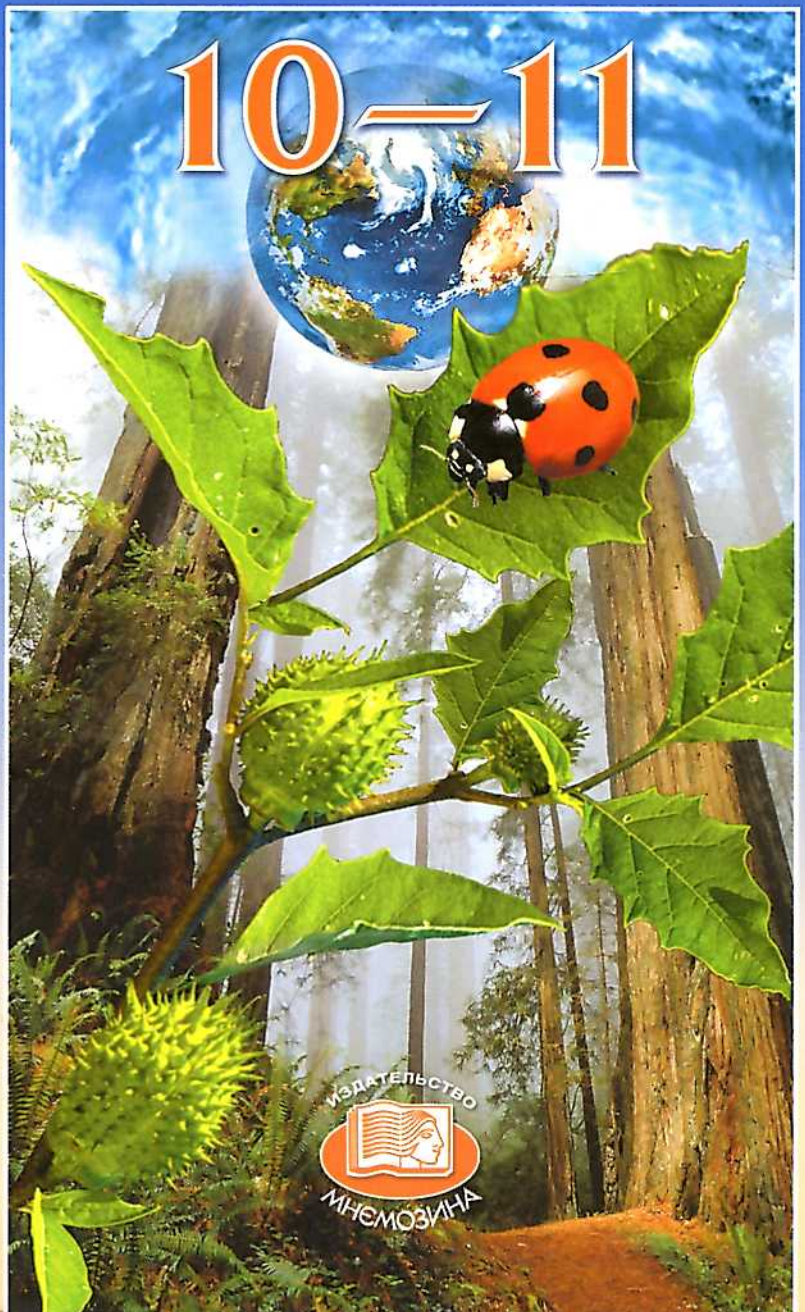
Н. Д. АНДРЕЕВА

БИОЛОГИЯ

10—11



УЧЕБНИК

ИЗДАТЕЛЬСТВО МНЕМОЗИНА

Н. Д. АНДРЕЕВА

БИОЛОГИЯ

10—11

КЛАССЫ

УЧЕБНИК
для общеобразовательных учреждений
(базовый уровень)

Рекомендовано
Министерством образования и науки
Российской Федерации

4-е издание, стереотипное

ИЗДАТЕЛЬСТВО МНЕМОЗИНА

Москва 2012

УДК 373.167.1:57
ББК 28.0я721
А91

На учебник получены положительные заключения Российской академии наук (№ 10106-5215/9 от 31.10.2007) и Российской академии образования (№ 01-646/5/7д от 29.10.2007)

Андреева Н. Д.

А91 Биология. 10—11 классы : учеб. для общеобразоват. учреждений (базовый уровень) / Н. Д. Андреева. — 4-е изд., испр. — М. : Мнемозина, 2012. — 327 с. : ил.
ISBN 978-5-346-02117-9

Учебник предназначен для изучения раздела «Общая биология» в 10—11 классах на базовом уровне. В нем рассматриваются основные свойства и особенности функционирования и развития живого на всех уровнях организации природы — от молекулярного до биосферного. Содержатся сведения об истории биологических открытий и современных достижениях науки.

Большое количество иллюстративного материала делает текст более доказательным и доступным для понимания.

УДК 373.167.1:57
ББК 28.0я721

© «Мнемозина», 2008
© «Мнемозина», 2012
© Оформление. «Мнемозина», 2012
Все права защищены

ISBN 978-5-346-02117-9

СТАРШЕКЛАССНИКАМ ОБ УЧЕБНИКЕ

Дорогие ребята!

В предлагаемом вам учебнике содержится биологическая информация, раскрывающая основные свойства, особенности функционирования и развития живого на всех уровнях организации природы — от молекулярного до биосферного. В него включены сведения об истории биологических открытий и о новых достижениях в науке.

Данный учебник предназначен для изучения биологии на базовом уровне, поэтому его содержание не охватывает глубоко и всесторонне ряд биологических сведений, расширяющих кругозор. Эта информация включена в учебник в ознакомительных целях (она представлена в тексте мелким шрифтом) и обязательному усвоению не подлежит.

Работая с текстом учебника, особое внимание обращайте на биологические термины (в тексте они выделены *курсивом*) и определения биологических понятий.

В начале каждого параграфа предложены вопросы, ответить на которые в значительной степени вам помогут знания, полученные из предыдущих разделов биологии, а также курсов химии и физики. Если вы затрудняетесь ответить на них, не огорчайтесь: изучите текст данного параграфа — и вы получите ответы на поставленные вопросы.

Многие вопросы и задания, приведенные в конце параграфов, потребуют от вас рассуждений, умений сравнивать, анализировать, обобщать и делать выводы, что будет весьма полезно для вашего дальнейшего интеллектуального развития.

Не оставляйте без внимания рисунки, схемы, таблицы, которые делают текст более доказательным и доступным для понимания. Нужные понятия и термины вы сможете найти по предметному указателю, помещенному в конце книги. Там же дана тематика и описан ход лабораторных работ, предложенных для выполнения при изучении конкретных учебных тем.

Пусть изучение курса общей биологии будет для вас интересным и успешным!

Автор

Биология как часть культуры

Жизнь человека, его здоровье, материальное и духовное благополучие зависят от множества факторов, в том числе от правильности решений, принимаемых людьми. В свою очередь, деятельность каждого конкретного человека также влияет на судьбы других людей. Именно поэтому в наше время возрастает значимость науки, образования и культуры в целом. Образование определяет развитие личностных качеств каждого человека, его знаний, умений, формирует его мировоззрение и поведение; в конечном итоге образование определяет экономический, нравственный, культурный и духовный потенциал общества.

Знание законов природы — это составная часть общей культуры человека. Усвоить основы биологии как науки о жизни должен каждый культурный человек независимо от рода своей профессиональной деятельности.

Игнорирование законов природы привело человечество к современному экологическому кризису. В окружающей среде наблюдаются опасные необратимые явления, которые могут радикально изменить облик планеты и поставить под угрозу жизнь самого человечества.

Интенсивная индустриализация и стремительный рост городов в XIX—XX вв. привели к разрушению природной среды и осознанию обществом необходимости согласовывать экономические потребности с возможностями природы.

Одними из первых на глобальную экологическую опасность, грозящую миру, отреагировали выдающиеся ученые и философы Б. Рассел и А. Эйнштейн. В 1955 г. они совместно создали Манифест. На базе этого документа в 1957 г. сформировалось Пагоушское движение. Первоначально это движение выступало против гонки вооружений, за запрещение атомного и термоядерного оружия. В настоящее время на первый план выходит борьба за чистоту окружающей среды, за экологическую безопасность при использовании новейших технологий и мощных техногенных воздействий на природу. В связи с этим наука биология и биологическое образование становятся приоритетными.

Биология как наука

Наука в целом представляет собой многогранное явление: это отрасль культуры, способ познания мира и, наконец, — социальный институт (научные общества, академии, высшие учебные заведения и т. п.). В современном постиндустриальном обществе в научные разработки и технологическую деятельность вовлечены миллионы людей. Их образованность

и профессионализм определяют судьбы миллиардов других людей, поэтому без глубокого освоения идей, языка и методов современной науки невозможно разумно управляемое развитие человеческой цивилизации.

Изучение живой природы всегда было важнейшей стороной деятельности человека. Сначала от этого зависела жизнь людей, поскольку необходимо было знать, какие из миллионов видов организмов, населяющих Землю, можно использовать в пищу, для изготовления одежды, в качестве лекарственных средств. Лишь намного позднее люди стали изучать природу с научными целями. Одними из первых попытку осмыслить и привести в систему знания о живой природе предприняли древнегреческие, а позднее — древнеримские философы и врачи. Труды Гиппократа, Аристотеля, Галена и других ученых положили начало ботанике, зоологии, анатомии и физиологии человека.

Начиная с XVII в., наряду с наблюдением и описанием организмов и природных явлений, в науке стали применять методы количественных измерений и эксперимент. В этот период активно развивалась ботаника: появились первые травники, создавались ботанические сады и гербарии.

В XVIII в. было накоплено много знаний о растениях и животных. Назрела необходимость их систематизировать. Так сформировалась наука *систематика*. В этот период изучение живых организмов называлось естественной историей.

Естественная история стала предшественницей *биологии* — науки, изучающей жизнь. Биология, наряду с физикой, химией, астрономией, вошла в число естественных наук, или в раздел науки о природе — *естествознание*.

Дальнейшее развитие биологическая наука получила в связи с появлением микроскопа. Это изобретение позволило ученым внедриться в тайны микромира. В XIX в. в биологии были сделаны крупнейшие теоретические обобщения, создана клеточная теория, установлены основные закономерности наследственности и изменчивости. Переворот в биологии произвело учение Ч. Дарвина о закономерностях эволюции.

В последние десятилетия значительно расширилось использование достижений биологической науки в различных областях социальной жизни, существенно возросла ее роль в формировании культуры личности и общества в целом. В настоящее время биология стала основой для определения оптимальных способов воздействия человека на природу, для разработки мер в целях сохранения и укрепления здоровья человека, увеличения продолжительности его жизни. Исследования в области молекулярной биологии и биотехнологии показали, что на основе познания возможно не только изменение и преобразование природы, но ее сохранение и даже

воссоздание. Сегодня стало возможным получение генетических копий существующих индивидов млекопитающих и идентификации личности на основе изучения хромосомного набора клетки. Взаимодействие биологии с другими сферами культуры порождает новые области знания: биоэтику, биополитику, биоэстетику.

Основные задачи современной биологии следующие: выявление общих свойств живых организмов, объяснение причин их многообразия, раскрытие связей между строением организмов и условиями окружающей среды, выяснение проблем возникновения и развития жизни.

Система биологических наук. Многообразие биологических явлений и процессов, происходящих в живой природе, столь велико, что правильнее говорить о биологии как *о системе биологических наук*. В рамках этой системы научные дисциплины можно подразделить на основе исследований систематических групп организмов; уровней организации живой материи; строения, свойств и особенностей индивидуальной жизни организмов; структуры, свойств и проявлений коллективной жизни групп организмов; практического использования биологического знания, или подразделить по методам исследований и связям с другими науками.

Исследованиями систематических групп организмов занимаются: *вирусология* (наука о вирусах), *микробиология* (наука о микроорганизмах), *микология* (наука о грибах), *ботаника* (наука о растениях), *зоология* (наука о животных); *антропология* (наука о человеке). Как вы уже знаете из предыдущих курсов школьной биологии, каждая из перечисленных наук подразделяется на частные дисциплины. Так, строение организмов изучают *морфология* и *анатомия*, процессы жизнедеятельности исследует *физиология*, а распространение растений и животных — соответственно *фитогеография* и *зоогеография*.

Уровни организации живого исследуют такие научные дисциплины: *молекулярная биология* — наука, изучающая проявление свойств жизни на молекулярном уровне; *цитология* — наука о строении и жизнедеятельности клетки; *гистология* — наука о тканях и др.

В системе биологических наук вычленяют науки о развитии живой материи. Например, *эмбриология* изучает процессы предзародышевого развития, или процессы оплодотворения, зародышевого и личиночного развития организмов. Наука, изучающая ископаемые организмы и условия их жизни, называется *палеонтологией*. *Теория эволюции* представляет собой комплекс знаний об историческом развитии живой природы.

Изучением свойств и проявлений жизни отдельных живых организмов и их сообществ, взаимодействующих между собой и с окружающей средой, занимается *экология*.

Многие явления жизни подчиняются законам физики и химии. В связи с этим выделяют *биохимию*, которая изучает вещества, входящие в состав живых организмов, и пути превращения биологических молекул. Физические процессы и явления, характерные для живых организмов, исследует *биофизика*.

Биологические знания все теснее взаимодействуют и интегрируются не только с естественно-научными, но и с гуманитарными знаниями. Еще в 20-е годы XX в. В. И. Вернадский утверждал: «Рост научного знания XX столетия быстро стирает грани между отдельными науками. Мы все больше специализируемся не по наукам, а по проблемам».

Биология изучает общие и частные закономерности и свойства организмов и живой природы в целом. Универсальные для всего живого закономерности изучает *общая биология*. Традиционно общая биология включает цитологию, основы индивидуального развития организмов, молекулярную биологию, генетику, селекцию, эволюционное учение, антропогенез, основы экологии, учение о биосфере.

В зависимости от того, в какой сфере человеческой деятельности применяются биологические знания, вычленяют такие научные дисциплины, как *биотехнология*, разрабатывающая методы использования биологических процессов и различных биологических систем в производстве; *генная инженерия, селекция микроорганизмов, агробиология, медицинская биология, космическая биология и др.*

Итак, науку в целом и биологию в частности рассматривают как способ познания мира. Объектом биологической науки может выступать любая система любого уровня организации живой материи.

Методы биологической науки. Научное исследование представляет собой способ научного познания с применением научных методов. Понятие «метод» можно толковать как совокупность действий, призванных помочь достижению желаемого результата.

К методам, широко применяемым в биологической науке, относят: *наблюдение* — целенаправленное восприятие явлений; *описание* — фиксация средствами естественного или искусственного языка (например, математическими символами) сведений об изучаемых объектах; *измерение* — совокупность действий, выполняемых в целях нахождения числового значения измеряемой величины; *эксперимент* — метод познания, с помощью которого в специально созданных и контролируемых условиях исследуются явления природы.

Изучая биологию в школе, вы неоднократно применяли методы биологической науки: наблюдали за ростом и развитием растений, за поведением животных; описывали наблюдаемые явления и факты; ставили

эксперименты по изучению процессов жизнедеятельности растений и животных.

По сравнению с другими методами эксперимент обеспечивает глубокое проникновение в сущность явления. Вопрос об экспериментальном изучении природы был поставлен еще в XVII в. Однако в биологии этот метод широко распространился лишь в начале XIX в.

Метод сравнения позволяет через сопоставление изучать сходство и различие в строении и функциях организмов и их частей. Сравнительный метод особенно широко использовался при становлении науки систематики, создании клеточной теории и эволюционного учения. Метод сравнения можно считать одним из основных в эмбриологии и палеонтологии.

В современной биологии часто применяют *метод моделирования*, который позволяет изучать какой-либо объект, процесс или явление на основе исследования его копии (модели), замещающей оригинал. Таким образом исследуют процессы, недоступные для непосредственного наблюдения или экспериментального воспроизведения.

В биологических науках широко применяют такие общенаучные методы, как анализ, синтез, абстрагирование, обобщение, классификация и др. Например, *анализ* предполагает расчленение изучаемого целостного предмета на составные части (свойства, признаки) с целью их всестороннего исследования. *Синтез*, в противоположность анализу, требует соединения ранее выделенных частей (свойств, признаков, одиночных фактов) в единое целое. При *абстрагировании* происходит отвлечение от ряда несущественных для конкретного исследования свойств и признаков изучаемого объекта (процесса, явления) с одновременным выделением интересующих исследователя свойств и признаков этого объекта.

Метод обобщения применяют с целью выявления общих свойств и признаков. Для установления общих биологических закономерностей и при создании теорий ученые обязательно используют этот метод.

Метод классификации лежит в основе систематики — науки, основная задача которой — определение места организмов в системе органического мира, что позволяет ориентироваться в огромном разнообразии живых существ.

В биологии широко используют специфические методы исследования. Например, при изучении особенностей строения клетки применяют цитологические методы, а при исследовании закономерностей изменчивости и наследственности — генетические методы. (Подробно со специфическими методами биологической науки вы познакомитесь при изучении конкретных тем учебника.)

Для обнаружения общебиологических закономерностей и при формулировании биологических теорий в современной науке все большее значение

приобретают *статистические методы*. Эти методы позволяют определить средние значения, характеризующие всю совокупность изучаемых объектов. В последнее время все большее значение приобретает взаимодействие биологии и математики.

Значение биологии в жизни общества и каждого человека. С какой целью необходимо изучать биологию? В XIX в. известный английский испытатель Т. Г. Гексли писал: «Для человека, не знакомого с естественной историей, пребывание среди природы подобно посещению художественной галереи, где 90 % всех удивительных произведений искусства повернуты лицом к стене. Познакомьте его с основами естественной истории — и вы снабдите его путеводителем к этим шедеврам». Так ученый подчеркнул высокую познавательную и эстетическую ценность биологических знаний.

Противостояние человека и природы, отчуждение человека от мира природы, науки и культуры привели к духовному оскудению людей и формированию у них потребительских ценностей, согласно которым природа долгое время рассматривалась как источник материальных благ для человека. Потребительское отношение к природе, пренебрежение к законам ее развития стали причинами современного экологического кризиса.

Изучение основных законов и закономерностей живой природы позволяет человеку понять важнейшие мировоззренческие идеи о целостности и единстве природы, ее системной и многоуровневой организации; ценности природы и жизни; саморазвитии природы; о единстве человека и природы; о неприкосновенности жизни человека.

Современная биология служит теоретической основой для практической деятельности человека. Биологические знания позволяют совершенствовать агротехнику и зоотехнию, выводить новые, более продуктивные сорта культурных растений и породы домашних животных; помогают бороться с вредителями сельского и лесного хозяйства, возбудителями болезней человека и животных.

Биология в наши дни становится мощной производительной силой благодаря развитию генетики, селекции, генной и клеточной инженерии.

Успехи биологии во многом определили уровень развития современной медицины. Поскольку здоровье людей существенно зависит от состояния окружающей среды, то знания биологии необходимы человеку для научного обоснования отношения не только к природе, но и к собственному здоровью.

Значение биологии неизмеримо возросло с середины XX в. благодаря необходимости сохранения биосферы в связи с бурным развитием промышленности, сельского хозяйства, транспорта, ростом населения Земли.

Загрязнение окружающей среды, неосмотрительное употребление лекарств, пищевых добавок приводят к резкому ухудшению здоровья людей. Загрязнение среды, истощение природных ресурсов, обеднение разнообразия видов живых организмов на нашей планете обусловили особую важность биологических знаний для каждого человека и необходимость бережного отношения к природе, уважительного отношения к жизни.

В прошлом веке знаменитый мыслитель А. Швейцер (1875—1965) сказал: «Сущность добра — сохранение жизни, содействие жизни, ее становлению как высшей ценности. Сущность зла — уничтожение жизни, нанесение ей ущерба...»

