы, а антилопы топпи едят сухие стебли, оставшиеся после других травоядных.

Хищничество. Это одна из самых распространенных форм, имеющих большое значение в саморегуляции биоценозов. Хищниками называют животных (а также некоторые растения), питающихся другими животными, которых они ловят и умерщвляют. Объекты охоты хищников чрезвычайно разнообразны. Отсутствие специализации позволяет хищникам использовать самую разную пищу. Например, лисы поедают плоды; медведи собирают ягоды и любят лакомиться медом лесных пчел. Хотя у всех хищников есть предпочитаемые виды жертв, массовое размножение непривычных объектов охоты заставляет переключаться именно на них. Так, соколы-сапсаны добывают пищу в воздухе. Но при массовом размножении леммингов соколы начинают охотиться на них, схватывая добычу с земли.

Способность переключения с одного вида добычи на другой — одно из необходимых приспособлений в жизни хищников.

Хищничество является одной из основных форм борьбы за существование и встречается во всех крупных группах эукариотических организмов. Уже у одноклеточных поедание особей одного вида другим — обычное явление. Медузы парализуют стрекательными клетками любые организмы, попадающие в сферу досягаемости их щупалец (у крупных форм — до 20—30 м в длину), и поедают их. На дне моря обитают типичные хищники — морские звезды, питающиеся моллюсками и часто уничтожающие обширные поселения коралловых полипов.

Многие многоножки, в частности сколопендра, — также типичные хищники с чрезвычайно широким спектром жертв: от насеко-

мых до мелких позвоночных животных. Крупные лягушки нападают на птенцов и могут наносить серьезный ущерб разведению водоплавающей домашней птицы. Змеи охотятся на амфибий, птиц и мелких млекопитающих. Нередко объектами их охоты бывают не только взрослые особи, но и яйца птиц. Гнезда птиц, расположенные как на земле, так и на ветвях деревьев, буквально опустошаются змеями.

Частным случаем хищничества служит каннибализм — поедание особей своего вида, чаще всего молодежи. Каннибализм часто встречается у пауков (самки нередко съедают самцов), у рыб (поедание мальков). Самки млекопитающих также иногда съедают своих детенышей.

Хищничество связано с овладением сопротивляющейся и убегающей добычей. При нападении на птиц сокола-сапсана большинство жертв погибает мгновенно от внезапного удара когтей сокола. Мыши-полевки также не могут оказать сопротивления сове или лисице. Но иногда борьба хищника и жертвы превращается в ожесточенную схватку.

Поэтому естественный отбор, действующий в популяции хищников, будет увеличивать эффективность средств поиска и ловли добычи.

Этой цели служит паутина пауков, ядовитые зубы змей, точные нападающие удары богомоллов, стрекоз, змей, птиц и млекопитающих. Выбатывается сложное поведение, например согласованные действия стаи волков при охоте на оленей.

Жертвы в процессе отбора также совершенствуют средства защиты и избегания хищников. Сюда относится покровительственная окраска, различные шипы и панцирь, приспособительное поведение. При нападении хищника на стаю рыб все особи бросаются врассыпную, что увеличивает их шансы уцелеть. Напротив, скворцы, заметив сапсана, сбиваются в плотную кучу. Хищник избегает нападать на плотную стаю, так как рискует получить увечья. Крупные копытные при нападении на них волков становятся кругом. Для волков вероятность отбить и зарезать отдельную особь в результате такого поведения стада значительно уменьшается. Поэтому они предпочитают нападать на старых или ослабленных болезнями животных, особенно отбившихся от стада.

Сходное поведение выработалось и у приматов. При угрозе нападения хищника самки с детенышами оказываются в плотном кольце самцов.

В эволюции связи хищник — жертва происходит постоянное совершенствование и хищников, и их жертв.

Потребность в азоте у растений, произрастающих на бедных питательными веществами почвах, промываемых водой, привела к возникновению у них очень интересного явления. Эти растения обладают приспособлениями для ловли насекомых. Так, листовые пластинки эндемика штата Северная Каролина (США) венериной мухоловки превратились в створки с зубцами. Створки захлопываются, как только насекомое коснется чувствительных волосков на листовой пластинке. У встречающейся в России росянки круглолистной листья собраны в прикорневую розетку. Вся верхняя сторона и края каждого листа усажены железистыми волосками. В центре листа железистые волоски короткие, по краям — длинные. Головку волоска окружает прозрачная капелька густой липкой тягучей слизи. Мелкие мухи или муравьи садятся или вползают на лист и прилипают к нему. Насекомое бьется, пытаясь освободиться, но все волоски потревоженного листа изгибаются навстречу добыче, обволакивая ее слизью. Край листа медленно загибается и покрывает насекомое. Слизь, выделяемая волосками, содержит ферменты, поэтому добыча вскоре переваривается.

Питание животными — хищничество — встречается также у грибов. Хищные грибы образуют ловчие аппараты в виде маленьких овальных или шаровидных головок, расположенных на коротких веточках мицелия. Однако самый распространенный тип ловушки — клейкие трехмерные сети, состоящие из большого числа колец, образующихся в результате ветвления гиф. Часто хищные грибы ловят животных, превосходящих их по размерам, например круглых червей. Процесс улавливания напоминает ловлю мух на липкую бумагу. Вскоре после запутывания червя гифы гриба прорастают внутрь и быстро заполняют все тело. Весь процесс продолжается около суток. В отсутствие нематод грибы не образуют ловушек. Возникновение сложного ловчего аппарата стимулируется химически, продуктами жизнедеятельности червей.

Паразитизм. Организмы могут использовать другие виды не только как место обитания, но и как постоянный источник питания. Такая форма сожительства получила название паразитизма. Паразитизм распространен широко и встречается уже у прокариот. Известно несколько десятков тысяч видов паразитических форм, из них около 500 — паразиты человека, поэтому изучение паразитов необходимо для предупреждения и лечения заболеваний. Паразиты причиняют большой ущерб и сельскому хозяйству. Изучением их жизнедеятельности, путей распространения и разработкой мер борьбы с паразитарными заболеваниями занимается наука паразитология.

Переход к паразитизму резко увеличивает возможность вида выжить в борьбе за существование. Организм-хозяин служит для паразита источником питания, очень часто — местом обитания, защитой от врагов. Тело хозяина создает для живущих в нем организмов благоприятный и относительно ровный микроклимат, не подверженный тем значительным колебаниям, которые всегда имеют место в природе.

Различают несколько форм паразитизма. Паразиты могут быть *временными*, когда организм-хозяин подвергается нападению на короткий срок, лишь на время питания. Таковы клопы, в частности постельный клоп, всюду следующий за человеком. Очень опасен поцелуйный клоп, обитающий в тропиках, — крупное, 1,5—3,5 см в длину, насекомое. Эти клопы ведут ночной образ жизни. Они заселяют глинобитные дома или камышовые хижины, постройки для скота. Нападая на человека, клопы прокалывают кожу около губы на месте перехода кожи в слизистую оболочку (отсюда название паразитов). Напившись крови, клоп выпускает на месте укуса каплю экскрементов, содержащую трипаносом — возбудителей тяжелой болезни. Трипаносомы внедряются в ранку или в места расчесов.

К временным паразитам относятся слепни, комары, мухи жигалки, блохи. Нередко на одного хозяина нападает много паразитов. В этих случаях организму хозяина наносится большой ущерб и он может погибнуть.

Паразитизм не всегда можно отличить от хищничества. Например, миноги нападают на треску, лососей, корюшку, осетров и других крупных рыб и даже на китов. Присосавшись к жертве, минога питается соками ее тела в течение нескольких дней, даже недель. Выделения щечных желез миноги препятствуют свертыванию крови, разрушают эритроциты и вызывают распад тканей. Многие рыбы погибают от ран. При массовом размножении миноги наносят большой ущерб ценным промысловым рыбам.

При более тесном контакте паразита с хозяином эволюционное преимущество получают организмы, способные длительное время использовать хозяина, не приводя его к слишком ранней гибели и обеспечивая себе тем самым наилучшее существование. Паразитизм становится *постоянным*. К числу постоянных паразитов относятся простейшие (малярийный плазмодий, дизентерийная амеба), плоские черви (сосальщики, цепни), круглые черви (аскарида, трихина, власоглав и многие другие), членистоногие (чесоточный зудень, вши). Поскольку при постоянном паразитизме организм хозяина — единственное местообитание для паразита, с гибелью хозяина погибает и паразит.

С течением времени отбор на сопротивляемость приводит к тому, что вред от присутствия паразита становится менее ощутимым. Например, в крови африканских антилоп часто обнаруживаются жгутиковые простейшие трипаномы (рис. 25.14), переносчиком которых является кровососущая муха це-це. Антилопам трипаномы ощутимого вреда не приносят. Но если простейшие попадают в кровь человека, развивается тяжелая болезнь (сонная болезнь), всегда приводящая к смертельному исходу. Таким образом, катастрофические последствия заражения паразитами наблюдаются в тех случаях, когда взаимоотношения паразит — хозяин не стабилизированы длительным естественным отбором. По этой причине гораздо больший вред сельскохозяйственным растениям и животным причиняют завозные вредители, чем местные.



Рис. 25.14. Трипаномы в образце крови

Паразиты могут поселяться не только в крови, но и в тканях, и в полостях тела (рис. 25.15). Например, ленточные черви — процветающая группа животных, ведущая исключительно паразитический образ жизни. Цикл их развития обычно сопровождается сменой хозяев.

Паразитические отношения часто встречаются и у растений. Особенно широко распространены паразитические бактерии и грибы. Они поселяются на вегетативных органах древесных и травянистых растений, вызывая у них заболевания. Низшие грибы питиум служат причиной корневой гнили многих растений. Этот гриб особенно сильно вредит всходам сахарной свеклы, пораженные ткани которой буреют и загнивают.

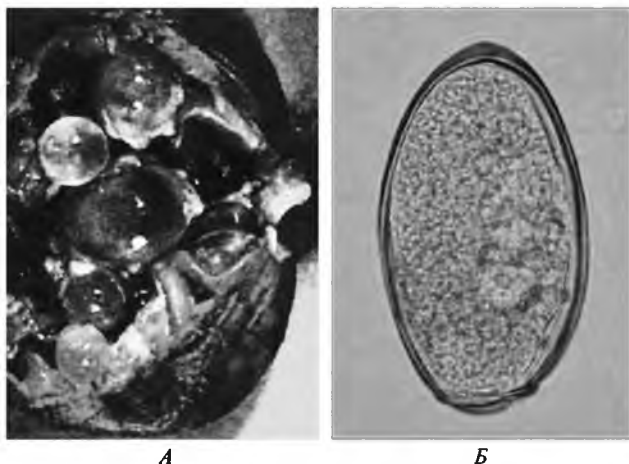


Рис. 25.15. Ленточный червь эхинококк: *А* — финна; *Б* — яйцо

Один из самых процветающих паразитов высших растений — грибок рода фитофтора. Некоторые виды этого рода поражают практически любые растения, так как они не специализированы к какой-то определенной группе растений. Другие низшие грибы — мучнисто-росяные, ржавчинные и головневые также наносят большой ущерб зерновым и другим сельскохозяйственным культурам.

Есть паразиты и среди цветковых растений. Они особенно распространены в тропиках, но нередко встречаются и в умеренной зоне. У наружных паразитов большая часть тела находится вне хозяина, а в него проникают лишь органы питания — присоски. Один из наиболее распространенных наружных паразитов — повилика, растущая на многих видах трав и кустарников. Повилика обвивается вокруг стеблей растения-хозяина, внедряясь в них присосками. Листья у повилики отсутствуют: она питается только за счет органических и минеральных веществ хозяина. На многих сельскохозяйственных растениях (подсолнечник, конопля, табак) паразитирует заразиха — бесхлорофильное растение с толстым мясистым стеблем и бесцветными листьями. У растений встречаются и внутренние паразиты, когда почти все их тело помещается внутри тканей хозяина, а наружу выходят лишь органы размножения. Обитающая в тропиках раффлезия имеет расчлененное на тонкие нити тело, погруженное в ткани питающего растения, а снаружи развиваются лишь цветки.

В одном и том же растительном сообществе могут быть виды, пораженные паразитами и совсем не затронутые ими. В пределах одного

вида часть особей тоже может быть свободна от паразитов. Угнетенные паразитами растения менее жизнеспособны. Вследствие этого конкурентоспособность растений в сообществах неодинакова.

Среди причин, определяющих пораженность растений паразитами или, напротив, устойчивость к ним, ведущее значение имеет генотип. Поэтому так важна селекционная работа, направленная на выведение сортов культурных растений, устойчивых к паразитам.

Образ жизни паразитов, вызывая в процессе эволюции глубокие изменения в строении и жизнедеятельности, служит причиной появления у них многих приспособлений к новым условиям существования. У паразитов развиваются органы прикрепления — присоски, крючки, коготки и т.п. У кровососущих животных увеличивается вместимость пищеварительной системы за счет появления слепых выростов кишечной трубки (клеши, пиявки). Многие паразиты утрачивают отдельные органы и целые системы — органы зрения, передвижения. У них упрощается строение органов чувств.

Паразитические формы характеризуются очень высокой продуктивностью.

Так, свиной цепень за сутки может выделять до 5 млн яиц. В громадном количестве образуются семена растений-паразитов, к тому же обладающие долговечностью и сохраняющие всхожесть многие годы. Все это увеличивает вероятность контакта с организмом-хозяином.