Итак, биологическое образование для каждого человека имеет важное мировоззренческое значение, так как позволяет ему понять окружающий мир и определить свое место в нем, осознать ценность природы и жизни как неповторимого феномена. Биологические знания необходимы и для профессиональной деятельности биологов, экологов, врачей, учителей, ветеринаров, агрономов, растениеводов, зоотехников.

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВЫХ СИСТЕМ

Молекулярный уровень 12

Клеточный уровень 29

Организменный уровень 80

Популяционно-видовой уровень 122

Биогеоценотический уровень 137

Биосферный уровень 162

Раздел I

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ УРОВЕНЬ

§ 1. Основные свойства живой природы

Чем отличается живое от неживого?

Определение понятия «жизнь». Из всего, что нас окружает, самое трудно объяснимое явление — жизнь. В повседневности мы привыкли к тому, что жизнь существует вокруг нас и в нас самих, и поэтому утратили способность удивляться этому феномену. Нужно признать, что в науке пока нет общепринятого определения понятия «жизнь». Известно множество его определений, но ни одно из них не охватывает всех особенностей этого уникального явления.

Наиболее удачное современное определение жизни принадлежит отечественному ученому М. В. Волькенштейну: «Живые существа, встречающиеся на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот».

Субстрат жизни. Уровень развития биологических знаний в конце XIX в. позволил установить, что основным *субстратом жизни* (от лат. субстратум — подстилка, подкладка) являются два класса биополимеров — белки и нуклеиновые кислоты. В настоящее время на Земле не известно ни одной живой системы, которая не представляла бы собой совокупность белков и нуклеиновых кислот, обладающих высокой упорядоченностью на молекулярном уровне. В связи с этим известный отечественный биохимик В. А. Энгельгардт подчеркивал, что «в способности живого создавать порядок из хаотического теплового движения молекул состоит наиболее глубокое, коренное отличие живого от неживого».

В состав живых систем входят одни и те же химические элементы, что и в неживых телах. Однако соотношение химических элементов в живом и неживом разное. В живых организмах 98 % химических элементов приходится на такие элементы, как углерод, кислород, азот, водород. Живые организмы обладают *единством химического состава.*

Основные свойства живых систем. Живые организмы могут быть рассмотрены как особые *системы*. (Система — совокупность взаимосвязанных элементов, образующих определенную целостность, единство.)

Открытость живой системы означает ее способность существовать только при условии постоянного обмена веществом и энергией с окружа-

ющей средой. Подавляющее большинство живых организмов используют энергию солнечных лучей. Зеленые растения потребляют эту энергию для синтеза органических веществ, необходимых как самим растениям, так и другим организмам, живущим на Земле. Все организмы используют энергию, содержащуюся в пище, для поддержания своей жизнедеятельности, роста и размножения.

Свойство *саморегуляции* связано со способностью любой живой системы поддерживать постоянство состава своей внутренней среды, т. е. с *гомеостазом*. Организмам свойственно относительное постоянство химического состава, их физико-химических особенностей. Это важнейшее условие для сохранения функций живой системы при изменении условий окружающей среды.

Живые организмы, в отличие от тел неживой природы, не вечны. По прошествии определенного времени они умирают, а жизнь продолжается в их потомках. Преемственность жизни обеспечивается способностью организмов к *самовоспроизведению*. Все живое способно к размножению. Новые организмы возникают в результате размножения таких же организмов.

Самовоспроизведение тесно связано с явлением *наследственности*, т. е. способности организмов передавать свои признаки и свойства из поколения в поколение.

Свойство, противоположное наследственности и тесно взаимосвязанное с ней, — *изменчивость*. Изменчивость проявляется в способности организмов приобретать новые признаки. Благодаря изменчивости организмы могут приспосабливаться к изменяющимся условиям среды, т. е. адаптироваться.

Другие важные свойства живого — *рост* и *развитие*. В разделе «Растения» вы изучали особенности роста и развития растительных организмов, в разделе «Животные» — рост и типы развития животных. Об особенностях процессов роста и развития человеческого организма вы узнали из раздела «Человек и его здоровье». Вспомним, что рост характеризуется изменением количественных параметров: увеличением размера и количества клеток, увеличением массы тела. Рост происходит благодаря усвоению питательных веществ и сопровождается развитием.

Неотъемлемая черта всего живого — *раздражимость*, которая проявляется в способности живых систем (клетка, орган, организм) отвечать специфическими реакциями на определенные внешние воздействия. Любые внешние воздействия можно рассматривать как информацию о чем-то.

Важнейшими свойствами живого следует считать *целостность* и *дискретность*. С одной стороны, живая природа целостна, так как представляет

собой систему взаимосвязанных частей, организована определенным образом и подчиняется общим законам. С другой стороны, органический мир дискретен (лат. discretus — прерывистый, состоящий из отдельных частей), так как состоит из изолированных единиц — организмов, или особей. Каждый организм также дискретен, поскольку образован изолированными, хотя и взаимодействующими органами, тканями, клетками. Вот почему любой организм представляет собой *целостную систему*.

Уровни организации живого. Современная биология рассматривает живую природу как совокупность живых систем разного уровня организации. Обычно биологи выделяют следующие организационные уровни.

Молекулярный уровень. Любая живая система, как бы просто или сложно она ни была организована, состоит из макромолекул нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов и других важных органических соединений. На молекулярном уровне проявляются обмен веществ и превращение энергии, происходит передача наследственной информации.

Клеточный уровень. Клетка — структурно-функциональная единица, а также единица размножения всех живых организмов, обитающих на Земле. На клеточном уровне происходят разнообразные процессы жизнедеятельности: рост, развитие, передача информации, превращение веществ и энергии.

Организменный уровень. Элементарная единица организменного уровня — особь. Любая особь (организм) — это живая система. В другой форме жизнь на нашей планете не существует.

Организмы бывают одноклеточными и многоклеточными. Многоклеточные организмы состоят из множества клеток. Клетки, сходные по происхождению, строению и выполняемым функциям, образуют *ткани*. Из тканей формируются *органы*. Иногда вычленяют *тканевый* и *органный уровни* как промежуточные между клеточным и организменным уровнями.

Популяционный уровень. Совокупность особей одного и того же вида, обитающих на общей территории, образует *популяцию*. Популяция — надорганизменная система, в которой происходят элементарные эволюционные процессы.

Биогеоценотический уровень. Популяции различных видов растений, животных, грибов, бактерий, взаимосвязанных между собой и с условиями неживой природы, составляют *биогеоценоз*. Основная функция этого комплекса живых организмов и окружающей среды — накопление и перераспределение энергии между ее членами.

Биосферный уровень. Биосферу можно рассматривать как совокупность всех биогеоценозов, как систему, охватывающую все процессы, связанные с жизнью на нашей планете.

Все уровни живой природы взаимосвязаны и подчиняются общим закономерностям существования. Каждый предыдущий уровень — структурная единица последующего, что свидетельствует о целостности и дискретности живой природы.

Вопросы и задания

1. Докажите, что организм человека — открытая саморегулирующаяся, самовоспроизводящаяся система.
2. Приведите примеры, демонстрирующие такое свойство живых систем, как развитие.
3. Какие вещества называют «субстратом жизни»? Почему они так названы?
4. Можно ли при характеристике живой системы ограничиться лишь одним или двумя ее свойствами? Ответ обоснуйте.
5. Докажите, что клетки, ткани и органы в совокупности еще не представляют собой целостный организм.
6. О чем свидетельствует иерархический (соподчиненный) способ организации живой материи?

§ 2. Химические элементы и неорганические вещества, входящие в состав клеток

Какие химические элементы входят в состав клетки?

Группы химических элементов. В живых клетках обнаружено более 80 химических элементов. Их принято делить на три группы: макроэлементы, микроэлементы, ультрамикроэлементы.

Макроэлементы составляют 99 % массы клетки. Из них 98 % приходится на такие элементы, как кислород, углерод, водород и азот. Особую роль в составе живых организмов играет углерод. Везде, где его находят, есть жизнь (или когда-то была). Углерод обладает уникальными, наиболее важными для жизни химическими свойствами. Его атомы, соединяясь между собой ковалентными связями, образуют стабильные цепи (прямые или разветвленные) или кольца, создавая «скелет» молекул органических соединений и обеспечивая их бесконечное разнообразие. К макроэлементам относятся также калий, магний, натрий, кальций, железо, сера, фосфор, хлор. Их содержание в клетке исчисляется десятыми и сотыми долями процента.

Микроэлементы содержатся в клетках в небольших количествах: от тысячных до миллионных долей процента. К ним относятся кобальт, медь, цинк, йод, бром, фтор. Атомы этих элементов входят в состав ферментов, гормонов, витаминов. Несмотря на незначительное содержание

микроэлементов в клетке, в случае их недостатка возникают серьезные нарушения обмена веществ.

Ультрамикроэлементы обнаруживаются в клетках в следовых (ничтожно малых) количествах. К ним относятся уран, радий, золото, цезий и др. Физиологическая роль большинства из них недостаточно ясна.

Неорганические вещества. К неорганическим веществам клетки относятся вода и минеральные соли. Минеральные соли обычно находятся в клетке в диссоциированном состоянии, в виде ионов. Положительно заряженные ионы (катионы) — калия, натрия, кальция, магния. Ионы калия и натрия участвуют в передаче нервных импульсов.

Основные отрицательно заряженные ионы (анионы) — остатки фосфорной, угольной и соляной кислот — участвуют в поддержании постоянства внутренней среды организма, влияя на кислотно-щелочное равновесие крови и межклеточной жидкости.

Ионы могут находиться в клетке в связанном состоянии с органическими веществами. Например, ионы железа входят в состав гемоглобина, а ионы магния содержатся в молекулах хлорофилла, многие ионы (цинка, железа, кобальта, хрома, марганца) влияют на активность некоторых ферментов и других макромолекул. Минеральные соли могут находиться в организмах и в твердом состоянии: в костной ткани (фосфаты кальция и магния), в раковинах моллюсков (карбонат кальция).

Почти 80 % массы клетки составляет *вода*. Вода — хороший растворитель. Это связано с тем, что ее молекулы обладают полярностью. В молекуле воды атомы водорода имеют частично положительный заряд, атом кислорода — частично отрицательный. Более электроотрицательный атом кислорода притягивает электроны атомов водорода, получается диполь (два полюса), за счет чего между молекулами воды образуется водородная связь. Если энергия притяжения молекул воды к молекулам какого-либо вещества больше, чем энергия водородных связей между молекулами воды, то вещество растворяется в воде. К водорастворимым веществам относят многие минеральные соли, щелочи, некоторые углеводы (глюкоза, фруктоза, сахароза), спирты. В клетках живых организмов большинство реакций протекает в водных растворах.

Вода, кроме того что служит растворителем, является средой, обеспечивающей диффузию веществ в клетку и выведение из нее продуктов жизнедеятельности. Вода участвует как реагент во многих реакциях, происходящих в клетке. Например, реакции световой фазы фотосинтеза протекают с участием молекул воды.

Вода входит в состав клеток и обеспечивает их объем и упругость. Она участвует в образовании внутренней среды организма (кровь, тканевая жидкость, лимфа).

Благодаря высокой теплоемкости вода предохраняет организм от резких колебаний температуры. Высокая теплоемкость воды определяет то, что поглощение водой значительного количества тепла вызывает лишь сравнительно небольшое повышение ее температуры, т. е. термостабильность. Высокая теплопроводность воды обеспечивает равномерное распределение тепла в тканях.

Большая теплота испарения обусловливает роль воды в теплообмене организмов. Испарение сопровождается охлаждением поверхностей, с которых этот процесс происходит. Именно поэтому при потоотделении кожа охлаждается, а испарение воды с поверхности листьев предупреждает перегрев растений.

Вода — один из компонентов естественных смазок, уменьшающих трение при соприкосновении органов, например в суставах, в околосердечной сумке.

У растительных и животных организмов вода служит той средой, в которой происходит оплодотворение, а для водных организмов вода — среда жизни.

Вопросы и задания

1. Какие химические элементы относятся к макро- и микроэлементам клетки?
2. В каких минеральных солях нуждается организм человека? Почему?
3. Каково значение воды в клетке? Приведите примеры.
4. Для каких организмов вода выступает средой жизни?
5. Почему именно вода, а не любое другое вещество выполняет такое множество функций в клетке и организме?

§ 3. Органические вещества клетки: углеводы и липиды

Вспомните из курса химии, чем органические вещества отличаются от неорганических.

Углеводы. Углеводы представляют собой обширную группу *органических веществ*, входящих в состав всех клеток. Молекулы углеводов состоят из атомов углерода, водорода, кислорода и имеют общую формулу $C_n(H_2O)_m$. Углеводы подразделяются на моносахариды, олигосахариды, полисахариды.

Моносахариды (от греч. monos — простой и sakchar — сахар) — простые углеводы (фруктоза, глюкоза, рибоза, дезоксирибоза). Они имеют существенное значение в жизни клетки. Глюкоза, например, — основной источник энергии в клетке, а рибоза и дезоксирибоза входят в состав нуклеиновых кислот, функция которых заключается в хранении, передаче наследственной информации и участии в биосинтезе белка.

Олигосахариды (от греч. oligos — немногочисленный) — углеводы, молекулы которых содержат от 2 до 8—10 остатков моносахаридов. В соответствии с этим различают дисахариды, трисахариды и т. д. В свободном состоянии многие олигосахариды встречаются в растениях, которые являются важным источником их получения (например, сахарозу получают из свеклы или сахарного тростника). Коровье молоко содержит дисахарид лактозу, а женское молоко, кроме того, еще ряд олигосахаридов.

Полисахариды представляют собой углеводы, молекулы которых построены из нескольких тысяч моносахаридных остатков. В отличие от моносахаридов, они не кристаллизуются, несладкие на вкус и не растворяются или плохо растворяются в воде. Полисахариды (целлюлоза, крахмал, гликоген, хитин) играют важную роль в клетках организмов. Например, целлюлоза входит в состав клеточной стенки растений, а хитин — грибов. Полисахариды служат одним из компонентов соединительной, костной и хрящевой тканей животных, в том числе человека. В этом заключается *структурная* функция полисахаридов.

Полисахариды могут выполнять и *защитную* функцию. Так, гепарин препятствует свертыванию крови. *Запасающая* функция полисахаридов проявляется в том, что в клетках растений накапливается крахмал, а в клетках животных и грибов может запасаться гликоген.

Липиды. Это жироподобные вещества. К ним относятся жиры, воск и липоиды. Они неполярны, нерастворимы в воде, но некоторые из них могут растворяться в органических растворителях (эфире, бензине и др.).

Молекулы жиров входят в состав внутриклеточных структур, тканей и органов. Жиры образуют защитный каркас для внутренних органов, таким образом защищая их от механических повреждений. Биологическое значение жиров заключается также в том, что они служат основной формой накопления энергии в клетке. При окислении 1 г жира высвобождается 39 кДж (9,5 ккал) энергии. Кроме структурной, защитной и энергетической функций, жиры играют роль источника воды в клетке (при расщеплении 1 г жирных кислот образуется 1,07 г воды).

Другой липид — воск покрывает прочным слоем клетки кожицы листьев, семян, плодов и других органов растений, а также кожу, перья и шерсть животных и выполняет главным образом роль водоотталкивающего покрытия. Кроме того, воск предохраняет растения от чрезмерного испарения и проникновения микроорганизмов.

Липоидную природу имеют многие гормоны, например половые гормоны у человека. К липоидам относятся: холестерол (входит в состав клеточных мембран), витамин D, витамин A, пигменты растительных клеток желтого, оранжевого и красного цвета.

Таким образом, углеводы и липиды обеспечивают клетки энергией, регулируют важнейшие жизненные процессы. Они могут входить в состав клеточных структур и откладываться про запас.

Вопросы и задания

1. Назовите важнейшие функции углеводов в клетках организмов.
2. Какой углевод входит в состав крови человека?
3. Какой из углеводов запасается в печени человека?
4. Почему избыток глюкозы в крови превращается в гликоген? Какое значение это имеет для организма человека?
5. Какое биологическое значение имеет толстый слой запасного подкожного жира в организме белого медведя? Ответ обоснуйте.
6. Какое биологическое значение имеет запасной жир, откладывающийся в горбу у верблюда?

§ 4. Органические вещества клетки: белки

В чем заключаются особенности строения белков как биополимеров?

Белки — биополимеры. Название «белок» впервые было дано веществу птичьих яиц, которое свертывается при нагревании в белую нерастворимую массу. Позднее этот термин распространился и на другие вещества с подобными свойствами, выделенные из живых организмов. С середины XX в. белки стали называть также «протеинами» (от греч. protos — первый), подчеркнув важность этих веществ для жизни.

Белки — это сложные органические вещества. Молекулы белка состоят из атомов углерода, водорода, кислорода и азота. В некоторых белковых молекулах находятся атомы серы. Иногда белки образуют комплексы с другими молекулами, содержащими фосфор, железо, цинк, медь и т. д.

Масса белковых молекул очень велика, поэтому их называют *макромолекулами*. Такие макромолекулы состоят из повторяющихся, сходных по структуре низкомолекулярных соединений — *мономеров* (от греч. monos — один, единый). Образованная мономерами макромолекула называется *полимером* (от греч. poly — много). *Белки* являются биополимерами, их мономерами служат *аминокислоты*.

В природе существуют около 120 аминокислот, но лишь 20 из них входят в состав белков. Животные клетки (в том числе клетки человека) способны синтезировать некоторые (но не все) аминокислоты при наличии нужных исходных веществ. Некоторые аминокислоты не могут синтезироваться в организме животных (такие аминокислоты называются *незаменимыми*). Например, для организма взрослого человека незаменимыми являются

восемь аминокислот, а для детского организма — десять. Незаменимые аминокислоты в организм человека поступают с растительной пищей. Растения же способны синтезировать все аминокислоты.

Взаимодействие двух молекул аминокислот происходит во время реакции, при которой между остатками аминокислот устанавливается прочная ковалентная связь, называемая *пептидной*. В результате этой реакции образуется соединение, состоящее из двух аминокислот, — дипептид (рис. 1).

Если к дипептиду присоединяется еще одна аминокислота, то образуется трипептид и т. д. Все белковые молекулы представляют собой *полипептиды*, состоящие из большого числа аминокислот.

Структура белковых молекул. Для того чтобы белковая молекула нормально функционировала, она должна иметь совершенно определенную конфигурацию — структуру. Биологическая активность белков обусловлена необыкновенно гибкой и в то же время строго упорядоченной структурой.

Для белковых молекул характерны разные уровни организации (структуры): первичная, вторичная, третичная и четвертичная (см. рис. 1).

Первичная структура представляет собой цепь аминокислот, последовательно соединенных прочными ковалентными пептидными связями.

Более высокий уровень организации белковой молекулы представляет собой *вторичная структура*. Это — спираль, поддерживаемая многочисленными водородными связями, менее прочными, чем пептидные связи.

Большинство белков имеет еще и *третичную структуру*, поскольку спираль белковой молекулы свертывается в клубок — глобулу.

Несколько молекул белков могут соединяться между собой, образуя *четвертичную структуру*. Такую структуру имеют, например, молекулы гемоглобина.

Наиболее устойчива первичная структура белка, остальные легко разрушаются при различных воздействиях среды (температура, соли тяжелых металлов, кислотность и др.).

Свойства белков. Белки могут подвергаться денатурации и ренатурации.

Денатурация заключается в нарушении природной структуры белковой молекулы в результате разрыва химических связей. Природная структура белка – это такая конфигурация молекулы, при которой белок выполняет присущие ему функции. Для белка кератина (он входит в состав кожи, волос, когтей, клюва, перьев и рогов позвоночных животных) природной является вторичная структура, для ферментов и антител — третичная, а для гемоглобина и хлорофилла — четвертичная. При денатурации изменяется не только структура белка, но и его свойства.