Своеобразна форма паразитизма, при которой паразит использует для питания не ткани и соки организма хозяина, а пищу, предназначенную для его потомства. Есть мухи, откладывающие яйца в гнезда одиночных ос, где личинки мух питаются парализованными гусеницами, заготовленными осой для своего потомства.

Муха, готовая к откладке яиц, следует за осой, которая и «приводит» ее к своему гнезду. Дождавшись, когда оса улетит, муха проникает в гнездо и откладывает яйца. Из них сразу же вылупляются личинки, и развитие паразита совершается быстрее, чем развитие хозяина. Такая форма паразитизма получила название гнездового. Гнездовой паразитизм свойствен и позвоночным животным. Обыкновенная кукушка откладывает свои яйца в гнезда более 100 видов птиц, преимущественно мелких воробьиных. Кукушка откладывает по одному яйцу непосредственно в гнездо птиц другого вида во время отсутствия хозяев или на землю, а потом переносит в клюве в гнездо, и в этом случае птенцы паразитического вида развиваются быстрее, чем птенцы хозяев. Вылупившийся из яйца кукушонок выталкивает яйца своих хозяев,

точно так же он поступает с птенцами, если они успевают появиться на свет. Оставшись один, птенец кукушки получает всю пищу, приносимую приемными родителями, и быстро растет.

Когда паразиты поселяются в теле другого животного или человека, они зачастую оказывают неблагоприятное воздействие на хозяина. Такое воздействие часто вызывается механическими причинами из-за крючков, присосок, коготков и других приспособлений, предназначенных для того, чтобы удерживаться внутри тела или на поверхности хозяина. Механические повреждения причиняют личинки паразитических червей, когда они проходят через неповрежденную кожу или стенки сосудов или полостей. Крупные паразиты — лентецы, цепни, аскариды — могут образовывать клубки и закрывать просвет кишечника и даже вызывать разрыв его стенки. Желчные протоки печени нередко закупориваются печеночными сосальщиками. Токсическое действие оказывают продукты жизнедеятельности паразитов. Например, при выходе малярийных плазмодиев из эритроцитов (рис. 25.16) в плазму крови сюда поступают и продукты их обмена. В результате у больного повышается температура (развивается приступ лихорадки).

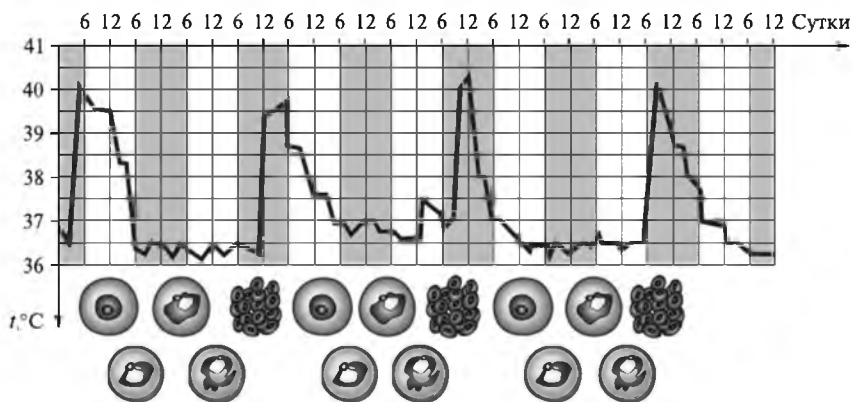


Рис. 25.16. Температурная кривая человека при заболевании трехдневной малярией. Внизу — стадии развития малярийного плазмодия

У человека некоторые паразиты не только снижают жизнедеятельность, но и могут приводить к инвалидности. В странах с тропическим и субтропическим климатом широко распространены круглые черви нитчатки, получившие название от нитевидной формы тела. Они име-

ют 5—10 см в длину и 0,2—0,36 мм в толщину. Поселяясь в лимфатических сосудах, нитчатки могут закупоривать их просвет и тем самым нарушать отток лимфы. Объем пораженного органа резко увеличивается, достигая громадных размеров. Если закупориваются лимфатические сосуды нижних конечностей, развивается «слоновая болезнь» (рис. 25.17).



А



Б

Рис. 25.17. «Слоновая болезнь» у человека:
А — больной; **Б** — нитчатка — возбудитель заболевания

Для практической деятельности человека большой интерес представляет использование паразитов для борьбы с переносчиками возбудителей инфекционных заболеваний или с вредителями сельского хозяйства. Существуют паразитические низшие грибы, которые поражают насекомых или их личинок. Часто встречается заболевание комнатной мухи — микоз, вызванное грибом. В отдельные годы наблюдается массовая гибель гусениц бабочек, жуков, пораженных гри-

бами. Особенно важно то, что такие паразиты есть и у насекомых, имеющих медицинское значение, — комаров. В настоящее время предпринимаются попытки культивирования грибов — паразитов насекомых. Достигнуты успехи в снижении численности златогузки, тлей, сосновой совки путем заражения насекомых-вредителей грибами.

Биологические методы борьбы приобретают все большее значение и в будущем позволят сократить применение ядохимикатов в сельском хозяйстве.

Собственно антибиоз. С примером типичного антибиоза каждый из нас знаком на примере грибов, вырабатывающих специальные биологически активные вещества — антибиотики. Именно от них получила название и вся группа отношений: антибиотики, выделяемые в окружающую среду, снижают интенсивность жизнедеятельности болезнетворных бактерий или вовсе убивают их. Другим примером антибиоза может служить выделение растительным организмом фитонцидов, обладающих бактерицидным эффектом (от греч. *bakterion* — палочка и лат. *cido* — убивать) и защищающих от вирусов, бактерий и патогенных грибов.

Нейтрализм — форма взаимоотношений, при которой совместно обитающие на одной территории организмы не влияют друг на друга. При нейтрализме особи разных видов не связаны друг с другом непосредственно, но, формируя биоценоз, зависят от состояния сообщества в целом. Например, белки и лоси в одном лесу не контактируют друг с другом, однако угнетение леса засухой сказывается на каждом из них, хотя и в разной степени.

Все перечисленные формы биологических связей между видами служат регуляторами численности животных и растений в биоценозе, определяя степень его устойчивости; при этом чем богаче видовой состав биоценоза, тем устойчивее сообщество в целом.

Опорные точки

- Множественность форм антибиотических, симбиотических и нейтральных отношений между организмами внутри сообществ образует биоценозы.
- Симбиоз, нейтрализм и антибиоз характерны для взаимодействия организмов всех царств живой природы.
- Нейтральный характер взаимоотношений между организмами свидетельствует лишь об отсутствии прямых контактов между организмами.

Вопросы и задания для повторения

1. Перечислите основные формы негативных взаимоотношений организмов.
2. По каким критериям можно отличить хищничество от паразитизма?
3. Как сказывается конкуренция на интенсивности жизнедеятельности соперничающих видов?
4. Каким образом антибиоз влияет на интенсивность естественного отбора?
5. Какое значение имеет нейтрализм для развития биогеоценоза?
6. Какие формы взаимоотношений между организмами, по вашему мнению, преобладают в пресноводном водоеме и доминируют во влажном тропическом лесу?
7. Как вы думаете, каким образом взаимоотношения между организмами различных систематических групп обеспечивают биологическое равновесие в экологической системе?
8. Какую цель преследует изучение экологии в общеобразовательном курсе предметов?
9. Зачем во всех цивилизованных странах мира создаются правительственные экологические структуры и чем, по вашему мнению, они должны руководствоваться в своей деятельности?
10. Как знание биогеографии и центров происхождения культурных растений может повлиять на развитие сельского хозяйства в нашей стране?
11. При организации посадок плодовых деревьев и овощных культур, разведении животных на дачном или приусадебном участке хозяева часто сталкиваются с проблемой выбора необходимых сортов растений и пород животных. Какие экологические знания позволят с наименьшими затратами получить на небольшой площади наибольший урожай?
12. Обратите внимание и отметьте интенсивность действия абиотических факторов среды в городе и сельской местности.
13. Оцените климатические особенности вашего постоянного места жительства и влияние хозяйственной деятельности человека на структуру типичных биомов.

Глава 26

БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК. НООСФЕРА

Современный человек сформировался около 30—40 тыс. лет назад. С этого времени в эволюции биосферы стал действовать новый фактор — антропогенный. Из этой главы вы узнаете о том, как развитие человеческого общества влияет на эволюцию биосферы; как сказывается хозяйственная деятельность человека на состоянии биоценозов и отдельных видов организмов, в них входящих.

Термин «ноосфера» был предложен в 1927 г. французским математиком и философом Э. Леруа. *Noos* — древнегреческое название человеческого разума. Следовательно, ноосфера — сфера человеческого разума.

26.1. Воздействие человека на природу в процессе становления общества

Первая созданная человеком культура — палеолит (каменный век) продолжалась примерно 20—30 тыс. лет; она совпала с длительным периодом оледенения. Экономической основой жизни человеческого общества была охота на крупных животных: благородного и северного оленей, шерстистого носорога, осла, лошадь, мамонта, тура. На стоянках человека каменного века находят многочисленные кости диких животных — свидетельство успешной охоты.

Интенсивное истребление крупных травоядных животных привело к сравнительно быстрому сокращению их численности и исчезновению многих видов. Если мелкие травоядные могли восполнять потери от преследования охотниками высокой рождаемостью, то крупные животные в силу эволюционной истории были лишены этой возможности.

Дополнительные трудности для травоядных животных возникли вследствие изменения природных условий в конце палеолита.

10—12 тыс. лет назад наступило резкое потепление, ледник отступил, леса распространились в Европе, вымерли крупные животные. Это создало новые условия жизни, разрушило сложившуюся экономическую базу человеческого общества. Закончился период его развития, характеризовавшийся только использованием природных ресурсов в качестве пищи, т.е. чисто потребительским отношением к окружающей среде.

В следующую эпоху — эпоху неолита (новый каменный век) — наряду с охотой (на лошадь, дикую овцу, благородного оленя, кабана, зубра, козла и т.д.), рыбной ловлей и собирательством (моллюсков, орехов, ягод, плодов, съедобных корней) все большее значение приобретает процесс производства пищи. Делаются первые попытки одомашнивания животных и разведения растений, зарождается производство керамики. Уже 9—10 тыс. лет назад существовали поселения, среди остатков которых обнаруживают пшеницу, ячмень, чечевицу, кости домашних животных — коз, овец, свиней. В разных местах Передней и Средней Азии, Кавказа, Южной Европы развиваются зачатки земледельческого и скотоводческого хозяйства. Широко используется огонь и для уничтожения растительности при освобождении территории от леса в условиях подсечного земледелия, и как средство охоты. Начинается освоение минеральных ресурсов, зарождается металлургия.

Все шире и шире практика сельского хозяйства развивается в Древнем мире и в Средние века. Не отстает и промышленность: металлургия (бронзовый век сменяется железным), строительство (в качестве стройматериалов используется дерево и камень).

Рост населения, качественный скачок в развитии науки и техники за последние два столетия, и особенно в наши дни, привели к тому, что деятельность человека стала фактором планетарного масштаба, направляющей силой дальнейшей эволюции биосферы. Возникли антропоценозы (от греч. *anthropos* — человек, *koinos* — общий, общность) — сообщества организмов, в которых человек является доминирующим видом, а его деятельность — определяющей состоянием всей системы. В.И. Вернадский считал, что влияние научной мысли и человеческого труда обусловило переход биосферы в новое состояние — ноосферу (сферу разума). Сейчас человечество использует для своих нужд все большую часть территории планеты и все большие ко-

личества минеральных ресурсов. Рассмотрим современное состояние биосферы и перспективы ее развития.

Опорные точки

- Ранние стадии эволюции человечества характеризуются добычей пищи посредством охоты, рыбной ловли и собирательства.
- В дальнейшем все большее значение приобретает процесс производства пищи, сопровождающийся глубоким воздействием на природу.

Вопросы для повторения

1. Как отразилась на окружающей среде деятельность первобытного человека?
2. К какому периоду развития человеческого общества относится зарождение сельскохозяйственного производства?
3. Кто впервые ввел в науку термин «ноосфера»?

26.2. Природные ресурсы и их использование

Биологические, в том числе пищевые ресурсы планеты обуславливают возможности жизни человека на Земле, а минеральные и энергетические служат основой материального производства человеческого общества.

Среди природных богатств планеты различают неисчерпаемые и исчерпаемые ресурсы.

Неисчерпаемые ресурсы. Неисчерпаемых природных ресурсов не так уж много. Они подразделяются на космические, климатические и водные. Это энергия солнечной радиации, морских волн, ветра. С учетом огромной массы воздушной и водной среды планеты неисчерпаемыми считают атмосферный воздух и воду.

Выделение это относительно. Например, пресную воду уже давно следует рассматривать как ресурс исчерпаемый, поскольку во многих регионах земного шара возник острый дефицит воды. Можно говорить и о неравномерности ее распределения, и невозможности ее использования из-за загрязнения. Условно считают и кислород атмосферы неисчерпаемым ресурсом.

Ученые-экологи полагают, что при современном уровне технологии использования атмосферного воздуха и воды эти ресурсы можно рассматривать как неисчерпаемые только при разработке и реализа-

ции крупномасштабных программ, направленных на восстановление их качества.

Исчерпаемые ресурсы делятся на **возобновляемые** и **невозобновляемые**.