Нарушение природной структуры белковой молекулы происходит под влиянием различных факторов среды: высоких температур, ультрафиолетового

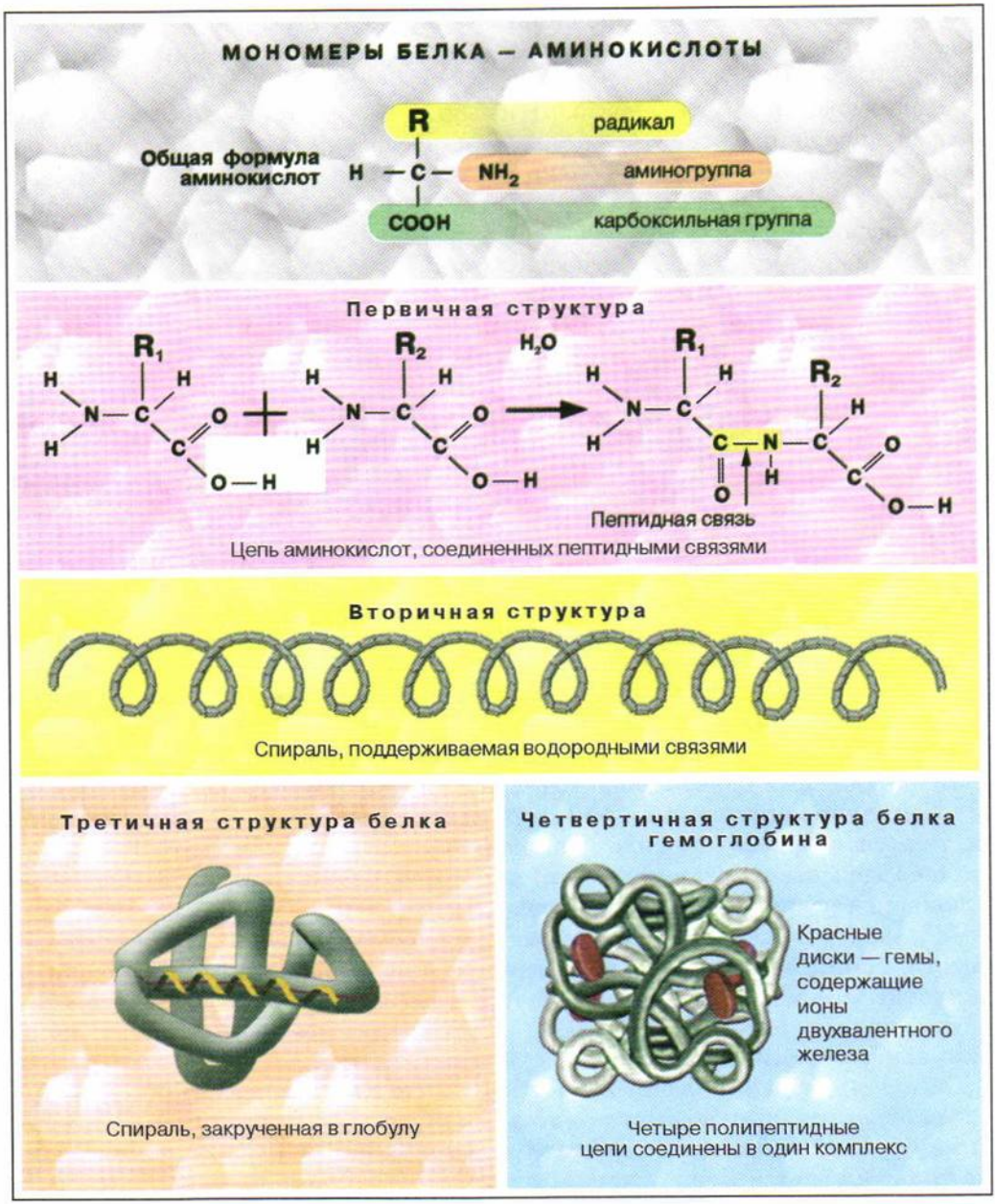


Рис. 1. Схема строения белковой молекулы

и рентгеновского излучения, сильных кислот и щелочей, органических растворителей, концентрированных растворов солей, тяжелых металлов и др.

Денатурация может иметь обратимый и необратимый характер. Разрыв связей в первичной структуре приводит к необратимой денатурации (например, к свертыванию яичного белка при варке яиц). Разрыв связей, образующих третичную и даже вторичную структуру, — обратимая денатурация.

Иногда денатурированный белок в подходящих условиях вновь спонтанно приобретает природную структуру, т. е. происходит процесс, противоположный денатурации, — *ренатурация*. Ренатурация возможна лишь в том случае, если не была нарушена первичная структура белка. Это говорит о том, что форма, а значит, и функция белка полностью зависят от первичной структуры.

Функции белков. В клетке и в организме белки выполняют разнообразные функции.

Структурная функция проявляется в том, что белки входят в состав внутриклеточных структур (например, плазматической мембраны), тканей и органов. Так, белок коллаген служит компонентом соединительной ткани, костей, сухожилий, хрящей; уже упомянутый кератин входит в состав производных эпидермиса: волос, ногтей, рогов, перьев.

Ферментативная функция связана с тем, что все химические реакции в клетке протекают при участии биологически активных веществ — *ферментов*, которые являются белками. Ферменты — биологические катализаторы, т. е. они обеспечивают высокую скорость протекания всех биохимических реакций, идущих в клетках. Каждый фермент обеспечивает одну или несколько реакций одного типа (известно более 2 тыс. ферментов).

Гормональная функция заключается в том, что некоторые гормоны являются по своей природе белками. Функция гормонов — регуляция обмена веществ в организме. Так, например, белки — гормоны инсулин и глюкагон регулируют обмен глюкозы.

Транспортная функция связана с переносом белками некоторых веществ. Например, гемоглобин переносит кислород в крови позвоночных животных; гемоцианин переносит кислород в гемолимфе некоторых беспозвоночных; белок сывороточный (альбумин) обеспечивает транспорт жирных кислот и липидов.

Защитная функция определяется тем, что глобулярные белки — *антитела* образуют комплексы с *антигенами* (чужеродными белками) бактерий и вирусов, обеспечивая тем самым иммунные реакции организма. Кроме того, белки фибриноген, фибрин, протромбин и тромбин участвуют в процессах свертывания крови.

Сократительная функция заключается в том, что белки (актин и миозин) обеспечивают мышечное сокращение.

Некоторые белки, встроенные в плазматическую мембрану, способны воспринимать сигналы, идущие из внешней для клетки среды. В этом проявляется их *сигнальная функция*.

Запасающая функция белков связана с тем, что некоторые белки способны запасать или удерживать определенные вещества. Примером может служить железоудерживающий белок — ферритин.

При расщеплении 1 г белка выделяется 17,1 кДж (4,2 ккал) энергии, поэтому белкам присуща и *энергетическая функция*. Однако белки в качестве источника энергии используются клеткой только в том случае, когда истощены другие энергетические источники, а именно углеводы и жиры.

Вопросы и задания

1. Объясните, почему в различных диетах часто рекомендуется ограничение жиров и углеводов, но не допускается исключение белков.
2. Как вы думаете, почему чрезмерное потребление белковой пищи способствует отложению подкожного жира?
3. Почему первичная структура белка устойчивее, чем вторичная и третичная?
4. Вспомните, какое значение имеют ферменты слюны, желудочного сока и сока поджелудочной железы человека.
5. С проявлением какой функции белков связано мерцание ресничек и биение жгутиков у одноклеточных животных?

§ 5. Органические вещества клетки: нуклеиновые кислоты и АТФ

Почему любые изменения в строении нуклеиновых кислот влекут за собой изменения структуры клеток или активности физиологических процессов в них?

История открытия и изучения нуклеиновых кислот. *Нуклеиновые кислоты* выполняют функции хранения и передачи наследственной информации. Вот почему они играют чрезвычайно важную роль во всем живом мире. Нуклеиновые кислоты представляют собой генетический материал всех живых организмов. Это сложные соединения, молекулы которых крупнее большинства белков и содержат атомы углерода, кислорода, водорода, азота и фосфора.

Впервые нуклеиновые кислоты выделил из ядер клеток швейцарский биохимик Ф. Мишер в 1862 г. Название «нуклеиновые кислоты» объясняется тем, что они обладают кислотными свойствами и, как тогда полагали,

содержатся только в ядре клетки (от лат. nucleus — ядро). Впоследствии они были обнаружены во всех клетках живых организмов и даже у неклеточных форм жизни — вирусов.

В течение нескольких десятилетий после открытия Ф. Мишера ученые разных стран интенсивно изучали особенности строения и свойства нуклеиновых кислот. Спустя много лет, в 1944 г., американский микробиолог О. Эйвери установил, что нуклеиновые кислоты отвечают за хранение и передачу наследственной информации. Оказалось, что в природе существуют нуклеиновые кислоты двух типов — *ДНК* (дезоксирибонуклеиновая кислота) и *РНК* (рибонуклеиновая кислота).

Нуклеиновые кислоты представляют собой линейные нерегулярные биополимеры, мономерами которых являются *нуклеотиды*.

Данные рентгенограммы ДНК убедительно свидетельствовали в пользу ее спиральной структуры. Изучение химического состава и структуры ДНК позволило американскому биохимику Э. Чаргаффу в 1950 г. определить, что в ДНК присутствуют только четыре вида азотистых оснований: аденин, гуанин, тимин, цитозин. Он сформулировал закономерность, согласно которой количество пар оснований «аденин—гуанин» в ДНК равно количеству пар оснований «цитозин—тимин».

Обобщив все данные, накопленные в науке, американский биохимик Дж. Уотсон и английский физик Ф. Крик в 1953 г. расшифровали структуру ДНК, создав ее пространственную модель.

Модель Дж. Уотсона и Ф. Крика показала, что ДНК — это носитель закодированной наследственной информации, и она способна точно ее воспроизводить. За свое открытие Дж. Уотсон и Ф. Крик были удостоены в 1962 г. Нобелевской премии.

Таким образом, 1953 год стал считаться годом рождения новой науки — *молекулярной биологии*, исследующей проявление жизни на молекулярном уровне: строение и функции нуклеиновых кислот и белков, механизмы хранения, передачи и реализации наследственной информации.

Молекулярная биология тесно связана с биохимией, биофизикой, генетикой и микробиологией. Эта сравнительно молодая наука в настоящее время интенсивно развивается.

Строение и функции ДНК. Молекула ДНК характеризуется крупными размерами и большой молекулярной массой. Она представляет собой две цепи. Эти цепи закручены вправо вокруг общей воображаемой оси и образуют двойную спираль. Мономерами молекул ДНК являются нуклеотиды, поэтому можно считать, что каждая цепь — это полинуклеотид.

Каждый нуклеотид ДНК состоит из азотистого основания, углевода дезоксирибозы и остатка фосфорной кислоты (рис. 2).

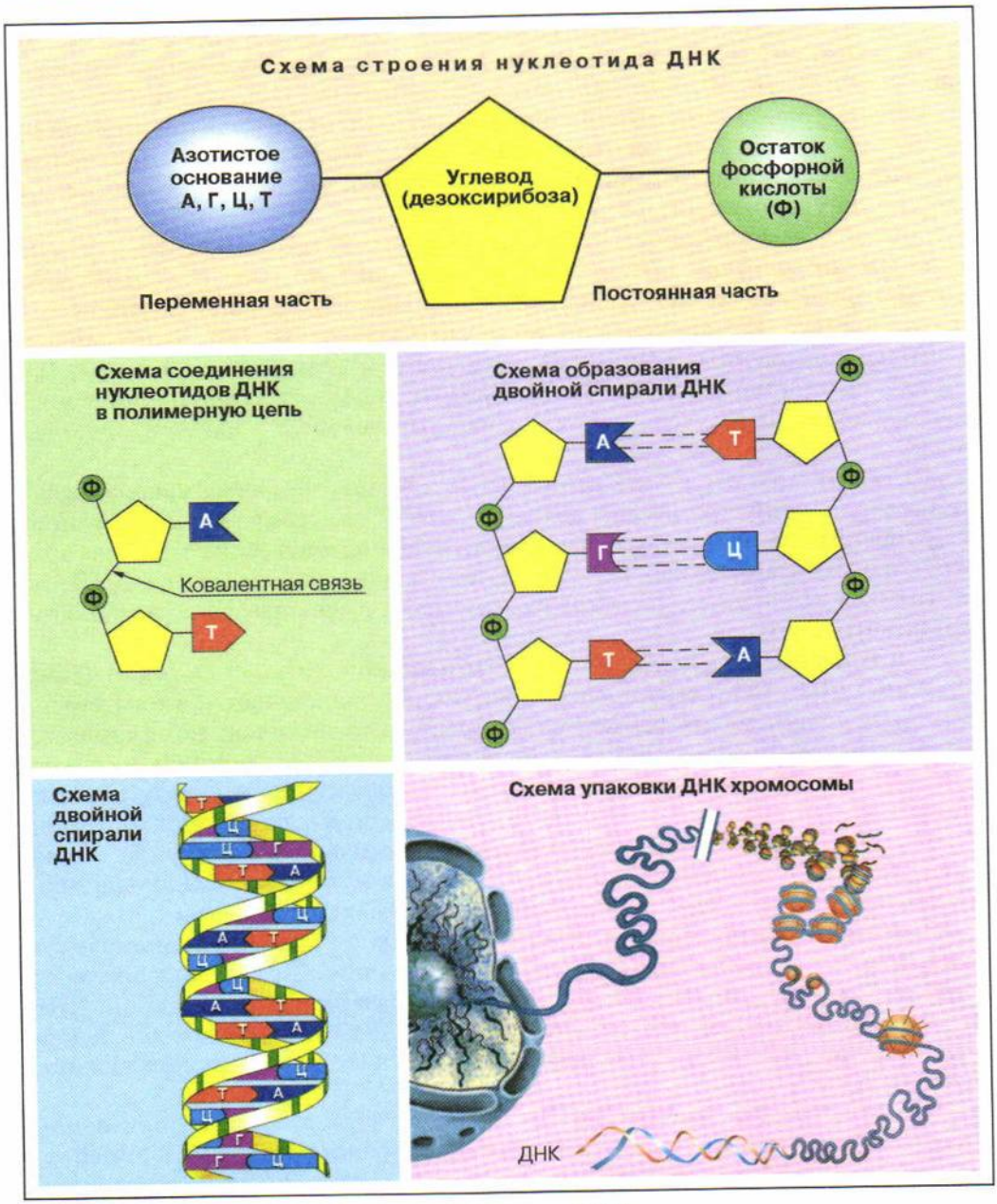


Рис. 2. Строение ДНК

Существуют четыре типа нуклеотидов ДНК, различающихся азотистыми основаниями. Каждый нуклеотид может содержать лишь одно азотистое основание: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц), тимин (Т).

Соединение нуклеотидов в полимерную цепь происходит благодаря образованию прочной ковалентной связи между дезоксирибозой одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого, что придает стабильность всей полинуклеотидной цепи (см. рис. 2).

Две полинуклеотидные цепи соединяются между собой по *принципу комплементарности*. Комплементарность означает взаимное химическое и геометрическое соответствие, обеспечивающее связь дополняющих друг друга структур. Комплементарными парами в молекуле ДНК являются нуклеотиды, содержащие аденин (А) — тимин (Т); гуанин (Г) — цитозин (Ц). Между комплементарными азотистыми основаниями, находящимися в разных цепях ДНК, возникают водородные связи: в паре А — Т — две связи, в паре Г — Ц — три связи.

ДНК в комплексе с белками образует *хроматин*. Перед началом деления клетки цепи хроматина в ядрах клеток, многократно свернувшись в суперспирали, формируются в видимые под световым микроскопом структуры — *хромосомы*. Вследствие этого изначальная длина ДНК, достигающая нескольких десятков сантиметров, уменьшается до нескольких микрометров (см. рис. 2).

В интерфазе перед делением клетки происходит *репликация* (самоудвоение) ДНК. Сущность процесса репликации заключается в том, что под влиянием специальных ферментов водородные связи между комплементарными азотистыми основаниями разрываются, и двойная полинуклеотидная спираль ДНК начинает раскручиваться с одного конца, и на каждой цепи синтезируется новая цепь. Другими словами, на матрице (образец, по которому формируется копия) каждой из освободившейся полинуклеотидной цепи ДНК собирается новая цепь из свободных нуклеотидов, находящихся в окружающей ее среде, по принципу комплементарности (рис. 3).

В каждой образовавшейся дочерней молекуле ДНК одна цепь материнская, другая — вновь синтезированная. Дочерние ДНК являются точной копией друг друга и одновременно копией материнской молекулы ДНК. Таким образом, последовательность одной цепи определяет последовательность другой. Этот ферментативный процесс идет с использованием энергии АТФ.

Кроме ядра, собственную ДНК содержат такие клеточные органоиды, как митохондрии и пластиды. Ядерная ДНК представляет собой линейную молекулу, а ДНК, находящаяся в пластидах и митохондриях, имеет кольцевую структуру и не образует комплексов с белками.

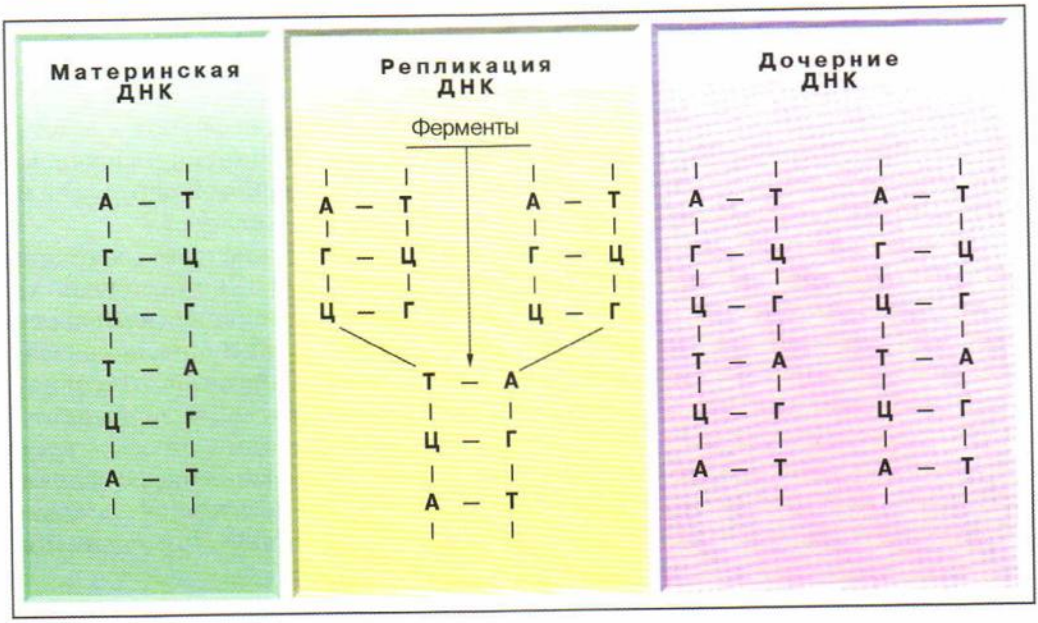


Рис. 3. Схема репликации молекулы ДНК

Структура и функции РНК. Строение молекул рибонуклеиновой кислоты (РНК) во многом сходно со строением молекул ДНК. РНК также представляет собой полинуклеотид, но ее молекула одноцепочечная. Мономером РНК является нуклеотид. Однако нуклеотиды, образующие молекулу РНК, несколько отличаются от нуклеотидов ДНК: вместо углевода дезоксирибозы в их состав входит *рибоза*, а вместо азотистого основания тимина (Т) — близкое по строению азотистое основание *урацил* (У).

В клетке содержится несколько видов РНК. Молекулы *рибосомальной* РНК (рРНК) в комплексе с белками образуют *рибосомы*. *Транспортные* РНК (тРНК) переносят аминокислоты к месту синтеза белка — к рибосомам. Третий вид РНК — *матричная* РНК (мРНК). Это наиболее разнообразная по размерам и структуре группа молекул РНК; мРНК служит матрицей для сборки белковых молекул на рибосомах. Все мРНК объединены общей функцией: они участвуют в передаче закодированной наследственной информации из ядра в цитоплазму, на рибосомы (к месту синтеза белковых молекул).