К возобновляемым относят растительный и животный мир, плодородие почв; к невозобновляемым ресурсам — полезные ископаемые. Их использование человеком началось в эпоху неолита. Первыми металлами, которые нашли применение, были золото и медь. Добывать руды, содержащие медь, а также олово, серебро, свинец умели уже за 4 тыс. лет до н.э.

В настоящее время человек вовлек в сферу своей промышленной деятельности преобладающую часть известных минеральных ресурсов. Из земных недр извлекается все больше различных руд, каменного угля, нефти и газа. Научно-технический прогресс открывает все новые области применения черных и цветных металлов, различного неметаллического сырья. В результате расширяется разработка бедных руд, увеличивается добыча нефти со дна моря (например, освоение шельфа северных морей). В хозяйственный оборот вовлекаются новые территории, растет использование древесины и промысловых животных. Подвергаются обработке значительные площади суши с целью выращивания растительных продуктов питания и создания кормовой базы для животноводства.

В современных условиях значительная часть поверхности Земли распахана или представляет собой полностью или частично окультуренные пастбища для домашних животных. Развитие промышленности и сельского хозяйства потребовало больших площадей для строительства городов, промышленных предприятий, разработки полезных ископаемых, сооружения коммуникаций. Таким образом, к настоящему времени человеком преобразовано более 20% суши.

Значительные площади поверхности суши исключены из хозяйственной деятельности человека вследствие накопления на ней промышленных отходов и невозможности использования районов, где ведется разработка и добыча полезных ископаемых. На прилегающих территориях создаются отвалы, карьеры, терриконы — земляные конусы, провальные воронки, возникающие на местах пустот под землей.

Из числа восполняемых природных ресурсов большую роль в жизни человека играет лес, имеющий немаловажное значение как географический и экологический фактор. Леса предотвращают эрозию почвы, задерживают поверхностные воды, т.е. служат влагонапитателями, способствуют поддержанию уровня грунтовых вод. В лесах обитают животные, представляющие материальную и эстетическую

ценность для человека: копытные, пушные звери и другая дичь. В нашей стране леса занимают около 30% всей ее суши и являются одним из основных природных богатств.

Несмотря на длительную историю культурного земледелия, дикая природа продолжает служить для человека существенным источником продуктов питания. В первую очередь сюда относится рыболовство. В разных странах мира в белковом рационе человека рыба составляет от 17 до 83%. Из рыбы, кроме того, получают витамины, кормовую муку для скота, малоценные сорта рыб перерабатывают на удобрение для полей. Основная доля рыбных богатств (около 90%) сосредоточена в морях. При этом около 90% всего улова приходится на материковый шельф — на прибрежные воды глубиной до 200 м, которые составляют всего лишь 8% всей площади Мирового океана. Населенность остальной акватории Мирового океана гораздо ниже и соответственно выше трудности лова. Важный объект морского промысла — водные млекопитающие. Добыча китов составляет несколько десятков тысяч особей в год. Киты и ластоногие служат источником мяса, жира, некоторые виды добывают ради шкур с прочным и красивым мехом. Значение диких растений и животных для человека не исчерпывается их пищевой ценностью. Подавляющее большинство их необходимы как обязательные компоненты биоценозов, без них понятие «природа» просто утрачивает свое значение. Растения, например лекарственные, приносят человеку ощутимую пользу. Дикорастущие виды до сих пор являются исходным материалом для селекции. Среди диких животных есть виды, перспективные для одомашнивания.

Таким образом, человечество интенсивно потребляет как живые, так и минеральные природные ресурсы. Однако такое использование окружающей среды имеет свои отрицательные последствия.

Опорные точки

- Биологические и минеральные ресурсы планеты определяют саму возможность существования человечества.
- Большинство природных ресурсов являются в большей или меньшей степени исчерпаемыми либо за счет конечности запасов, либо вследствие преобладания скорости использования над временем воспроизведения.

Вопросы и задания для повторения

1. Охарактеризуйте неисчерпаемые природные ресурсы.
2. Расскажите, как человек использует неисчерпаемые ресурсы.

3. Что такое исчерпаемые природные ресурсы?
4. Какие ресурсы называют возобновляемыми?
5. Какие ресурсы относятся к невозобновляемым?

26.3. Последствия хозяйственной деятельности человека для окружающей среды

В соответствии с плотностью населения меняется и степень воздействия человека на окружающую среду. Однако при современном уровне развития производительных сил деятельность человеческого общества сказывается на биосфере в целом.

В этом и последующих параграфах будет показано, к чему приводит производственная деятельность человека и как предотвратить или исключить ее отрицательные последствия.

Загрязнение воздуха. В процессе своей деятельности человек загрязняет воздушную среду. Над городами и промышленными районами в атмосфере возрастает концентрация газов, которые обычно в сельской местности содержатся в очень небольших количествах или совсем отсутствуют. Загрязненный воздух вреден для здоровья. Кроме того, вредные газы, соединяясь с атмосферной влагой и выпадая в виде кислотных дождей, ухудшают качество почвы и снижают урожай сельскохозяйственных растений и продуктивность природных фитоценозов.

Основные причины загрязнения атмосферы — сжигание природного топлива и металлургическое производство. Если в XIX и в начале XX в. поступающие в окружающую среду продукты сгорания угля и жидкого топлива почти полностью ассимилировались растительностью Земли, то в настоящее время содержание вредных продуктов сгорания неуклонно возрастает. Из печей, топок, выхлопных труб автомобилей в воздух попадает целый ряд загрязняющих веществ. Среди них выделяется сернистый ангидрид — ядовитый газ, легко растворимый в воде.

Концентрация сернистого газа в атмосфере особенно высока в окрестностях медеплавильных заводов. Он вызывает разрушение хлорофилла, недоразвитие пылевых зерен, засыхание и опадание листьев и хвои. Часть SO_2 окисляется до серного ангидрида. Растворы сернистой и серной кислот, выпадая с дождями на поверхность Земли, причиняют вред живым организмам, разрушают здания. Почва приобретает кислую реакцию, из нее вымывается перегной (гумус) — органическое вещество, содержащее все компоненты, необходимые для

развития растений. Кроме того, в ней снижается количество солей кальция, магния, калия. В кислых почвах уменьшается и число обитающих в них видов животных, замедлена скорость разложения опада. Все это создает неблагоприятные условия для роста растений.

Каждый год в результате сжигания топлива в атмосферу поступают миллиарды тонн CO_2 . Половина диоксида углерода, образующегося при сгорании ископаемого топлива, поглощается океаном и зелеными растениями, половина остается в воздухе. Содержание CO_2 в атмосфере постепенно возрастает и за последние 100 лет увеличилось более чем на 10%. CO_2 препятствует тепловому излучению в космическое пространство, создавая так называемый парниковый эффект. Изменение содержания CO_2 в атмосфере в значительной мере влияет на климат Земли.