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ). По химической структуре АТФ — нуклеотид, относящийся к группе нуклеиновых кислот. Как известно, нуклеотиды служат мономерами нуклеиновых кислот, однако

некоторые нуклеотиды выполняют и другие функции. Например, нуклеотид АТФ (аденозинтрифосфат) поставляет энергию для большинства химических реакций, протекающих в живой клетке.

Молекула АТФ включает цепочку из трех остатков фосфорной кислоты, присоединенных к рибозе, которая, в свою очередь, соединена с азотистым основанием аденином (рис. 4). Соединение аденина с рибозой образует аденозин, отсюда и название — *аденозинтрифосфорная кислота*.

В молекуле АТФ два крайних остатка фосфорной кислоты соединены *макроэргической связью* (обозначается символом ~). Данная связь характеризуется тем, что при ее разрыве выделяется большое количество энергии (примерно в 4 раза больше, чем при расщеплении других связей). Макроэргические связи неустойчивы. АТФ легко подвергается гидролизу. При отщеплении одной молекулы фосфорной кислоты АТФ переходит в АДФ (аденозиндифосфорная кислота), а при отщеплении двух молекул фосфорной кислоты АТФ превращается в АМФ (аденозинмонофосфорная кислота). Реакции отщепления каждой молекулы фосфорной кислоты сопровождаются освобождением энергии (38 кДж/моль). Присоединение

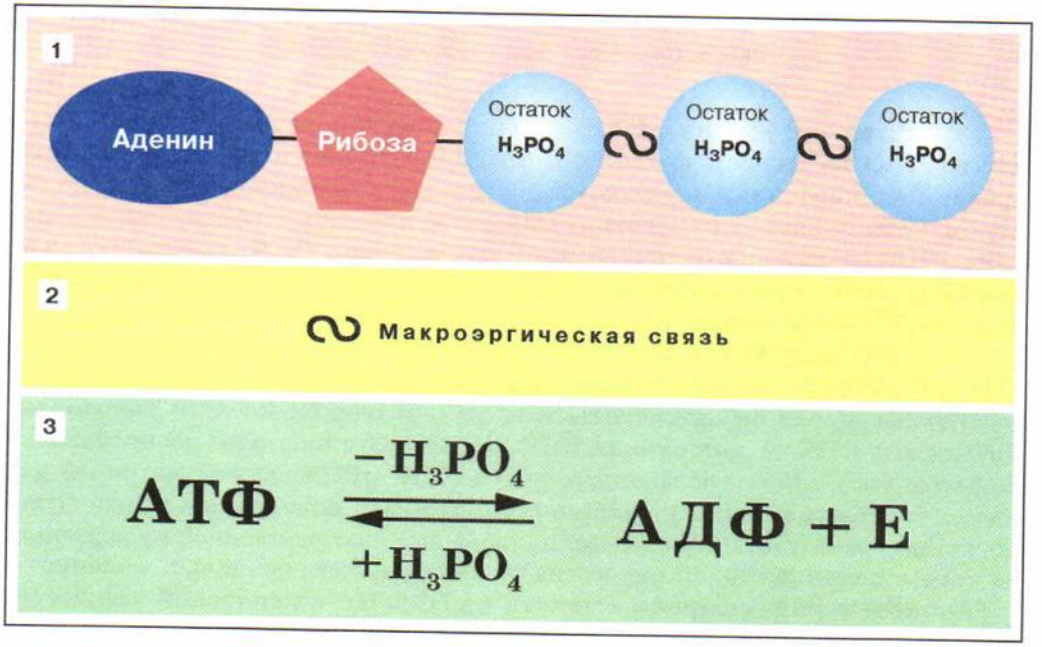


Рис. 4. Схема строения АТФ

остатков фосфорной кислоты к АМФ и АДФ сопровождается накоплением энергии в образующейся молекуле АТФ.

АТФ имеет важное биологическое значение, поскольку служит универсальным источником энергии в клетке. Синтез АТФ происходит в основном в митохондриях клетки. Из митохондрий АТФ поступает в разные участки клетки, обеспечивая энергией все процессы жизнедеятельности: фотосинтез, биосинтез (например, репликация ДНК, синтез белка, биохимические превращения веществ), движение, проведение нервных импульсов и др.

Вопросы и задания

1. Почему молекулы нуклеиновых кислот можно назвать биополимерами; полинуклеотидами?
2. Что является мономером молекул нуклеиновых кислот?
3. Каков состав мономеров?
4. Что означает принцип комплементарности (соответствия) в строении молекулы ДНК?
5. Раскройте взаимосвязь строения и функций ДНК и РНК, дайте их сравнительную характеристику.
6. Каково значение ДНК для жизни на Земле?
7. Почему АТФ называют основным источником энергии в клетке? Ответ обоснуйте.

КЛЕТОЧНЫЙ УРОВЕНЬ

§ 6. Клеточная теория. Методы цитологии

Как объяснить то обстоятельство, что со времени введения понятия «клетка» до разработки клеточной теории прошло почти два столетия?

История возникновения клеточной теории. Изучив предыдущие курсы биологии, вы убедились, что *клетка* представляет собой элементарную живую систему, способную к саморегуляции, самообновлению и самовоспроизведению на основе обмена веществом и энергией с окружающей ее средой. Клетка — структурная и функциональная единица всех живых организмов (за исключением вирусов). Клетка одноклеточных организмов представляет собой целостный организм. Все многоклеточные организмы состоят из огромного количества клеток, объединенных в ткани и органы.

Строение и жизнедеятельность клеток одноклеточных и многоклеточных организмов изучает наука *цитология* (от греч. cytos — клетка, logos — учение). Как самостоятельная научная дисциплина цитология сложилась в

XIX в., хотя изучение клетки началось намного раньше благодаря изобретению *светового микроскопа.*

Сам термин «клетка» впервые ввел в науку в 1665 г. английский естествоиспытатель Р. Гук. С помощью микроскопа ему удалось обнаружить, что тонкий срез пробки побега бузины пронизан отверстиями, или порами, которые ученый назвал cellula (в переводе с лат. — клетка). Гук считал, что клетки пустые, и понятием «клетка» обозначил только клеточную стенку. Несколько позднее, в 1680 г., голландский естествоиспытатель А. Левенгук впервые наблюдал под микроскопом и описал инфузории и бактерии, эритроциты и сперматозоиды.

Более интенсивно цитология стала развиваться в XIX в. в связи с совершенствованием светового микроскопа. Например, чешский биолог и медик Я. Пуркинье в 1825 г. ввел понятие «протоплазма» и описал ядро клетки, а в 1837 г. установил сходство в строении растительной и животной клеток. Заслуга в описании ядра как постоянной внутриклеточной структуры и введении в науку термина «ядро» принадлежит английскому ботанику Р. Броуну (1833). В 1827 г. русский естествоиспытатель К. Бэр открыл яйцеклетку, доказав, что клетка — единица развития всего живого.

Значительный вклад в развитие цитологии в XIX в. внесли французский ученый Р. Дютроше (1824), немецкий ученый Т. Шванн (1839). Последний сформулировал основные положения клеточной теории, суть которых сводилась к тому, что клетка — основная единица строения и жизнедеятельности живых организмов.

В 1858 г. немецкий естествоиспытатель Р. Вирхов доказал, что клетки возникают только путем деления исходной материнской клетки, предложив свою знаменитую формулу — «всякая клетка из клетки».

Клеточная теория. Клеточная теория считается одним из крупнейших теоретических обобщений в биологии. Ее основные положения сводятся к следующим:

- клетка — элементарная структурная и функциональная единица живого;
- все живые организмы (за исключением вирусов) имеют клеточное строение. Такие процессы, как питание, дыхание, выделение и обмен веществ в целом, рост, развитие, раздражимость, проявляются на клеточном уровне;
- клетки разных организмов сходны по своему строению, химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ, т. е. они гомологичны;
- размножение клеток происходит путем их деления, и каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки;
- рост и развитие организма — следствие размножения и роста клеток;

- жизнь клетки характеризуется обратимыми процессами обмена веществ и необратимым развитием;
- сходство строения клеток одноклеточных и многоклеточных организмов — свидетельство о единстве происхождения всего живого;
- в многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемым ими функциям, объединены в целостные системы тканей и органов, связанных между собой межклеточными, гуморальными и нервными формами регуляции.

Клеточная теория подтверждает структурное и генетическое единство живой природы. Она играет существенную роль в понимании современной научной картины мира и эволюции живой природы.

Методы цитологии. Более двух веков строение клеток изучалось с помощью светового микроскопа. Оптическая микроскопия обеспечивает увеличение в 8000 раз.

Достижения в цитологии были напрямую связаны с усовершенствованием микроскопа и развитием методов цитологических исследований. Совершенствование методов приготовления микроскопических срезов было обусловлено изобретением *микротома* — прибора, позволяющего получать срезы толщиной всего в несколько микрометров.

Эффективность методов окрашивания микропрепаратов повысилась благодаря применению разнообразных красителей, позволивших получить контраст между различными клеточными структурами, которые на препаратах, как правило, прозрачны. Методы быстрой фиксации препаратов обеспечили сохранение изначальной структуры объектов и облегчили их дальнейшее изучение с помощью микроскопа.

Новая эпоха в развитии цитологии связана с изобретением в 30-е годы XX в. *электронного микроскопа* (рис. 5). Широкое применение методов электронного микроскопирования в биологии началось с середины 40-х годов прошлого века. Вместо светового излучения в электронном микроскопе используется пучок электронов. Максимальное разрешение, которое позволяет получить на практике электронный микроскоп, в 100 раз больше, чем позволяет получить световой микроскоп.

В современной цитологии применяются и другие методы исследования.

Метод меченых атомов (метод изотопного мечения) применяется при изучении биохимических процессов, идущих в клетках. Для исследования превращений какого-либо вещества в него вводят так называемую радиоактивную метку, т. е. в его молекуле заменяют один из атомов соответствующим радиоактивным изотопом. Радиоактивный изотоп сигнализирует излучением о своем местонахождении в клетке, что позволяет пронаблюдать последовательность этапов химических превращений данного

Рис. 5. Микроскопы — основные приборы цитологических исследований

вещества, продолжительность конкретных процессов по времени, их приуроченность к различным клеточным структурам, зависимость от разных условий и т. д.

Метод дифференциального центрифугирования используется для фракционирования клеток, т. е. расслоения их содержимого на фракции в зависимости от удельного веса различных органоидов и клеточных включений. Для этого тонко измельченные клетки вращают в специальном аппарате — ультрацентрифуге. В результате центрифугирования компоненты клеток выпадают в осадок из раствора, располагаясь в соответствии со своей плотностью. Более плотные структуры осаждаются при более низких скоростях центрифугирования, а менее плотные — при высоких скоростях. Полученные слои разделяют и изучают отдельно.

В современной цитологии используется метод *микрургии* (микрохирургии), позволяющий экспериментаторам пересаживать или удалять из клетки ядро, ядрышки, части мембраны и др.

Применение новейших методов цитологических исследований подтвердило одно из положений клеточной теории: клетки различных организмов имеют принципиальное сходство в строении своих структур.

Вопросы и задания

1. Согласны ли вы с утверждением, что вне клетки жизни нет?
2. Почему клетка представляет собой структурно-функциональную единицу живых организмов?
3. Что изучает наука цитология? Какие методы исследования применяются в цитологии?
4. Каковы современные положения клеточной теории? В чем заключается значение клеточной теории?
5. Какое значение могут иметь исследования в области цитологии для медицины и сельского хозяйства?

§ 7. Строение клеток эукариот: поверхностный аппарат

Какие основные компоненты входят в состав клетки?

Эукариоты. На основе клеточного строения живые организмы подразделяют на эукариоты и прокариоты. *Прокариоты* — одноклеточные организмы, которые не имеют оформленного ядра. (Подробно о них будет рассказано в § 11.) К *эукариотам* (от греч. éu — полностью, хорошо; káryon — ядро) относят организмы, клетки которых содержат четко оформленные ядра, имеющие собственную оболочку. В систематике эукариоты выделяют в отдельное надцарство, включающее три царства: животных, растений, грибов.

Согласно современным представлениям цитологии, клетки эукариот состоят из трех основных частей: поверхностного аппарата, цитоплазмы и ядерного аппарата. Несмотря на некоторые отличительные особенности строения живых клеток, общий план их организации единый (рис. 6).

Рассмотрим более детально строение клетки (рис. 7), изученное с помощью электронного микроскопа.

Поверхностный аппарат клетки. Поверхностный аппарат клетки — структурно и функционально единое образование. Он состоит из цитоплазматической мембраны, надмембранного и подмембранного комплексов.

Цитоплазматическая мембрана — универсальный компонент всех клеток. Под электронным микроскопом она имеет вид трехслойной структуры. Мембрана состоит из двойного слоя (бислоя) липидов; в него погружены

молекулы белков, для которых характерно мозаичное распределение. Некоторые мембранные белки непрочно связаны с поверхностью мембраны и обычно находятся вне липидного бислоя. Другие белки либо частично погружены в липидный бислой, либо пронизывают его насквозь (рис. 8).

Важное свойство мембран — текучесть. Это подвижная структура: большая часть составляющих ее молекул белков способна перемещаться в липидном бислое подобно айсбергам в липидном «озере», иногда свободно, а иногда как бы на привязи, и таким образом выполнять свои функции.

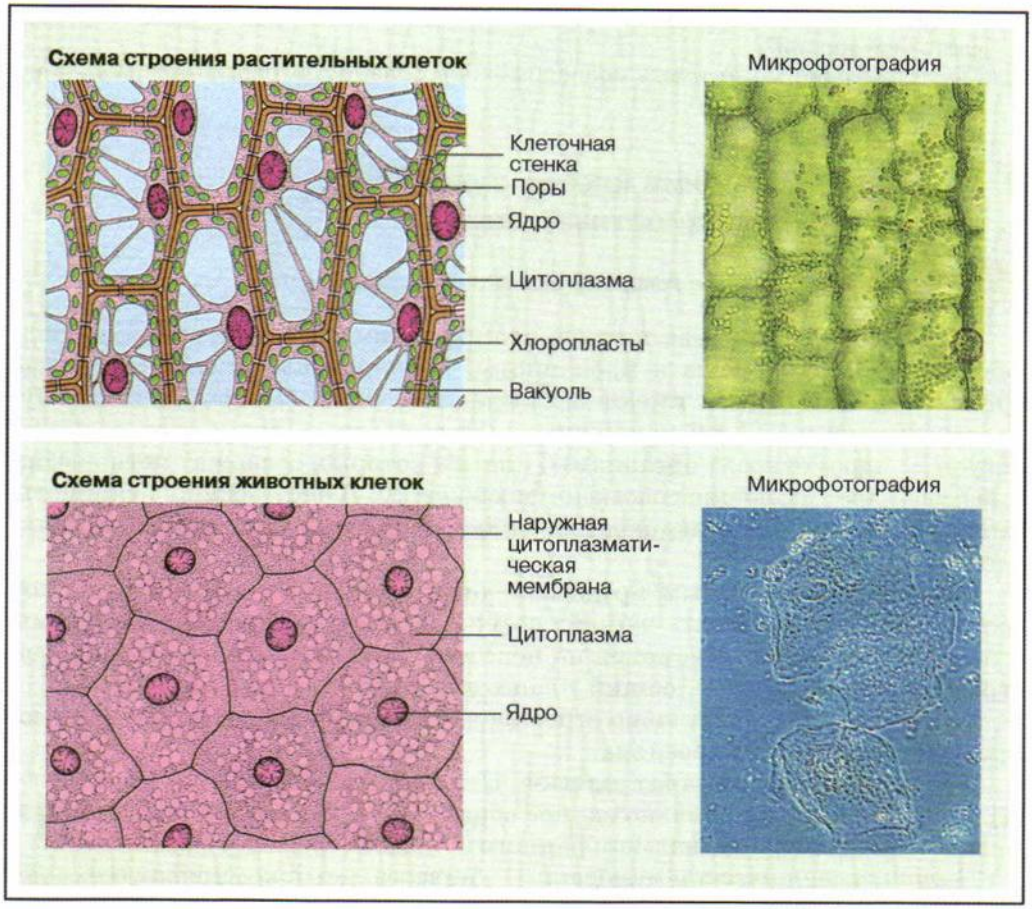


Рис. 6. Общий план строения растительных и животных клеток

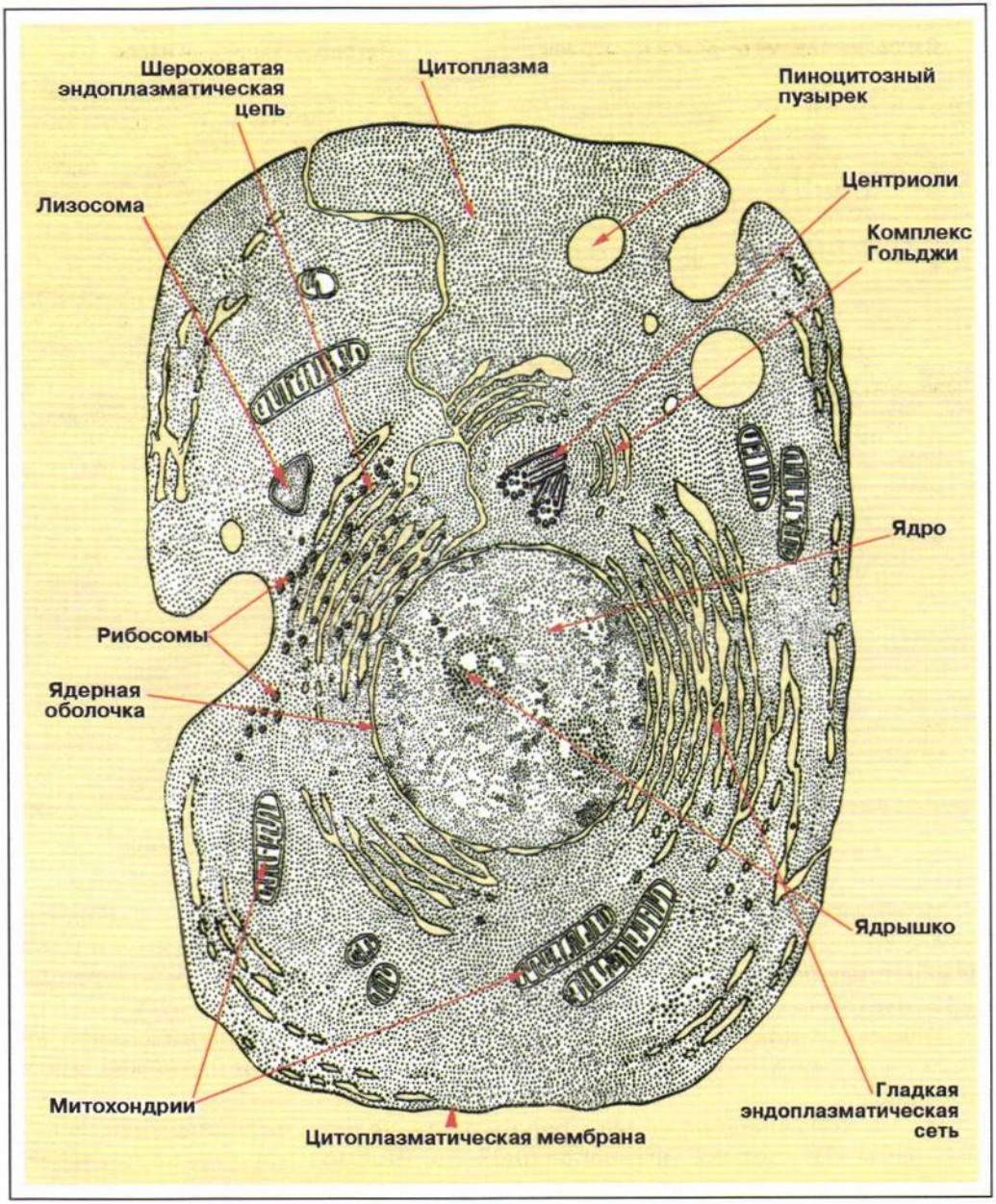


Рис. 7. Строение животной клетки (по данным электронно-микроскопических исследований)