Промышленные предприятия и автомобили служат причиной поступления в атмосферу многих ядовитых соединений — окислов азота, оксида углерода, соединений свинца (каждый автомобиль выделяет за год 1 кг свинца), различных углеводородов — ацетилен, этилена, метана, пропана, толуола, бензопирена и др. Вместе с капельками воды они образуют ядовитый туман — смог, вредно действующий на организм человека, на растительность городов. Жидкие и твердые частицы (пыль), взвешенные в воздухе, уменьшают количество солнечной радиации, достигающей поверхности Земли. Так, в больших городах солнечная радиация уменьшается на 15%, ультрафиолетовое излучение — на 30% (а в зимние месяцы оно может совсем исчезнуть).

Загрязнение пресных вод. Масштабы использования водных ресурсов быстро увеличиваются. Это связано с ростом населения и улучшением санитарно-гигиенических условий жизни человека, развитием промышленности и орошаемого земледелия. Суточное потребление воды на хозяйственно-бытовые нужды в сельской местности составляет 50 л на одного человека, в городах — 150 л.

Огромное количество воды используется в промышленности. На выплавку 1 т стали необходимо 200 м³ воды, а 1 т никеля — 4 тыс. м³. На производство 1 т бумаги требуется 100 м³, на изготовление 1 т синтетического волокна — от 2,5 тыс. до 5 тыс. м³. Промышленность поглощает 85% всей воды, расходуемой в городах, оставляя на хозяйственно-бытовые цели около 15%.

Еще больше воды необходимо для орошения. В течение года на 1 га поливных земель уходит 12—14 м³ воды. В нашей стране ежегодно на орошение расходуется более 150 км³, в то время как на все другие нужды — около 50 км³ воды.

Постоянное увеличение водопотребления на планете ведет к опасности «водного голода», что обуславливает необходимость разработки мероприятий по рациональному использованию водных ресурсов.

Кроме высокого уровня расхода нехватка воды вызывается ее растущим загрязнением вследствие сброса в реки отходов промышленного и особенно химического производства и коммунальных сточных вод. Бактериальное загрязнение и ядовитые химические вещества (например, фенол) приводят к омертвлению водоемов. Вредные последствия имеет также сплав леса по рекам, который часто сопровождается заторами. При длительном пребывании древесины в воде она теряет деловые качества, а вымываемые из нее вещества губительно действуют на рыб.

В реки и озера поступают и вымываемые из почвы дождями минеральные удобрения — нитраты и фосфаты, которые в больших концентрациях способны резко изменять видовой состав водоемов, а также различные ядохимикаты — пестициды, используемые в сельском хозяйстве для борьбы с насекомыми-вредителями. Для аэробных организмов, обитающих в пресных водах, неблагоприятным фактором служит и сброс предприятиями теплых вод. В теплой воде кислород плохо растворяется и его дефицит может приводить многие организмы к гибели.

Загрязнение Мирового океана. Значительному загрязнению подвергаются воды морей и океанов. С речным стоком, а также от морского транспорта в моря поступают болезнетворные отходы, нефтепродукты, соли тяжелых металлов, ядовитые органические соединения, в том числе пестициды. Загрязнение морей и океанов достигает таких масштабов, что в ряде случаев выловленные рыбы и моллюски оказываются непригодными для употребления в пищу. ДДТ обнаружен даже в организме пингвинов, обитающих в Антарктиде.

Антропогенные изменения почвы. Плодородный слой почвы формируется очень долго. В то же время ежегодно вместе с урожаем из почвы изымаются десятки миллионов тонн азота, калия, фосфора — главных компонентов питания растений. Основной фактор плодородия почвы — перегной (гумус) содержится в черноземах в количестве менее 5% массы пахотного слоя. На бедных почвах перегноя еще меньше. При отсутствии пополнения почв соединениями азота его запас может быть израсходован за 50—100 лет. Этого не происходит, поскольку культурное земледелие предусматривает добавление в почву органических и неорганических (минеральных) удобрений.

Внесенные в почву азотные удобрения используются растениями на 40—50%. Остальная часть (около 20%) восстанавливается микро-

организмами до газообразных веществ — N_2 , N_2O и улетучивается в атмосферу или вымывается из почвы. Таким образом, минеральные азотные удобрения не обладают длительным действием и поэтому их приходится вносить ежегодно. При недостаточном внесении органических и неорганических удобрений почва истощается и урожаи падают. Неблагоприятные изменения в почве наступают и в результате неправильных севооборотов, т.е. ежегодного посева одних и тех же культур, например картофеля. Включение же в севообороты бобовых культур обогащает почву азотом. Посевы клевера и люцерны за счет связывания N_2 симбиотическими клубеньковыми бактериями позволяют задержать в почве до 300 кг азота на 1 га. Севообороты необходимы и для борьбы с растительноядными червями — нематодами, которые значительно снижают урожай. Например, луковично-чесночная нематода может снизить урожай лука на 50%.

К числу антропогенных изменений почвы относится эрозия (от лат. *erosio* — разъедать). Эрозия представляет собой разрушение и снос почвенного покрова потоками воды или ветром. Широко распространена и наиболее разрушительна водная эрозия. Она возникает на склонах и развивается при неправильной обработке земли. Вместе с талыми и дождевыми водами с полей ежегодно уносятся в реки и моря миллионы тонн почвы. Если размыву ничто не препятствует, мелкие промоины превращаются в более глубокие и, наконец, в овраги. На юге европейской части страны овраги занимают большие территории, уменьшая полезную площадь обрабатываемых земель.

Ветровая эрозия наиболее сильно проявляется в южных степных областях нашей страны. Она возникает в районах с сухой обнаженной почвой, с изреженным растительным покровом. Чрезмерный выпас скота в степях и полупустынях способствует ветровой эрозии и быстрому разрушению травяного покрова. Для восстановления слоя почвы толщиной 1 см в естественных условиях требуется 250—300 лет. Следовательно, пыльные бури приносят невосполнимые потери плодородного слоя почвы.

Значительные территории со сформированными почвами изымаются из сельскохозяйственного оборота вследствие открытого способа разработки полезных ископаемых, залегающих на небольшой глубине. Открытый способ добычи дешев, так как избавляет от сооружения дорогостоящих шахт и сложной системы коммуникаций, а также повышает безопасность. Вырытые глубокие карьеры и отвалы грунта разрушают не только земли, подлежащие разработке, но и окружающие территории, при этом нарушается гидрологический режим местности,

загрязняются воды, почва и атмосфера, снижается урожай сельскохозяйственных культур. В районах подземной добычи полезных ископаемых формируется провально-терриконовый тип местности. Эти две особенности рельефа тесно связаны друг с другом: провалы образуются в результате возникновения пустот под земной поверхностью, а терриконы — в тех местах, где складывается пустая порода. Терриконы (земляные конусы) возникают не только вокруг шахт, но и около заводов, электростанций и других промышленных предприятий. Они занимают много места, сильно пылят при ветре, а многие из них продолжают тлеть внутри, выделяя едкий дым и сернистый газ.