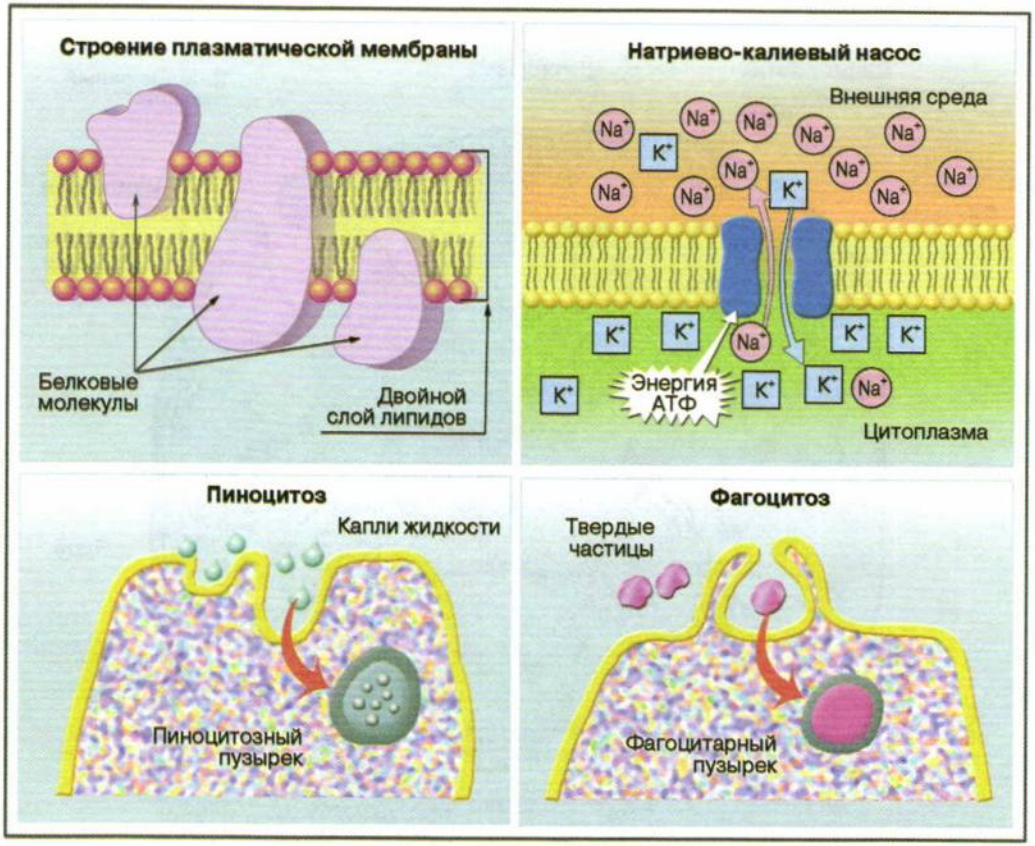


Рис. 8. Схема строения и функции цитоплазматической мембраны

Мембранные белки составляют более 50 % массы мембраны и удерживаются в липидном бислое на основе взаимодействий с молекулами липидов. Мембранные белки играют различную биологическую роль: транспортную, ферментативную, структурную.

Мембраны клеток выделяют вещество, служащее дополнительной защитой для клетки. Это вещество участвует в образовании надмембранного комплекса.

Надмембранный комплекс расположен поверх цитоплазматической мембраны. В клетках разнообразных организмов эта структура имеет разное строение и различный химический состав. Надмембранный комплекс представлен целлюлозной клеточной стенкой в растительных клетках,

хитиновой стенкой — в клетках грибов, гликокаликсом — в животной клетке. Гликокаликс образован мембранными белками, соединенными с углеводами, полимерные цепи которых выступают за пределы мембраны. Если гликокаликс — составная часть мембраны, то клеточная стенка растительных клеток — самостоятельное образование, хотя и производное содержимого самой клетки.

Особую периферическую часть цитоплазмы представляет собой *подмембранный комплекс*. Он содержит элементы *цитоскелета* — опорно-сократительного аппарата клетки. Цитоскелет также осуществляет все типы клеточных движений, в том числе амебоидное передвижение клеток, формирование выростов клетки (ложноножки), перемещение ее в пространстве.

Функции поверхностного аппарата. Поверхностный аппарат клетки выполняет многообразные функции.

Во-первых, он *отграничивает* внутреннюю среду клетки, что обусловливает относительное постоянство ее состава (*гомеостаз*).

Во-вторых, поверхностный аппарат обеспечивает *контакт* с окружающей средой. Клетки многоклеточных организмов взаимодействуют между собой и с окружающей их средой. Окружающей средой для клетки может выступать, например, тканевая жидкость. Клетка одноклеточных организмов, представляющая собой целостный организм, испытывает влияние условий внешней среды, в которых обитает данный организм. Например, для амебы обыкновенной окружающей средой является водная среда, а для амебы дизентерийной — полость толстого кишечника человека.

Мембрана выполняет также *рецепторную функцию* благодаря мембранным белкам-рецепторам, воспринимающим сигналы из окружающей клетку среды.

Другая важная функция цитоплазматической мембраны — *транспортная*. Эта функция имеет большое значение для саморегуляции клетки, поддержания постоянства ее состава и физико-химических свойств.

Различают *пассивный* транспорт, не требующий затрат энергии клеткой, и *активный* транспорт, являющийся энергоемким процессом, при котором перенос молекул осуществляется с помощью белков-переносчиков против градиента концентрации.

К пассивному транспорту относятся диффузия и осмос. Путем *диффузии* осуществляется перенос через мембрану мелких молекул (например, молекул кислорода, воды, углекислого газа).

Примером активного транспорта служит *натриево-калиевый насос*, благодаря которому ионы Na^+ выводятся из цитоплазмы, а ионы K^+ одновременно переносятся в нее (см. рис. 8). Функции натриево-калиевого

насоса выполняет особый белок-переносчик, пронизывающий мембрану. Этот насос функционирует благодаря энергии АТФ. О его физиологическом значении свидетельствует тот факт, что более трети энергии АТФ, запасаемой животной клеткой, расходуется на перекачивание ионов натрия и калия. Механизм натриево-калиевого насоса обеспечивает гомеостаз клетки, поддерживает постоянство ее объема (путем регуляции осмотического давления), электрическую активность в нервных и мышечных клетках. Высокие концентрации ионов калия требуются клетке для процессов синтеза белка, фотосинтеза и некоторых других жизненно важных процессов.

Пиноцитоз и фагоцитоз. В цитоплазматической мембране активно осуществляются процессы транспорта веществ внутрь клетки — пиноцитоз и фагоцитоз, а также транспорт веществ из клетки.

Пиноцитоз (от греч. pino — пить и cytos — клетка) представляет собой захват и поглощение клеткой жидкости с растворенными или взвешенными в ней веществами (см. рис. 8). Он характерен для амеб и амебоподобных клеток (например, лейкоцитов), клеток печени, некоторых клеток почек, обеспечивающих водно-солевой обмен клеток растений. Пиноцитозные пузырьки доставляют капли жидкости к вакуолям — мембранным органоидам, которые представляют собой резервуары воды и растворенных в ней соединений. В растительной клетке вакуоли занимают до 90 % ее объема. Животные клетки могут иметь временные вакуоли, занимающие не более 5 % их объема.

Фагоцитоз (от греч. fhagos — пожирать и cytos — клетка) — это захват и поглощение клеткой плотных, обычно крупных, частиц. Поглощение сопровождается образованием выпячиваний цитоплазмы — фагоцитарного пузырька, охватывающего частицы (см. рис. 8). У простейших и низших беспозвоночных фагоцитоз связан с внутриклеточным пищеварением. В организме человека к фагоцитозу способны некоторые виды лейкоцитов.

Явление фагоцитоза впервые (1882) описал русский ученый И. И. Мечников.

Непереваренные вещества (у многих одноклеточных), вредные продукты распада и продукты собственного синтеза клетки (ферменты, гормоны и др.) удаляются через цитоплазматическую мембрану путем образования пузырьков и их выведения во внеклеточное пространство.

Вопросы и задания

1. Какие основные части можно выделить в клетке?
2. Что представляет собой поверхностный аппарат клетки?
3. Какие структуры могут входить в состав надмембранного комплекса в клетках растений, животных, грибов?
4. Нарисуйте схему строения цитоплазматической мембраны.

5. Какие клеточные процессы осуществляются благодаря подмембранному комплексу?
6. Какие функции выполняет поверхностный аппарат клетки?
7. В чем проявляется транспортная функция цитоплазматической мембраны?

§ 8. Цитоплазма: синтетический аппарат и аппарат внутриклеточного переваривания

Что представляет собой содержимое живой клетки?

Важнейший компонент клетки — цитоплазма. Она отделена от внешней среды цитоплазматической мембраной и представлена клеточным матриксом и погруженными в него органоидами и включениями.

Клеточный матрикс представляет собой внутреннюю среду клетки и занимает до 55 % от ее объема. Клеточный матрикс — полупрозрачная полувязкая жидкость, содержащая различные белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты, а также различные ионы.

Органоиды — это постоянно присутствующие в клетке структуры, специализированные на выполнении определенных функций. К классификации органоидов в науке применяют разные критерии. Традиционно органоиды клетки рассматривались и классифицировались по признаку их строения, в соответствии с чем подразделялись на мембранные и немембранные.

В современной цитологической литературе принята классификация органоидов по их участию в процессах жизнедеятельности клетки. В связи с этим различают синтетический и энергетический аппараты, аппарат внутриклеточного переваривания и опорно-сократительный аппарат клетки. Каждый функциональный аппарат представлен взаимосвязанными органоидами, обеспечивающими под контролем ядра важнейшие функции клетки.

Синтетический аппарат клетки включает органоиды, участвующие в синтезе различных веществ, которые в дальнейшем используются самой клеткой или выделяются ею во внеклеточное пространство. К синтетическому аппарату клетки относят рибосомы, эндоплазматическую сеть (ЭПС) и комплекс Гольджи (рис. 9). В растительных клетках в эту группу органоидов попадают зеленые пластиды — *хлоропласты*, поскольку в них осуществляются процессы фотосинтеза. Синтетический аппарат клетки структурно и функционально связан с поверхностным аппаратом клетки посредством процессов пиноцитоза и фагоцитоза.

Рибосомы — мелкие плотные немембранные органоиды, обеспечивающие синтез белка. Синтетически активная клетка содержит несколько миллионов рибосом. Каждая рибосома состоит из двух асимметричных

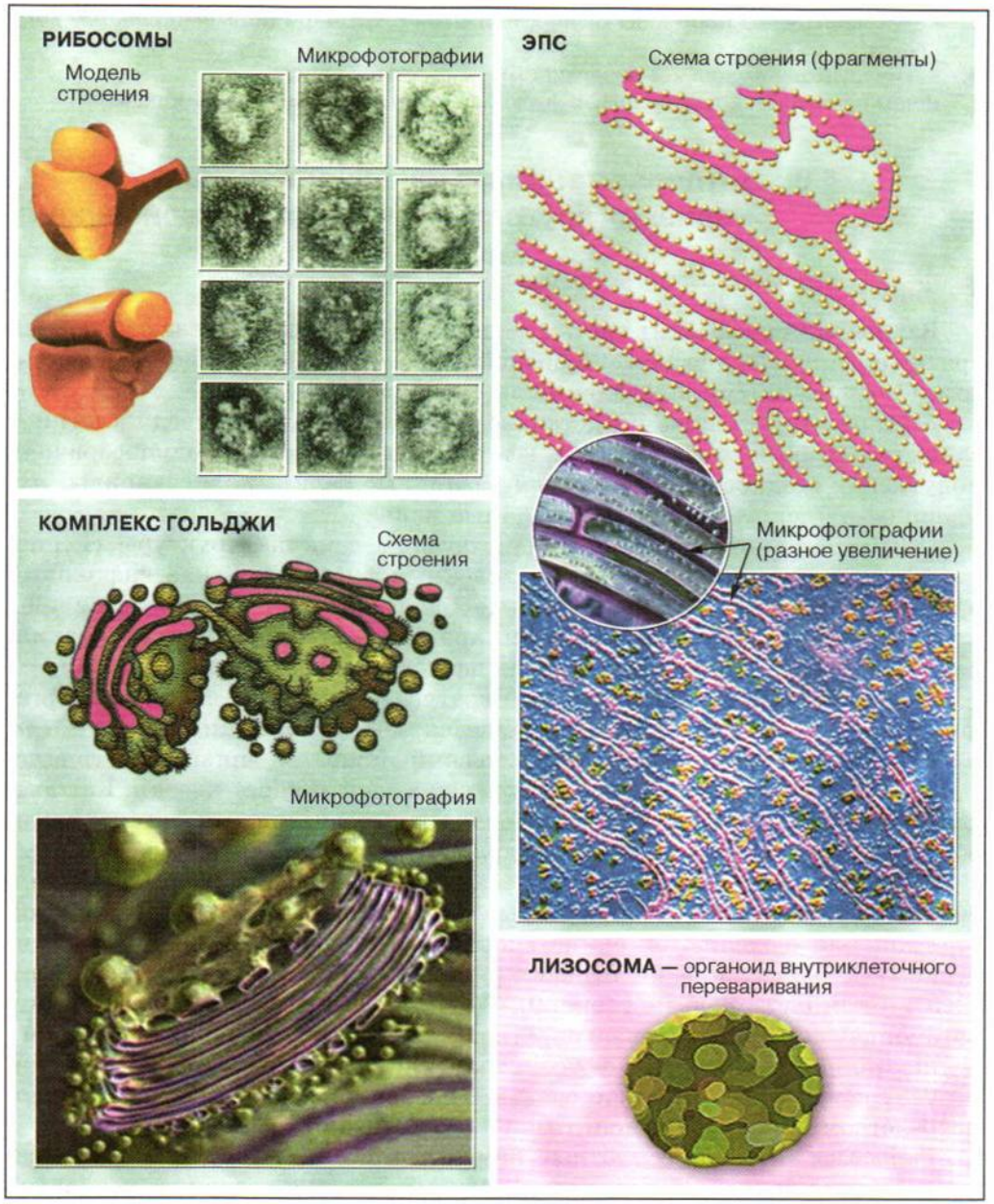


Рис. 9. Синтетический аппарат клетки и лизосома

субъединиц — малой и большой. По форме малая субъединица напоминает телефонную трубку, большая — ковш (см. рис. 9).

Субъединицы образованы рибосомальными РНК (р-РНК) и особыми белками. Рибосомы могут встречаться в цитоплазме поодиночке или группами, в виде *полирибосом* (или *полисом*).

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) — органоид, обеспечивающий синтез углеводов, липидов, белков и их перемещение внутри клетки. ЭПС имеет мембранное строение и состоит из системы уплощенных, удлиненных, трубчатых и пузыреобразных элементов (см. рис. 9). Название ЭПС обусловлено связью всех этих элементов друг с другом, образующих в цитоплазме непрерывную сеть. Различают две разновидности ЭПС: *гладкую* и *шероховатую (гранулярную)*.

На поверхностях гранулярной ЭПС располагаются рибосомы и полирибосомы, что придает им шероховатый вид. На рибосомах ЭПС осуществляется синтез белка. Обширные зоны гранулярная эндоплазматическая сеть занимает в клетках печени, поджелудочной железы, в которых интенсивно идет синтез белка.

На поверхности трубочек, канальцев, цистерн и пузырьков гладкой ЭПС рибосомы отсутствуют. Функции гладкой ЭПС заключаются в синтезе и перемещении липидов, гликогена, холестерина, в накоплении ионов Ca^{+}. Большинство веществ, которые синтезируются и накапливаются в полостях ЭПС, транспортируются в структуры комплекса Гольджи или другие участки клетки, а затем могут выводиться из нее.

Комплекс Гольджи — другой органоид синтетического аппарата клетки. (Назван по имени итальянского ученого Камилло Гольджи, открывшего в 1898 г. данный органоид.) Это сложно организованный мембранный аппарат, образованный тремя основными элементами: стопкой уплощенных мешочков (цистерн), пузырьками и вакуолями (см. рис. 9). Новые цистерны постоянно синтезируются, отпочковываясь от ЭПС, и перемещаются к структурам комплекса Гольджи.

Основные функции комплекса Гольджи — модификация, накопление, сортировка продуктов синтеза и распада веществ. Упакованные в мембранные пузырьки, эти вещества поступают из комплекса Гольджи в цитоплазму — одни выводятся из клетки, другие используются самой клеткой.

Аппарат внутриклеточного переваривания. Аппарат внутриклеточного переваривания представляет собой систему мембранных пузырьков — *лизосом* и *пищеварительных вакуолей*. Их содержимое обеспечивает расщепление сложных органических соединений на более простые вещества.

Лизосомы образуются вследствие отрыва пузырьков от структур комплекса Гольджи. Их структура и форма могут существенно изменяться в

зависимости от характера перевариваемого материала. В лизосомах находятся ферменты, расщепляющие органические вещества. Число лизосом зависит от интенсивности процессов жизнедеятельности клетки и ее физиологического состояния. В лизосомах животных клеток расщепляются частицы, попавшие туда путем фагоцитоза или пиноцитоза. В клетках всех организмов, особенно в условиях голодания, с помощью лизосом осуществляется самопереваривание собственных компонентов клетки.

В растительных клетках лизосомы играют важную роль в переваривании других органоидов при образовании пробковой ткани и древесины. У животных лизосомы участвуют в процессе индивидуального развития организмов, разрушая временные органы эмбрионов и личинок.

Пищеварительные вакуоли играют особо важную роль в жизни одноклеточных животных.

Кроме постоянных клеточных структур, с которыми вы только что познакомились, в цитоплазме есть и временные компоненты — *включения*, образованные в результате накопления клеткой продуктов обмена веществ. К ним относятся: капли жира, гранулы гликогена, зерна крахмала, кристаллы неорганических или органических солей. Включения могут быть представлены ферментами или гормонами (в клетках железистых тканей), а могут быть и вредными продуктами обмена веществ, подлежащими удалению из клетки.

Вопросы и задания

1. Какие структуры образуют цитоплазму клетки?
2. Какие органоиды входят в состав синтетического аппарата клетки?
3. В ходе индивидуального развития у головастиков лягушки разрушаются такие временные органы, как жабры и хвост. Какие органоиды клетки участвуют в этом процессе?
4. Соотнесите названия органоидов с их функциями:

рибосомы	внутриклеточное переваривание веществ;
комплекс Гольджи	биосинтез белков;
гладкая ЭПС	упаковка и транспорт синтезированных веществ;
лизосомы	синтез углеводов и липидов.

§ 9. Цитоплазма: энергетический и опорно-сократительный аппараты

Какие органоиды участвуют в процессах обеспечения клетки энергией?

Энергетический аппарат клетки представлен митохондриями и пластидами. Эти органоиды обеспечивают клетку энергией, которая выделяется при окислительных процессах и запасается в виде макроэргических связей молекул АТФ.

Митохондрии — мелкие тельца (их размеры составляют 0,2—2,0 мкм в ширину и 2—10 мкм в длину), имеющие эллиптическую, сферическую, палочковидную и другие формы (рис. 10). Их число в клетках варьирует в широких пределах — от нескольких десятков до тысячи и более. Например, в клетках печени число митохондрий составляет около 800. Это объясняется активным функционированием данного органа.

Под световым микроскопом митохондрии имеют вид мелких зерен и нитей, что и обусловило их название (от греч. mitos — нить, chondros — зерно). Митохондрии имеют наружную и внутреннюю мембраны, разделенные межмембранным пространством. Внутри митохондрии находится *матрикс*, он представляет собой однородное мелкозернистое вещество умеренной плотности и заполняет всю полость митохондрии. Внутрь матрикса обращены складки внутренней мембраны — *кристы*.