Влияние человека на растительный и животный мир. Воздействия человека на живую природу складываются из прямого влияния и косвенного изменения природной среды. Одна из форм прямого воздействия на растения и животных — вырубка леса.

Выборочные и санитарные рубки, регулирующие состав и качество леса и необходимые для удаления поврежденных и больных деревьев, существенно не влияют на видовой состав лесных биоценозов. Другое дело — сплошная вырубка древостоя. Оказавшись внезапно в условиях открытого местообитания, растения нижних ярусов леса испытывают неблагоприятное влияние прямого солнечного излучения.

У теневыносливых растений травянистого и кустарничкового ярусов разрушается хлорофилл, угнетается рост, некоторые виды исчезают. На местах вырубок поселяются светолюбивые растения, устойчивые к повышенной температуре и недостатку влаги. Меняется и животный мир: виды, связанные с древостоем, исчезают или мигрируют в другие места.

Ощутимое воздействие на состояние растительного покрова оказывает массовое посещение лесов отдыхающими и туристами. В этих случаях вредное влияние заключается в вытаптывании, уплотнении почвы и ее загрязнении.

Уплотнение почвы угнетает корневые системы и приводит к засыханию древесных растений. Вытаптывание трав нарушает существенные этапы круговорота веществ, обрекая деревья на частичное голодание. Прямое влияние человека на животный мир заключается в истреблении организмов видов, представляющих для него пищевую или другую материальную пользу.

Считается, что с 1600 г. человеком было истреблено более 160 видов и подвидов птиц и не менее 100 видов млекопитающих. В длинном списке исчезнувших групп значится тур — дикий бык, живший на территории всей Европы. В XVIII веке была истреблена описанная

русским натуралистом Г.В. Стеллером морская корова (стеллерова корова) — водное млекопитающее, относящееся к отряду сиреновых. Немногим более ста лет назад исчезла дикая лошадь тарпан, обитавшая на юге России. Многие виды животных находятся на грани вымирания или сохранились только в заповедниках. Такова судьба бизонов, десятками миллионов населявших прерии Северной Америки, и зубров, прежде широко распространенных в лесах Европы. На Дальнем Востоке почти полностью истреблен пятнистый олень. Усиленный промысел китообразных привел на грань уничтожения несколько видов китов: серого, гренландского, голубого.

На численность животных оказывает влияние и хозяйственная деятельность человека, не связанная с промыслом. Резко сократилась численность уссурийского тигра. Это произошло в результате освоения территорий в пределах его ареала и сокращения кормовой базы. В Тихом океане ежегодно погибает несколько десятков тысяч дельфинов: в период лова рыбы они попадают в сети и не могут из них выбраться. Еще недавно, до принятия рыбаками специальных мер, число погибающих в сетях дельфинов достигало сотен тысяч. На морских млекопитающих очень неблагоприятное действие оказывает загрязнение воды. В таких случаях оказывается неэффективным запрет на отлов животных. Например, после запрещения отлова дельфинов в Черном море их численность не восстанавливается. Причина заключается в том, что в Черное море с речной водой и через проливы из Средиземного моря поступает много ядовитых веществ. Эти вещества особенно вредны для детенышей дельфинов, высокая смертность которых и предотвращает рост поголовья этих китообразных.

Исчезновение сравнительно небольшого числа видов животных и растений может показаться не очень существенным. Однако главная ценность живущих ныне видов заключается не в их хозяйственном значении. Каждый вид занимает определенное место в биоценозе, в цепи питания, и заменить его не может никто. Исчезновение того или иного вида ведет к уменьшению устойчивости биоценозов. Еще важнее то, что каждый вид обладает уникальными, присущими только ему свойствами. Утрата генов, определяющих эти свойства и отобранных в ходе длительной эволюции, лишает человека возможности в будущем воспользоваться ими для своих практических целей (например, для селекции).

Радиоактивное загрязнение биосферы. Проблема радиоактивного загрязнения биосферы возникла в 1945 г. после взрыва атомных бомб, сброшенных на японские города Хиросиму и Нагасаки. Испытания ядерного оружия, производимые до 1962 г. в атмосфере, вызвали гло-

бальное радиоактивное загрязнение. При взрыве атомных бомб возникает очень сильное ионизирующее излучение, радиоактивные частицы рассеиваются на большие расстояния, заражая почву, водоемы, живые организмы. Многие радиоактивные изотопы имеют длительный период полураспада, оставаясь опасными в течение всего времени своего существования. Достаточно вспомнить катастрофу на Чернобыльской АЭС и повреждения японской атомной станции в начале XXI в.

Все эти изотопы включаются в круговорот веществ, попадают в живые организмы и оказывают губительное действие на клетки. Очень опасен стронций-90 вследствие своей близости к кальцию. Накапливаясь в костях скелета, он служит постоянным источником облучения организма. Радиоактивный цезий (^{137}Cs) сходен с калием, его много в мышцах пораженных животных. Исследования показали, что в организме эскимосов Аляски, питающихся мясом северных оленей, в значительных количествах содержится цезий-137.

У испытаний ядерного оружия (а тем более при использовании этого оружия в военных целях) есть еще одна отрицательная сторона. При ядерном взрыве образуется громадное количество мелкой пыли, которая долго держится в атмосфере и поглощает значительную часть солнечной радиации. Расчеты отечественных ученых, подтвержденные исследователями разных стран мира, показывают, что даже при ограниченном, локальном применении ядерного оружия образовавшаяся пыль будет задерживать большую часть солнечного излучения. Наступит длительное похолодание (ядерная зима), которое неизбежно приведет к гибели все живое на Земле.

В настоящее время практически любая территория планеты — от Арктики до Антарктиды — подвержена многообразным антропогенным влияниям. Очень серьезный характер приобрели последствия разрушения природных биоценозов и загрязнения окружающей среды. Вся биосфера находится под все более усиливающимся давлением деятельности человека, поэтому актуальной задачей становятся природоохранительные мероприятия.

Опорные точки

- Сравнением промышленного производства воздействие человека на природу резко усилилось.
- Количество отходов, возникающих в результате хозяйственной деятельности человеческого общества, во много раз превышает то, которое может быть естественным образом утилизировано в биосфере.

- Низкая урожайность сельскохозяйственных культур делает необходимым расширение обрабатываемых площадей, что негативно сказывается на природе в целом.

Вопросы для повторения

1. Что является причиной и каковы последствия загрязнения атмосферы?
2. Каковы причины возможного возникновения «водного голода» в ряде регионов мира?
3. К чему приводит загрязнение вод Мирового океана?
4. Как сказывается хозяйственная деятельность человека на структуре и плодородии почвы?
5. Каково прямое влияние человека на растительный и животный мир Земли?