Наружная мембрана митохондрий обладает высокой проницаемостью для молекул и содержит большое количество транспортных белков. Внутренняя мембрана характеризуется низкой проницаемостью (даже для мелких ионов), в ней расположены транспортные белки, например АТФ-синтетаза, которая катализирует синтез АТФ.

В состав матрикса входят ферменты (их несколько сотен), собственные рибосомы (митохондриальные) и ДНК. Как уже было отмечено, ДНК митохондрий, в отличие от ядерной ДНК, имеет кольцевую форму. В связи с тем что у митохондрий имеются собственные ДНК и рибосомы, эти органоиды отличаются относительной самостоятельностью, или, точнее сказать, полуавтономностью, но в то же время часть наследственной информации о митохондриях содержится в ДНК ядра клетки. Живут митохондрии недолго (около 10 суток), они разрушаются с участием лизосом. Разрушенные митохондрии заменяются новыми, которые образуются делением материнских митохондрий.

Пластиды находятся в цитоплазме только растительных клеток. Различают зеленые пластиды — *хлоропласты*, красные, желтые и оранжевые — *хромопласты* и бесцветные — *лейкопласты*. Пластиды способны к взаимному превращению. Свет — один из факторов, регулирующих взаимопревращение пластид. Например, лейкопласты на свету преобразуются в хлоропласты. В лейкопластах откладываются запасные питательные вещества, главным образом крахмальные зерна. Хромопласты могут развиваться из хлоропластов, что и происходит при созревании плодов. Хромопласты придают желто-оранжевую окраску лепесткам цветков и плодам.

Хлоропласты — органоиды, в которых происходят жизненно важные для клетки процессы, в частности фотосинтез. Рассмотрим их строение более подробно (см. рис. 10). Эти органоиды, подобно митохондриям, имеют

Рис. 10. Энергетический и опорно-сократительный аппараты клетки

две мембраны — наружную и внутреннюю, которые разделены межмембранным пространством. Наружная мембрана гладкая, внутренняя имеет складчатое строение, благодаря чему образуются *тилакоиды*. Складчатость способствует повышению эффективности химических процессов, что имеет существенное значение для обеспечения световой фазы фотосинтеза. В мембраны встроен пигмент — хлорофилл, улавливающий свет, и ферменты, синтезирующие АТФ.

Внутреннее содержимое пластид — *строма* содержит, как и у митохондрий, собственные рибосомы, ДНК и разнообразные ферменты. Пластиды, так же как и митохондрии, полуавтономны.

В хлоропластах осуществляются синтез углеводов, АТФ и биосинтез белка, поэтому их можно отнести и к синтетическому, и к энергетическому аппаратам клетки.

Опорно-сократительный аппарат клетки включает микротрубочки и микрофиламенты. Эти структуры входят в состав более сложных органоидов: ресничек, жгутиков, клеточного центра, ложноножек — и в состав подмембранных образований клетки (см. рис. 10). Они обеспечивают пространственную организацию цитоплазмы, движение, сокращение клеток и др. С участием опорно-сократительного аппарата происходит движение цитоплазмы, фагоцитоз, сокращение мышц, движение сперматозоидов и т. д.

Микротрубочки представляют собой полые цилиндрические образования длиной до нескольких микрометров. Они участвуют в поддержании формы клетки, обеспечивают внутриклеточный транспорт, движение ресничек, образуют основу центриолей клеточного центра и ресничек. Микротрубочки обеспечивают движение хромосом в митозе, поскольку формируют *веретено деления*.

Клеточный центр встречается в клетках животных и низших растений. Это органоид немембранного строения. Он состоит из двух полых цилиндрических структур — *центриолей*, которые состоят из микротрубочек и располагаются вблизи друг друга во взаимно-перпендикулярных плоскостях. Клеточный центр принимает участие в делении клетки. Клетки высших растений лишены центриолей.

Микрофиламенты представляют собой тонкие белковые нити, лежащие в цитоплазме поодиночке или пучками. Они обеспечивают в клетке важные функции: сократимость мышечных клеток, процессы фагоцитоза и пиноцитоза, перемещение внутри цитоплазмы органоидов, образование микроворсинок.

Итак, цитоплазма клетки — сложная система, состоящая из клеточного матрикса, органоидов и включений. Все элементы цитоплазмы тесно взаимосвязаны между собой и обеспечивают структурно-функциональное единство клетки.

Вопросы и задания

1. Сравните строение митохондрий и пластид.
2. Какое значение имеет наличие в митохондриях и пластидах собственных рибосом и ДНК?
3. С чем связаны взаимопревращения пластид в клетках растений?
4. Приведите примеры, доказывающие взаимосвязь органоидов в клетке.
5. Соотнесите названия органоидов с их функциями:

митохондрии	участие в делении клетки;
клеточный центр	синтез АТФ;
хлоропласты	обеспечение сократимости мышечных волокон;
микрофиламенты	фотосинтез.

§ 10. Строение клетки: ядерный аппарат

У всех ли клеток имеется ядро?

При изучении ядра клетки более корректно использовать понятие «ядерный аппарат», поскольку у клеток бактерий оформленного ядра не имеется. Именно поэтому бактерии относят к прокариотам, или доядерным организмам (см. §11). Оформленное ядро, состоящее из ядерной оболочки, ядерного матрикса и ядрышка, есть в клетках эукариот (растений, животных, грибов). Однако даже у этих организмов ядро выражено не во все периоды жизненного цикла клетки, а только в период интерфазы. Во время деления клетки ядро разрушается.

Строение ядерного аппарата. Ядерный аппарат неделящихся (интерфазных) клеток эукариотических организмов представлен оболочкой ядра, ядерным матриксом (его иногда называют ядерным соком, кариолимфой), хроматином и ядрышками (рис. 11). Обычно в клетке имеется одно ядро, иногда два (например, у инфузории-туфельки) или несколько ядер (в мышечных клетках или клетках грибов). Форма ядра различных клеток неодинакова: может быть округлой, овальной, бобовидной, палочковидной и др. Место расположения ядра варьирует в разных клетках. Оно может находиться в центре клетки или на периферии, как, например, в жировых клетках, клетках растений.

Ядерная оболочка обнаруживается только под электронным микроскопом. Она состоит из двух мембран — наружной и внутренней. Мембраны разделены межмембранным пространством. Межмембранное пространство заполнено веществом, сходным с содержимым ЭПС.

Наружная мембрана ядерной оболочки составляет единое целое с мембранами шероховатой эндоплазматической сети, на ее поверхности расположены рибосомы. *Внутренняя мембрана* ядерной оболочки гладкая.

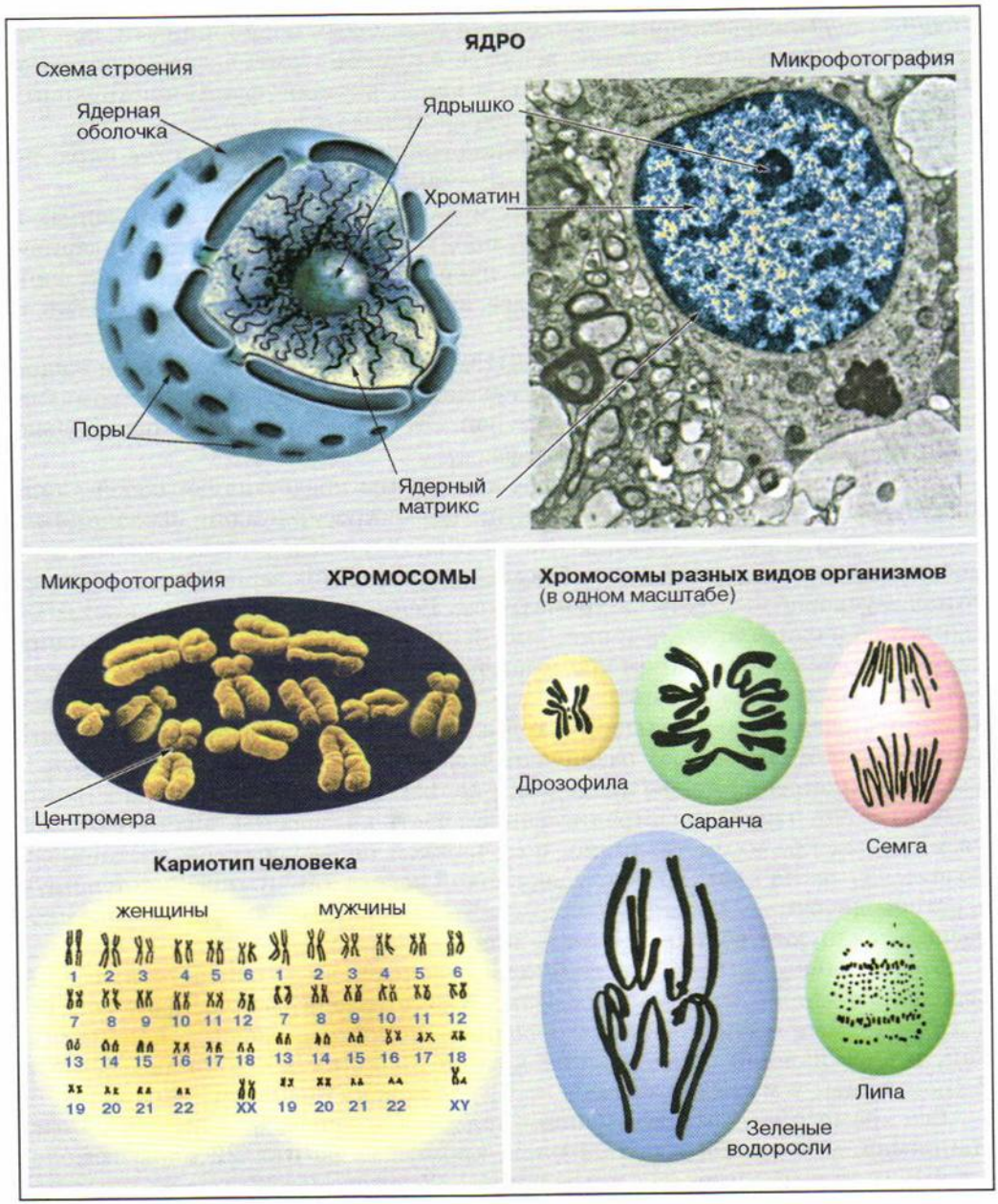


Рис. 11. Ядерный аппарат клетки

Ядерные поры, образованные белковыми гранулами и фибриллами, обеспечивают избирательный перенос веществ из цитоплазмы в ядро и обратно. Ядерные поры более многочисленны в ядрах активно функционирующих клеток и отсутствуют, например, в ядрах сперматозоидов.

Таким образом, оболочка не только ограничивает содержимое ядра, но и обеспечивает связь ядра с цитоплазматическими структурами.

Ядерный матрикс содержит воду и ряд растворенных и взвешенных в ней веществ: РНК, ферменты, ионы, продукты обмена веществ. В ядерном матриксе выделяется своеобразный ядерный скелет, состоящий из фибриллярной сети, пронизывающей все ядро. Здесь находятся хроматин и ядрышко.

Хроматин состоит из комплекса ДНК и белка. Он обнаруживается в ядре клеток в виде мелких зернышек и глыбок. В действительности хроматин не является самостоятельной структурой. Это хромосомы, но только сильно деспирализованные в период интерфазы.

Хромосомы. В период интерфазы хромосомы представляют собой длинные, очень тонкие перекрученные нити. Под микроскопом они неразличимы как индивидуальные структуры. Таким образом, в неделящейся клетке хромосомы не видны, а зрительно обнаруживаются лишь зернышки и глыбки, которые условно называются хроматином. Репликация (самоудвоение) ДНК хроматина и спирализация тонких нитей происходят перед началом деления клетки. Затем спирализация хромосом продолжается на начальных стадиях деления клетки (профазе митоза), и хромосомы приобретают форму толстых нитей, палочек. Строение одной и той же хромосомы на разных ее участках неоднородно. В хромосомах различают *первичную перетяжку (центромеру)*, делящую хромосому на два плеча (см. рис. 11). Первичная перетяжка (центромера) — это наименее спирализованная часть хромосомы. Место перетяжки у разных хромосом различно, но у каждой пары хромосом постоянное. Во время деления клетки к месту первичной перетяжки прикрепляются нити веретена деления. Некоторые хромосомы имеют *вторичную перетяжку*, располагающуюся вблизи одного из концов хромосомы.

Установлено, что каждому биологическому виду соответствуют определенное число и форма хромосом. Иначе говоря, число хромосом (n) и характерные особенности их строения являются *видовым признаком*. Так, в ядре каждой соматической клетки лошадиной аскариды имеются 2 хромосомы, у мухи дрозофилы — 8, у человека — 46 (см. рис. 11).

Все хромосомы, за исключением половых, парные, или *гомологичные*. Например, у человека всего 23 пары хромосом, из них 22 пары гомологичные (как у мужчин, так и у женщин). Хромосомы 23-й пары (половые хромосомы) гомологичны только у женщин. У мужчин половые хромосомы

не гомологичны, они отличаются по форме, размеру, нуклеотидному составу. Гомологичные хромосомы имеют одинаковую форму, размеры, нуклеотидный состав, а значит, и одинаковые гены; у них совпадает расположение центромеры. Пары гомологичных хромосом имеются только в диплоидных клетках.

Пары гомологичных хромосом образуются при оплодотворении. Одна из каждой пары хромосом принадлежит яйцеклетке, другая попадает при оплодотворении с мужской половой клеткой.

Диплоидный набор ($2n$) хромосом имеют неполовые клетки, их называют *соматическими*. Совокупность всех хромосом любой клетки особи носит название *кариотипа*. Например, кариотип человека включает 46 хромосом, или 23 пары.

При сравнении кариотипов клеток мужской и женской особей одного вида обнаруживается их отличие по одной паре хромосом. Эта пара получила название *половых хромосом*. Все остальные пары хромосом одинаковы у особей обоих полов и называются *аутосомами* (от греч. autos — сам, soma — тело). В кариотипе человека содержится 22 пары аутосом и одна пара половых хромосом (см. рис. 11).

Половые клетки *гаплоидны*. Гаплоидный набор (n) хромосом составляет половину хромосомного набора диплоидной клетки. Так, в половых клетках человека — в яйцеклетках и сперматозоидах — содержится по 23 хромосомы, т. е. ровно в 2 раза меньше, чем в соматических (неполовых) клетках.

Ядрышко образовано деспирализованными участками хроматиновых нитей, которые кодируют синтез рибосомальной РНК (рРНК) и обеспечивают сборку рибосом. Число ядрышек в клетках разных организмов колеблется от 1 до 10.

В начале деления клетки (в профазе митоза) ядрышко исчезает. В последней стадии митоза — телофазе — ядрышко вновь формируется.

Ядерный аппарат клетки, представленный ядерной оболочкой, ядерным матриксом, хромосомами, ядрышком, составляет единое целое.

Подводя итог, отметим, что клетка — это сложное образование, состоящее из множества взаимосвязанных структур (см. рис. 7). В ней осуществляются многочисленные химические превращения: синтез сложных молекул белков, нуклеиновых кислот, углеводов, липидов и др.

Клетка — открытая живая система, которая может существовать только при условии постоянного обмена веществом и энергией с окружающей средой. Она способна к росту, развитию и размножению. На нее влияют многие физические, химические и биологические факторы среды: температура, токсины вирусов, все виды ионизирующих излучений и др.

Клетки растений, животных, грибов имеют принципиальное сходство в строении и функциях, однако обладают и специфическими свойствами. Так, надмембранный комплекс растительной клетки представлен клеточной стенкой, состоящей из целлюлозы. А клетки грибов покрыты оболочкой, в состав которой входит хитин. Надмембранный комплекс животной клетки составляют белки, соединенные с углеводами.

Для растительных клеток характерны хлоропласты, тогда как в клетках грибов и животных их нет. Клетки этих групп организмов отличаются по способу питания (подробнее см. § 20).

Другое различие между клетками групп организмов состоит в специфичности запасаемых питательных веществ. В грибных и животных клетках из углеводов запасается гликоген, в растительных — крахмал.

Вопросы и задания

1. Какие компоненты образуют ядерный аппарат?
2. Какое строение имеет оболочка ядра? Какие функции выполняет ядерная оболочка?
3. Что такое кариотип? Какие хромосомы называют гомологичными; половыми; аутосомами?
4. В каких клетках имеется диплоидный набор хромосом?
5. В результате какого процесса в клетках восстанавливается диплоидный набор хромосом?
6. Попытайтесь составить таблицу и сравнить строение грибной, растительной и животной клеток.

§ 11. Прокариоты — доядерные организмы

Все ли организмы имеют клетки с оформленным ядром?

Среди организмов, живущих на Земле, кроме эукариот, есть более древние организмы — *прокариоты* (от лат. pro — перед, вместо; karyon — ядро). Это одноклеточные организмы, которые не имеют оформленного ядра. К ним относятся *бактерии*, встречающиеся повсеместно: в воздухе, соленой и пресной воде, в организме животных, в том числе человека, и растений, в горячих источниках и даже в ядерных реакторах. Но особенно их много в почве — от 200—500 млн до 2 млрд и более на 1 г почвы.

До появления электронного микроскопа биологи полагали, что все клетки имеют один и тот же тип строения. Применение электронного микроскопа позволило выявить фундаментальные различия между строением прокариотических и эукариотических клеток.

Организация доядерных организмов-прокариот. Клетки прокариотических организмов имеют очень мелкие размеры (1—10 мкм). Самое главное отличие прокариот от эукариот состоит в отсутствии у первых настоящего ядра и ядерной оболочки. Вместо ядра имеется одна кольцевая двухцепочечная молекула ДНК, которую часто называют бактериальной хромосомой.

Основные функции ядерного аппарата прокариот (как и эукариот) заключаются в хранении, реализации наследственной информации и передаче ее дочерним поколениям. Эти функции определяет ДНК.

Для прокариот характерны также внехромосомные единицы наследственности — *плазмиды*. Плазмиды представляют собой кольцевые участки ДНК, свободно расположенные в цитоплазме. Они содержат гены, обеспечивающие, например, устойчивость бактерий к действию антибиотиков.

Кроме специфического строения ядерного аппарата, прокариоты отличаются и другими особенностями строения клетки.

Надмембранный комплекс поверхностного аппарата прокариотических клеток представлен жесткими стенками, содержащими органическое вещество муреин. Запасные вещества бактериальной клетки — полисахариды (крахмал, гликоген), жиры, сера.

У прокариот отсутствуют мембранные органоиды (митохондрии, пластиды, ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы). Вместо митохондрий и пластид у них имеются *мезосомы*, представляющие собой впячивания наружной мембраны клетки. На мезосомах протекают процессы клеточного дыхания. Фотосинтез у фотосинтезирующих бактерий происходит в тилакоидах.

Рибосомы в прокариотических клетках намного мельче, чем рибосомы эукариот, и располагаются они в цитоплазме свободно, не образуя полисом. В цитоплазме клеток прокариот отсутствуют клеточный центр и опорно-сократительный аппарат.

Различия между прокариотами и эукариотами настолько существенны, что их выделяют в разные надцарства (см. § 7).

Формы бактерий. В зависимости от формы клетки различают следующие группы бактерий: шаровидные — кокки, палочковидные — бациллы, дугообразно изогнутые — вибрионы, штопорообразной формы — спириллы (рис. 12).

Многие бактерии способны к самостоятельному движению благодаря наличию у них простых жгутиков, не содержащих микротрубочек.

Несмотря на простоту организации, бактерии успешно сосуществуют с высокоорганизованными эукариотами. Более того, в настоящее время бактерии — биологически прогрессивная, процветающая группа организмов благодаря способности к быстрому размножению и образованию спор, устойчивости к неблагоприятным факторам окружающей среды.

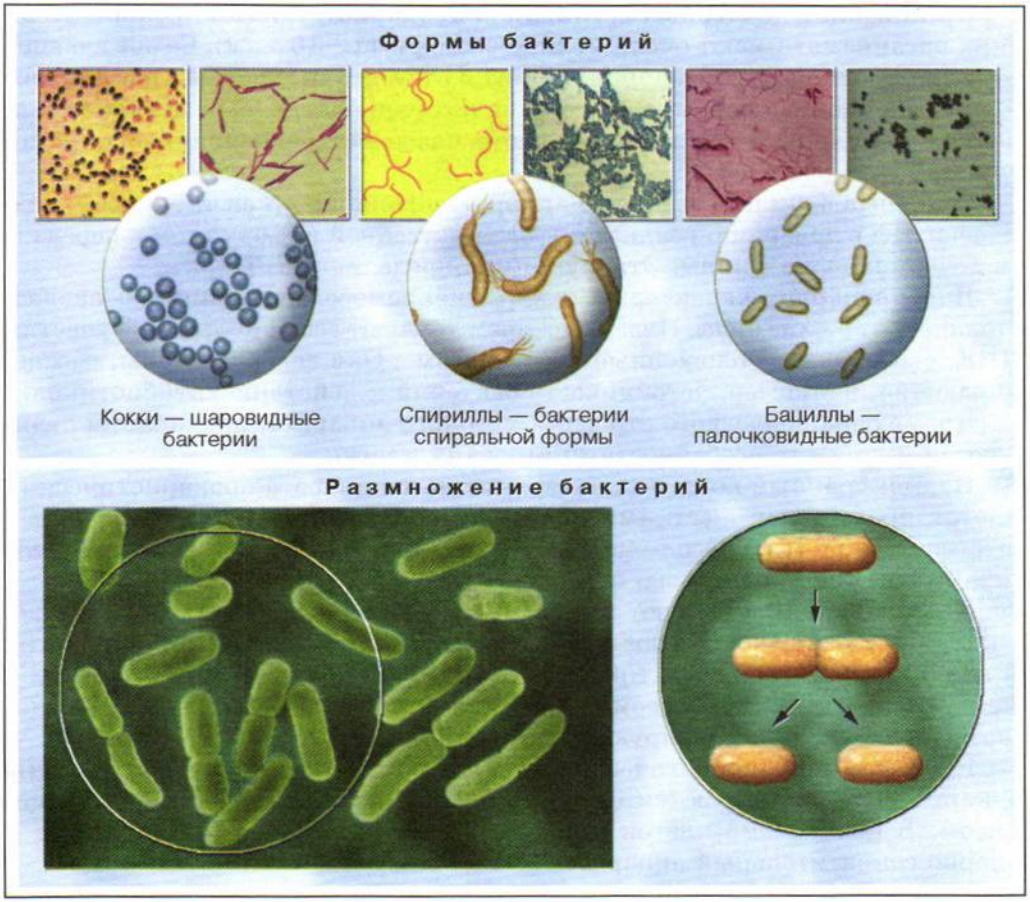


Рис. 12. Формы бактериальных клеток и размножение бактерий

Размножение и спорообразование у бактерий. Размножаются прокариоты путем простого деления надвое (см. рис. 12). В 50-х годах XX в. у бактерий был обнаружен половой процесс в форме обмена генетическим материалом между разными особями.

Прокариоты характеризуются чрезвычайно высокой устойчивостью к различным воздействиям окружающей среды. Прежде всего это относится к спорообразующим формам бактерий. Споры бактерий являются формой перенесения неблагоприятных условий среды (а не для размножения, как у растений или грибов). При образовании споры бактериальная клетка пре-

терпевает ряд биохимических изменений: в ней уменьшается количество свободной воды, снижается активность ферментов, протоплазма сжимается и покрывается очень плотной оболочкой. При наступлении благоприятных условий споры набухают и прорастают, образуя новую вегетативную клетку.

Питание и дыхание бактерий. Простым по своей организации бактериальным клеткам требуется для жизнедеятельности минимальное количество энергии. Вот почему бактерии могут использовать такие энергетически бедные источники, как окисление неорганических веществ (хемосинтезирующие бактерии, см. § 14) или энергию, выделяющуюся при разложении органических остатков (бактерии гниения и брожения).

По типу питания прокариоты подразделяют на две группы: *автотрофов* и *гетеротрофов*. Подробнее об автотрофах и гетеротрофах будет сказано в § 20.

Дыхание бактерий, в процессе которого образуется необходимая для жизни энергия, осуществляется с участием дыхательных ферментов. По отношению к кислороду бактерии подразделяют на существующих только в кислородной среде — *аэробов* (например, туберкулезная палочка и многие другие) и живущих в бескислородной среде — *анаэробов* (столбнячная палочка, палочка ботулизма и др., см. § 21).

Значение бактерий в природе и жизни человека. Благодаря жизнедеятельности бактерий происходит разложение и минерализация органических веществ, поставляемых отмершими организмами. Образовавшиеся при этом простые неорганические вещества (аммиак, сероводород, углекислый газ и др.) вовлекаются в общий круговорот веществ опять же с участием бактерий, без чего была бы невозможна жизнь на Земле.

Бактерии вместе с грибами, водорослями и лишайниками разрушают горные породы и участвуют в почвообразовательном процессе. Они играют значительную роль в поддержании плодородия почвы, участвуют в образовании гумуса из лесной подстилки и лежащих на ней гниющих растительных и животных остатков. (Гумус — слой разложившегося органического вещества, содержащий запас органических и минеральных веществ и обладающий способностью удерживать воду.) Бактерии участвуют в круговороте азота, серы, железа, марганца, кремния.

Роль бактерий в жизни человека неоднозначна. Некоторые из них полезны человеку. Например, многие млекопитающие, в том числе и человек, из-за отсутствия специальных ферментов не могут переваривать целлюлозу, входящую в пищу. Переваривание целлюлозы происходит благодаря бактериям, в норме обитающим в кишечнике. У кроликов такие бактерии живут в слепой кишке, у коров и овец — в рубце (отделе желудка). В кишечнике человека живут многие бактерии, некоторые из них синтезируют витамины

группы В и витамин К. Некоторые бактерии обитают на коже человека, слизистой оболочке носовой и ротовой полостей, в толстом кишечнике и во влагалище, вытесняя собой болезнетворные микроорганизмы и тем самым оберегая человека от инфекционных заболеваний.

Бактерии необходимы для производства различных пищевых продуктов, основанного на брожении. На основе молочнокислого брожения производят все кисломолочные продукты (простоквашу, кефир, сметану, кумыс), квашеную капусту, сыры.

С 30-х годов XX столетия ученые начали заниматься выделением из некоторых бактерий веществ, обладающих антибиотическим свойством — способностью либо подавлять рост, либо совсем убивать другие микробы. Самый богатый источник антибиотиков — это бактерии, живущие в почве. Антибиотики широко применяются в медицине, ветеринарии, сельском хозяйстве, промышленности и специальных научных исследованиях.

Бактерии могут причинять и вред человеку. Это проявляется в двух случаях. Во-первых, если не принять специальных мер, гнилостные бактерии портят пищевые продукты. Во-вторых, они могут быть возбудителями многих болезней животных, человека и растений. Некоторые болезнетворные бактерии разрушают клетки организма-хозяина, но большая часть бактерий вызывает заболевания, вырабатывая токсины, наносящие вред пораженному организму.

Вопросы и задания

1. Объясните, каково строение ядерного аппарата в клетках прокариот.
2. Каковы особенности строения поверхностного аппарата прокариотической клетки?
3. О каких особенностях питания бактерий вы узнали?
4. Каково значение спорообразования у бактерий?
5. Каково значение бактерий в природе и жизни человека?
6. Дайте сравнительную характеристику клеткам эукариот и прокариот. Определите, в чем состоит их сходство, в чем заключаются основные различия.

§ 12. Вирусы — неклеточная форма жизни

Все ли организмы, существующие на Земле, имеют клеточное строение?

Общая характеристика вирусов. Вирусы не относятся ни к одному из царств живых организмов. Их объединяют в самостоятельную группу — *неклеточной формы жизни*, поскольку они не имеют клеточного строения.

Изучение вирусов началось с работ русского ботаника Д. И. Ивановского. В 1892 г. он впервые выделил инфекционный экстракт из листьев табака, пораженных заболеванием — табачной мозаикой. Пропустив этот экстракт через фильтр, который способен задерживать бактерии, Д. И. Ивановский получил жидкость, сохраняющую инфекционные свойства. Таким образом было доказано существование вирусов, но увидеть их удалось намного позже.

Вирусы — паразиты «на генетическом уровне». Это — суперпаразиты и облигатные (обязательные) паразиты. Суперпаразитизм вирусов проявляется в том, что на нашей планете нет ни одного биологического вида, который не был бы подвержен вирусным инфекциям. Вирусы паразитируют в клетках растений, животных, грибов и бактерий. Облигатными паразитами вирусы называются потому, что они проявляют свойства живого, только паразитируя в клетках других организмов.

Строение вирусов. Большинство вирусов имеют субмикроскопические размеры (в среднем они в 50 раз меньше бактерий). Вот почему увидеть и изучить их строение удалось только после изобретения электронного микроскопа. Самые мелкие вирусы (в частности, возбудитель ящура) немногим превышают размер молекулы яичного белка. Но встречаются и такие, которые хорошо видны под световым микроскопом, например возбудитель оспы.

Название *вирусы* (от лат. virus — яд) ввел в науку в 1898 г. голландский ботаник и микробиолог М. Бейеринк. В начале XX в. удалось установить, что вирусы по своей химической природе — нуклеопротеины (комплексное соединение, состоящее из нуклеиновой кислоты и белка). Зрелые частицы вирусов — *вирионы* состоят из фрагмента генетического материала (ДНК или РНК) и окружающей его белковой оболочки — *капсида*.

Встречаются вирусы, которые содержат двухцепочечную молекулу ДНК (кольцевую или линейную) или одноцепочечную кольцевую ДНК. Другие вирусы имеют одноцепочечную или двухцепочечную РНК. Примерами РНК-содержащих вирусов служат вирусы кори, краснухи, полиомиелита, ВИЧ, табачной мозаики, гриппа и др. ДНК-содержащие вирусы — натуральной оспы, герпеса, аденовирусы (последние вызывают у человека различные респираторные инфекционные заболевания).

Особенности жизнедеятельности вирусов. На стадии вириона у вирусов не наблюдается никаких проявлений жизни. Вне клетки хозяина некоторые вирусы кристаллизуются, но, проникнув в клетки чувствительных к ним организмов, они проявляют признаки жизни. Стадия вириона — лишь одна из стадий существования вирусов.

В жизненном цикле вирусов можно выделить этапы, характеризующие вирусы как паразитов. Это этапы прикрепления вируса к клетке хозяина,

внедрения в клетку хозяина, скрытая стадия образования нового поколения вирусов, выход вирионов в окружающую среду.

Во время скрытой стадии вирус не удается обнаружить в клетке. Но именно на этой стадии клетка хозяина синтезирует необходимые для вируса белки и нуклеиновые кислоты, в результате чего образуется новое поколение вирионов вирусов.

Есть особая группа вирусов, приспособившихся к паразитированию в бактериальных клетках, — *фаги*. По своему строению бактериофаг сложнее вирусов, паразитирующих в клетках растений и животных. Многие фаги имеют форму головастика и состоят из головки и хвостика, покрытых белковой оболочкой. Внутри головки находится ДНК, внутри хвостика проходит канал (рис. 13).

Бактериофаг прикрепляется к клетке бактерии, растворяет ее поверхностный аппарат и впрыскивает свою ДНК внутрь клетки-хозяина через канал хвостика (см. рис. 13).

У некоторых вирусов (герпеса, гриппа, ВИЧ), помимо капсида, имеется дополнительная оболочка, формирующаяся из плазматической мембраны клетки хозяина (см. рис. 13).

Для вирусов неприменимо понятие «обмен веществ», вирусы не способны к росту, делению, половому размножению.

Попав внутрь клетки хозяина, вирусы «выключают» ее ДНК и, используя собственную ДНК (или РНК), дают клетке хозяина команду синтезировать новые копии вируса.

Самый обычный способ распространения вирусов — капельный (например, при чихании, кашле). Некоторые вирусы передаются половым путем или через кровь, в частности вирус иммунодефицита человека (ВИЧ). Этот вирус вызывает опасное заболевание — СПИД (синдром приобретенного иммунодефицита). Эффективных методов лечения этого заболевания пока нет. Именно поэтому необходимо строго соблюдать все меры профилактики СПИДа. Особую опасность представляют случайные половые связи. Имея в виду возрастающую частоту заболеваний СПИДом, абсолютно недопустимо повторное использование одноразовых медицинских шприцев, медицинских и гигиенических инструментов, имеющих контакты с кровью.

На сегодняшний день вирусы рассматриваются в науке не только как возбудители болезней, но и как факторы изменения генетической информации. Дополнительная наследственная информация, привнесенная в клетку хозяина вирусом, может изменить работу генов этой клетки. Кроме того, сам факт попадания вируса в живую клетку может вызвать либо ее гибель, либо мутацию, т. е. изменение в порядке расположения генов или изменение самих генов.

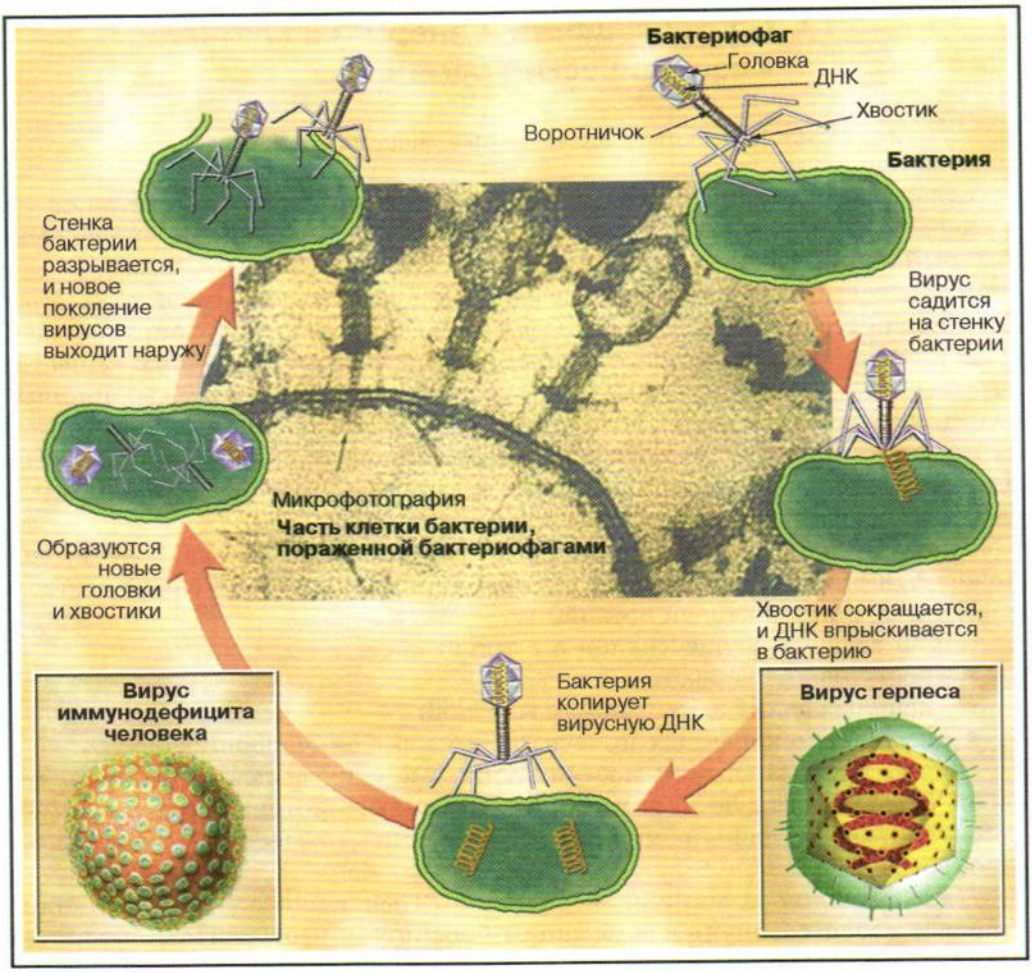


Рис. 13. Строение вирусов. Фаги — паразиты бактерий

Вопросы и задания

1. В чем заключаются особенности строения вирусов?
2. Какими структурами определяется разнообразие форм вирусов?
3. Когда вирусы проявляют свойства живых организмов?
4. Почему вирусы получили такие характеристики, как суперпаразиты и облигатные паразиты?
5. Каким образом происходит воспроизводство нового поколения вирусов?
6. В чем проявляется значение вирусов в жизни человека?

§ 13. Обмен веществ и энергии в клетке. Энергетический обмен

За счет чего клетка обеспечивается энергией?

Общая характеристика обмена веществ и энергии. Обмен веществ и энергии, или *метаболизм* (от греч. metabole — перемена), — процесс, который лежит в основе всех явлений жизни.

Все известные науке живые организмы представляют собой открытые системы, постоянно обменивающиеся веществом и энергией с окружающей средой. Энергия нужна для биосинтеза сложных органических веществ, свойственных каждой клетке (аминокислоты, сахара, нуклеотиды, липиды, белки, нуклеиновые кислоты), которые используются для построения различных клеточных структур и обеспечения процессов жизнедеятельности. Для получения энергии многие живые организмы расщепляют и окисляют сложные органические соединения.

Клетка, так же как и организм, — открытая живая система, поэтому она может функционировать только в условиях постоянного обмена веществом и энергией с окружающей средой.

Обмен веществ осуществляется в три этапа:

- поступление веществ в клетку;
- использование этих веществ клеткой;
- выделение конечных продуктов обмена в окружающую среду.

Процесс использования поступивших в клетку веществ представляет собой совокупность всех химических реакций, протекающих в клетке. Различают две стороны обменных процессов: пластический и энергетический обмены.

Пластический обмен, или анаболизм (от греч. anabolē — подъем), представляет собой совокупность реакций биосинтеза (фотосинтез, биосинтез белка, хемосинтез), протекающих с затратами энергии и обеспечивающих клетку структурным материалом.

Энергетический обмен, или катаболизм (от греч. katbolē — сбрасывание, разрушение), — это совокупность биохимических реакций расщепления и окисления сложных органических веществ, обеспечивающих клетку энергией.

Пластический и энергетический обмены неразрывно связаны между собой: все реакции пластического обмена требуют затрат энергии, накопленной в процессе энергетического обмена, а для протекания реакций энергетического обмена необходимы органические вещества и ферменты (образуемые в процессе пластического обмена).

Энергетический обмен. Все организмы получают энергию в результате окисления органических соединений. *Окислением* называют потерю электронов каким-либо атомом или потерю атомов водорода молекулой, а также присоединение к молекуле атомов кислорода. Реакции окисления сопровождаются выделением энергии. Особенно много энергии выделяется при окислении органических соединений, так как в их молекулах электроны находятся на высоких энергетических уровнях, а значит, обладают большим запасом энергии.

Одним из основных источников энергии для всех клеток является глюкоза. В клетках растений глюкоза образуется в процессе фотосинтеза (подробнее о фотосинтезе будет рассказано в § 14). В клетках животных и грибов глюкоза образуется при расщеплении органических веществ, поступающих в организм вместе с пищей. Поскольку запасным питательным веществом, образующимся в ходе полимеризации молекул глюкозы в растительных клетках, является *крахмал*, а в клетках животных и грибов — *гликоген*, то эти вещества и представляют собой энергетический запас клеток. При нехватке углеводов в клетке с целью получения энергии могут использоваться жиры и даже белки.

Энергетический обмен в клетке осуществляется поэтапно.