26.4. Охрана природы и перспективы рационального природопользования

В наши дни потребительское отношение к природе, изъятие ее ресурсов без осуществления мер по их восстановлению уходят в прошлое. Проблема рационального использования природных ресурсов, охрана природы от губительных последствий хозяйственной деятельности человека приобрели огромное государственное значение.

Не будет преувеличением сказать, что охрана среды обитания людей — дело всего человечества. Охрана природы и рациональное природопользование — проблема комплексная, и ее решение зависит как от последовательного осуществления государственных мероприятий, направленных на сбережение экосистем, так и от расширения научных знаний, которые обществу для собственного благополучия рентабельно и выгодно финансировать.

Здесь будут рассмотрены лишь некоторые примеры, показывающие направленность и эффективность природоохранительных мер.

Для вредных веществ в атмосфере законодательно установлены предельно допустимые концентрации, не вызывающие у человека ощутимых последствий. С целью предотвращения загрязнения атмосферы разработаны мероприятия, обеспечивающие правильное сжигание топлива, переход на газифицированное центральное отопление, установку на промышленных предприятиях очистных сооружений. Помимо предохранения воздуха от загрязнения очистные сооружения позволяют экономить сырье и возвращать в производство многие цен-

ные продукты. Например, улавливание серы из выделяющихся газов дает возможность увеличить выпуск серной кислоты, улавливание цемента сберегает продукцию, равную производительности нескольких заводов. На алюминиевых заводах установка фильтров на трубах предотвращает выброс в атмосферу фтора. Помимо строительства очистных сооружений ведутся поиски технологии, при которой образование отходов было бы сведено к минимуму. Этой же цели служит улучшение конструкции автомобилей, переход на другие виды топлива (сжиженный газ, этиловый спирт), при сжигании которого образуется меньше вредных веществ или не образуется вовсе. Разрабатываются автомобили с электрическим двигателем для передвижения в пределах города. Большое значение имеет правильная планировка городов и зеленые насаждения. Деревья очищают воздух от взвешенных в нем жидких и твердых частиц (аэрозолей), поглощают вредные газы. Например, сернистый газ хорошо поглощается тополем, липой, кленом, конским каштаном; фенолы — сиренью, шелковицей, бузиной.

Бытовые и промышленные сточные воды подвергаются механической, физико-химической и биологической обработке. Биологическая очистка заключается в разрушении растворенных органических веществ микроорганизмами. Вода пропускается через специальные резервуары, содержащие так называемый активный ил, в который входят микроорганизмы, окисляющие фенолы, жирные кислоты, спирты, углеводороды, нефть и т.д.

Очистка сточных вод не решает всех проблем. Поэтому все больше предприятий переходит на новую технологию — замкнутый цикл, при котором очищенная вода вновь поступает в производство. Новые технологические процессы позволяют в десятки раз сократить количество воды, необходимое для промышленных целей.

Охрана недр заключается прежде всего в предотвращении непроизводительных затрат органических и минеральных ресурсов и комплексном их использовании. Например, много каменного угля теряется при подземных пожарах, горючий газ сгорает в факелах на нефтепромыслах. Разработка технологии комплексного извлечения металлов из железосодержащих руд позволяет получать дополнительно такие ценные элементы, как титан, кобальт, вольфрам, молибден и др.

Для повышения продуктивности сельского хозяйства громадное значение имеет правильная агротехника и осуществление специальных мероприятий по охране почвы. Например, борьба с оврагами успешно ведется путем посадки растений — деревьев, кустарников, трав. Растения защищают почвы от смыва и уменьшают скорость

течения воды. Окультуривание оврагов позволяет использовать их в хозяйственных целях. Посев завезенной из Америки аморфы, имеющей мощную корневую систему, не только эффективно предотвращает смыв почвы: само растение дает бобы, имеющие высокую кормовую ценность. Разнообразие посадок и посевов по оврагу способствует образованию стойких биоценозов. В зарослях поселяются птицы, что имеет немаловажное значение для борьбы с вредителями. Защитные лесонасаждения в степях препятствуют водной и ветровой эрозии полей.

Развитие биологических методов борьбы с вредителями позволяет резко сократить использование в сельском хозяйстве пестицидов. В настоящее время в охране нуждаются 2 тыс. видов растений, 236 видов млекопитающих, 287 видов птиц. Международным союзом охраны природы учреждена специальная Красная книга, в которой сообщаются сведения об исчезающих видах и даются рекомендации по их сохранению. Многие виды животных, находящиеся под угрозой исчезновения, сейчас восстановили свою численность. Это относится к лосю, сайгаку, белой цапле, гаге.

Мероприятиям по сохранению животного и растительного мира способствует организация заповедников и заказников. Помимо охраны редких и исчезающих видов заповедники служат базой для одомашнивания диких животных, обладающих ценными хозяйственными свойствами. Заповедники являются также центрами по расселению животных, исчезнувших в данной местности, помогают обогащению местной фауны. В России успешно прижилась североамериканская ондатра, дающая ценный мех. В суровых условиях Арктики размножается овцебык, завезенный из Канады и Аляски. Восстановлена численность бобров, почти исчезнувших в нашей стране в начале XX в.

Подобные примеры многочисленны. Они показывают, что бережное отношение к природе, основанное на глубоких знаниях биологии растений и животных, не только сохраняет ее, но и дает значительный экономический эффект.

Опорные точки

- Мероприятия по охране природы должны носить не благотворительный, а обязательный характер, так как от состояния окружающей среды зависит само существование жизни на Земле.
- Природоохранные мероприятия могут быть эффективными только в том случае, если они основываются на глубоких биологических знаниях.

Вопросы и задания для повторения

1. Повторите предыдущий параграф и сформулируйте, зачем и почему необходимы бережное отношение к природе и ее охрана.
2. В чем значение рационального научно обоснованного природопользования для сохранения многообразия животного и растительного мира?
3. Каким образом живые организмы влияют на глобальные круговороты веществ в природе?
4. В чем, по вашему мнению, заключаются вредные последствия расширения сельскохозяйственного производства для биоценозов и биосферы в целом?
5. Какие виды крупных животных, а также целые сообщества живых организмов находятся под угрозой исчезновения? Предложите возможные меры по их сохранению.
6. К каким отрицательным экологическим последствиям приводит сооружение на реках каскада гидроэлектростанций и зарегулирование стока воды?
7. Почему повышение урожайности сельскохозяйственных культур предпочтительнее, чем расширение обрабатываемых площадей?
8. К каким экологическим последствиям приводят крушения нефтеналивных судов?
9. Повторите материалы главы и обоснуйте положение о том, что на современном этапе развития биосферы она является сферой разума — ноосферой.