Этапы энергетического обмена. Энергетический обмен в клетках большинства аэробных организмов в присутствии кислорода состоит из трех последовательных этапов: подготовительного, бескислородного и кислородного. На этих этапах органические вещества постепенно расщепляются до простых, бедных энергией неорганических соединений, например до углекислого газа и воды.

Первый этап — подготовительный. На этом этапе сложные органические вещества, поступившие в организм с пищей, с помощью ферментов расщепляются на более простые. При этом освобождается незначительное количество энергии, которая рассеивается в виде тепла. Белки расщепляются до аминокислот, жиры — до глицерина и жирных кислот, нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов, полисахариды — до моносахаридов. Расщепление сложных полисахаридов до глюкозы происходит с помощью ферментов в желудочно-кишечном тракте и в лизосомах клеток.

Второй этап — бескислородный, или гликолиз (от греч. glykys — сладкий, lysis — растворение, разложение). Бескислородный этап осуществляется в цитоплазме клеток и протекает в нескольких последовательных реакциях.

Конечные продукты гликолиза одной молекулы глюкозы — две молекулы пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), две молекулы АТФ и атомы водорода:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2C_3H_4O_3 + 4H + 2АТФ$$

Глюкоза — Пировиноградная кислота

Процесс происходит в несколько стадий и сопровождается выделением энергии, часть которой (40 %) используется для синтеза двух молекул АТФ, а остальная энергия (60 %) рассеивается в виде тепла.

Энергия выделяется постепенно, порциями. Моментальное освобождение энергии привело бы клетку к гибели в результате перегревания.

У млекопитающих гликолиз наиболее интенсивно протекает в клетках скелетных мышц, печени, сердечной мышцы, эритроцитах, а также в клетках раковых опухолей.

Дальнейшее превращение пировиноградной кислоты зависит от того, присутствует или отсутствует кислород в клетке.

По механизму, аналогичному гликолизу, в клетках некоторых организмов протекает процесс *брожения*. Например, при отсутствии кислорода в растительных клетках и в клетках дрожжей происходит спиртовое брожение с образованием этилового спирта (C_2H_5OH) и углекислого газа. В животных клетках и в клетках некоторых бактерий при недостатке кислорода происходит молочнокислое брожение, в результате которого пировиноградная кислота превращается в молочную ($C_3H_6O_3$).

Брожение не дает дополнительного энергетического эффекта. Значительная часть энергии, заключенной в молекуле глюкозы, в процессе брожения так и не извлекается, а остается в конечных продуктах брожения — этиловом спирте или молочной кислоте. Именно поэтому брожение (его еще называют анаэробным процессом окисления, так как оно идет без участия кислорода) считается малоэффективным процессом. Для организмов, обитающих в условиях пониженного содержания кислорода или его полного отсутствия, брожение — единственный источник получения энергии.

Брожение играет важную роль в круговороте веществ в природе. Процессы брожения широко применяются в практической деятельности людей. В течение многих веков спиртовое брожение используется в виноделии, пивоварении, хлебопечении, для производства растворителей и т. д.

Если в клетках присутствует кислород, то пировиноградная кислота поступает в митохондрии для полного окисления в ходе аэробного дыхания.

Третий этап — кислородный — протекает в митохондриях. Он начинается в матриксе митохондрий в виде сложных циклических реакций, получивших название цикла Кребса по имени ученого, открывшего данную последовательность ферментативных реакций.

На кристах митохондрий протекают реакции окислительного фосфорилирования. Открытие окислительного фосфорилирования принадлежит русскому ученому В. А. Энгельгардту.

Общая реакция кислородного расщепления (в расчете на одну молекулу глюкозы) выглядит следующим образом:

$$2C_3H_4O_3 + 6O_2 + 36АДФ + 36H_3PO_4 \rightarrow 6CO_2 + 36АТФ + 42H_2O$$

В 36 молекулах АТФ запасается 55 % энергии, освобожденной в процессах аэробного (кислородного) дыхания, а 45 % энергии рассеивается в виде тепла.

Кислородный этап окисления органических соединений является *клеточным дыханием*, или *биологическим окислением*, в результате которого сложные органические вещества окисляются кислородом до конечных продуктов — углекислого газа и воды с освобождением энергии, запасаемой клетками в виде АТФ.

Таким образом, в ходе всего энергетического обмена глюкоза окисляется с образованием воды и углекислого газа, а энергия, первоначально запасенная в молекулах глюкозы, используется на синтез АТФ:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{энергия}$$

Значение дыхания заключается в запасании энергии, а точнее, в образовании молекул АТФ, обеспечивающей все жизненные процессы клетки.

Вопросы и задания

1. В чем заключается взаимосвязь энергетического и пластического обменов?
2. Какие процессы обеспечивают клетку энергией?
3. Какие вещества являются основным источником энергии в клетке? Почему?
4. Вспомните из предыдущих разделов биологии, каким образом в животную клетку поступает глюкоза. Как обеспечиваются глюкозой растительные клетки?
5. При каких условиях протекает гликолиз? Какие конечные продукты образуются в результате гликолиза?
6. Какое превращение происходит с пировиноградной кислотой в живых клетках при недостатке кислорода?
7. Что является результатом кислородного расщепления?
8. Сравните процесс дыхания с процессом горения. В чем преимущества процесса окисления перед процессом горения?

§ 14. Фотосинтез — процесс пластического и энергетического обменов. Хемосинтез

Какое значение имеет фотосинтез для растений?
Какое значение имеет фотосинтез для животных, грибов, бактерий?

Фотосинтез, общая характеристика. Все органические вещества, встречающиеся в живой природе, — продукты жизнедеятельности автотрофных организмов, синтезируемых ими из неорганических веществ. Такой процесс называется *фотосинтезом*. Основная роль в нем принадлежит фотосинтезирующим организмам, главным образом зеленым растениям, использующим для фотосинтеза энергию солнечного света, которая поглощается зеленым пигментом — хлорофиллом.

Кроме зеленых растений, к фотосинтезу способны некоторые прокариоты: цианобактерии (синезеленые), пурпурные и зеленые бактерии.

В ходе фотосинтеза создаются органические вещества, необходимые для жизни и самих фотосинтетиков, и гетеротрофных организмов.

Световая энергия в процессе фотосинтеза превращается в доступную для всех организмов *энергию химических связей* органических веществ, запасаемую в продуктах фотосинтеза (простые углеводы, крахмал и другие полисахариды). В процессе фотосинтеза зеленые растения и цианобактерии выделяют кислород, который используется при дыхании организмов (зеленые и пурпурные бактерии кислород не выделяют).

В фотосинтезе участвуют пигменты (зеленые — хлорофилл, желтые — каротиноиды), ферменты и другие соединения, упорядоченно расположенные на выростах внутренней мембраны — *тилакоидах* или в *строме* хлоропласта. Тилакоиды представляют собой уплощенные замкнутые мембранные мешочки, которые как бы накладываются друг на друга и образуют структуры — *граны*, напоминающие стопки монет (рис. 14).

Фазы фотосинтеза. У растений в процессе фотосинтеза выделяют две последовательные фазы — световую и темновую.

Световая фаза фотосинтеза происходит на свету и только на внутренних мембранах хлоропласта — в тилакоидах, в которые встроены молекулы хлорофилла. В реакциях световой фазы участвуют хлорофилл, вода, ферменты и молекулы-переносчики, встроенные в мембраны.

Молекулы хлорофилла поглощают свет, электроны их атомов приходят в возбужденное состояние и перескакивают на орбитали, удаленные от ядра. Вследствие этого связь электронов с ядром ослабевает. Затем электроны подхватываются молекулами-переносчиками и выносятся на наружную сторону мембраны тилакоида (см. рис. 14).

В это же время под воздействием света происходит фотолиз воды, содержащейся в жидком веществе хлоропластов. Молекулы воды разлагаются на протоны водорода (H^+) и ионы гидроксила (OH^-). Последние отдают свои электроны, которые, в свою очередь, восполняют утраченные молекулами хлорофилла электроны. Гидроксильные группы (OH), соединяясь между собой, образуют молекулы воды и молекулярный кислород (O_2), который выступает как побочный продукт фотосинтеза.

Протоны водорода накапливаются на внутренней стороне мембраны тилакоида. Постепенно по обеим сторонам мембраны между разноименно заряженными электронами и протонами водорода возникает разность потенциалов (см. рис. 14). При достижении критического уровня разности потенциалов протоны водорода начинают продвигаться по каналу белка АТФ-синтетазы, встроенного в мембрану тилакоида. Прохождение протонов водорода через канал АТФ-синтетазы сопровождается освобождением энергии, которая запасается в виде синтезируемой АТФ. На наружной стороне мембраны тилакоида протон водорода присоединяет электрон, превращаясь в атомарный водород (H).

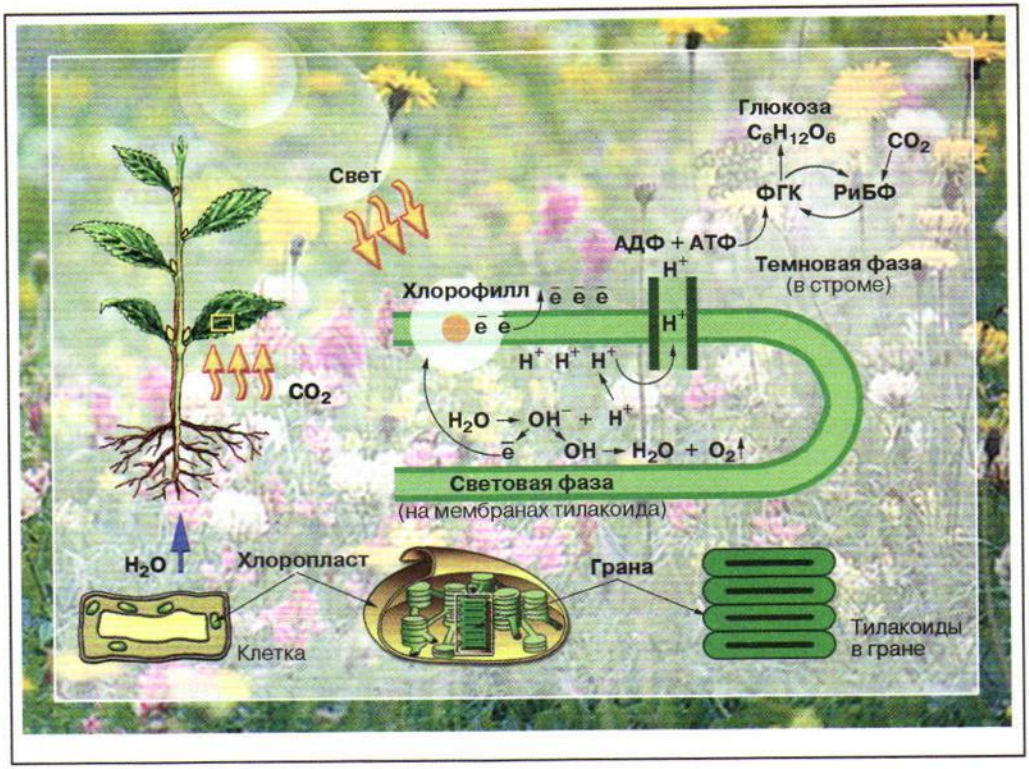


Рис. 14. Схема фотосинтеза

В результате световой фазы синтезируются молекулы АТФ, образуется атомарный водород, выделяется молекулярный кислород. Эффективность световой фазы фотосинтеза велика: в результате фотохимических и фотофизических реакций запасается около 95 % энергии поглощенного света.

Для осуществления *темновой фазы* свет не является обязательным условием, она протекает без участия света. Процессы темновой фазы происходят в строме хлоропластов, куда от тилакоидов гран поступают молекулы-переносчики, АТФ, а из воздуха — углекислый газ.

В строме имеется особое вещество — рибулозобифосфат (РиБФ), присоединяющий к себе углекислый газ с образованием шестиуглеродного промежуточного вещества. Оно, в свою очередь, распадается на две молекулы фосфоглицериновой кислоты (ФГК), которая является продуктом фотосинтеза, использующим энергию образующихся в световой фазе АТФ и атомарный водород. Через цепь химических реакций ФГК превращается частично вновь в РиБФ, частично — в глюкозу (см. рис. 14).

Суммарное уравнение фотосинтеза выглядит следующим образом:

$$6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + O_2$$

Значение фотосинтеза. Значение фотосинтеза столь велико, что можно сказать: от него зависит жизнь на нашей планете.

Космическая роль фотосинтеза объясняется тем, что это процесс на Земле, идущий в глобальном масштабе и связанный с превращением энергии солнечного излучения в энергию химических связей сложных органических веществ. Эта космическая энергия, запасаемая зелеными растениями, и составляет основу жизнедеятельности всех организмов — от бактерий до человека.

Важно, что в процессе фотосинтеза образуется молекулярный кислород, который выделяется в атмосферу. В настоящее время в результате сжигания топлива на нашей планете ежегодно расходуется огромное количество кислорода. И только благодаря фотосинтезу поддерживается его необходимое содержание в атмосферном воздухе.

Кроме того, вследствие фотосинтеза, протекающего сотни миллионов лет, на Земле накопились запасы каменного угля.

Фотосинтез препятствует увеличению концентрации углекислого газа в атмосфере, предотвращая перегрев атмосферы Земли вследствие так называемого парникового эффекта.

Изучение фотосинтеза имеет существенное значение для развития сельского хозяйства, поскольку урожайность растений напрямую зависит от интенсивности процесса фотосинтеза.

Одно из перспективных направлений изучения механизма фотосинтеза — получение источника энергии, альтернативного нефти и газу. В настоящее время ученые пытаются моделировать процессы фотолиза (расщепления) воды. Если бы это удалось сделать, то водород, образующийся в результате расщепления воды, можно было сжигать в качестве топлива, а продуктом сгорания в этом случае была бы вода. Такой источник энергии экологически чистый и безопасный для окружающей среды.

Хемосинтез. В природе органические вещества синтезируются не только зелеными растениями и фотосинтезирующими бактериями, но и бактериями, не содержащими хлорофилла. Такой процесс синтеза органических веществ называют *хемосинтезом*. Открыл его известный русский микробиолог С. Н. Виноградский в 1887 г.

Хемосинтез представляет собой автотрофный процесс, происходящий благодаря энергии, которая выделяется при химических реакциях окисления различных неорганических соединений: водорода, сероводорода, серы, оксида железа (II), аммиака и др.

Хемосинтезирующими организмами также являются бактерии, которые используют в качестве источника углерода углекислый газ и энергию химических реакций (а не световую, как это происходит при фотосинтезе). Энергия, выделяющаяся при окислении неорганических веществ, запасается в клетках в форме АТФ.

В водоемах, в которых вода содержит сероводород, живут бесцветные серобактерии. Энергию, необходимую для синтеза органических веществ из углекислого газа, они получают на основе идущих с их участием реакций окисления сероводорода:

$$H_2S + O_2 \rightarrow 2H_2O + 2S + \text{энергия}$$

Выделяющаяся сера накапливается в клетках бактерий в виде крупинок свободной серы. При недостатке сероводорода бесцветные серобактерии производят дальнейшее окисление находящейся в них свободной серы до серной кислоты. Образовавшаяся при окислении энергия также используется для синтеза органических веществ из углекислого газа. Огромное количество серобактерий живет в водах Черного моря на глубине более 200 м.

Важную роль в природе играют нитрифицирующие бактерии, живущие в почве и некоторых водоемах и добывающие энергию окислением аммиака и азотистой кислоты. Аммиак в водоемах и почве образуется при гниении белков, там он окисляется бактериями. Этот процесс происходит в почве в колоссальных масштабах, служит источником нитратов и представляет собой важнейший фактор плодородия почвы.

Чрезвычайно широко распространены в природе бактерии, живущие как в пресных водоемах, так и в морях, и окисляющие соединения железа и марганца. Благодаря их жизнедеятельности на дне болот и морей откладывается огромное количество железных и марганцевых руд.

Вопросы и задания

1. Какие фазы условно выделяют в процессе фотосинтеза растений?
2. Какие условия необходимы для протекания световой фазы? Где происходят реакции световой фазы?
3. Каково значение фотосинтеза?
4. Как вы думаете, почему К. А. Тимирязев роль зеленых растений на Земле назвал космической?
5. Предложите способы влияния человека на интенсивность процесса фотосинтеза в условиях оранжереи или теплицы.
6. Что такое хемосинтез? Какие организмы способны к хемосинтезу?
7. Каково значение хемосинтеза в природе? Приведите примеры.

§ 15. Ген и генетический код

Что такое ген?
Какую информацию несет ген?

Понятие «ген». Белки — важнейший компонент живой клетки, они составляют самую большую по массе часть органических веществ клетки и обеспечивают уникальность ее химического состава, структурной организации и функциональной активности. Клетки каждого организма имеют свой специфический набор белков. Он отличается от набора белков, характерного для клеток другого организма.

Информация о том, какие белки должны синтезироваться в клетках данного организма, хранится в хромосомах, а именно в ДНК. Наследственная информация существует в виде последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Участок молекулы ДНК, в котором закодирована информация о первичной структуре одного белка, получил название *ген*. Термин «ген» (от греч. genos — рождение, образующий) предложил в 1909 г. датский биолог В. Иогансен (взамен ранее употребляемых понятий «наследственный зачаток», «наследственный фактор»).

Существует несколько определений понятия «ген», но наиболее приемлемое следующее. *Ген* — элементарная единица наследственности, представляющая собой участок молекулы ДНК, который содержит информацию о первичной структуре одного белка.

Гены в хромосомах расположены линейно. Одни из них кодируют белки, другие несут информацию о рРНК и тРНК. Кроме того, есть гены, которые ничего не кодируют, а контролируют функцию других генов. Есть «молчащие» гены, функции которых не проявляются.

Генетический код. Благодаря специальным исследованиям было доказано, что нуклеиновые кислоты (ДНК, РНК) и белок — универсальные определяющие факторы наследственности.

Впервые американский биохимик М. Ниренберг получил искусственно синтезированную РНК, состоящую сплошь из одинаковых нуклеотидов, содержащих только одно азотистое основание — урацил. При помещении ее в специальный аппарат был получен белок, образованный из одной аминокислоты — фенилаланина. В результате был сделан вывод, что цепочка, состоящая из последовательности нуклеотидов, которые содержат только азотистое основание урацил, определяет синтез молекулы белка, образованной только молекулами аминокислоты фенилаланина. Вскоре удалось найти сочетания нуклеотидов, кодирующих все 20 аминокислот, и расшифровать так называемый *генетический код.*

Генетический код — это определенная система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов. Сущность генетического кода заключается в том, что каждой аминокислоте в белковой молекуле соответствует участок цепи ДНК из трех рядом стоящих нуклеотидов — триплет (или кодон).

Вспомним, что каждая из двух цепей молекулы ДНК построена из нуклеотидов четырех типов, в состав которых входят четыре разных азотистых основания: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т), цитозин (Ц). Нуклеотиды соединены в полинуклеотидную цепь (см. § 5).

Названия нуклеотидов условно обозначают начальными буквами соответствующих азотистых оснований. С помощью этого четырехбуквенного алфавита «записывается» вся информация о множестве различных белковых молекул.

В состав белков входят 20 различных аминокислот. Информацию о молекуле белка можно рассматривать как информацию о последовательности аминокислот. Будем рассуждать так: если бы каждая аминокислота кодировалась одним нуклеотидом с определенным азотистым основанием, то молекулы белка содержали бы не 20 различных аминокислот, а только 4. Если бы одну аминокислоту кодировали два рядом стоящих нуклеотида, то таким кодом можно было бы закодировать лишь 16 аминокислот (4^2). И только код, состоящий из трех рядом расположенных нуклеотидов, с избытком может обеспечить запись информации обо всех 20 аминокислотах ($4^3 = 64$). Такой код состоит из 64 различных триплетов.

Итак, каждый из триплетов соответствует строго определенной аминокислоте.

М. Ниренберг синтезировал и испытал все 64 теоретически возможных триплета и установил их значение (рис. 15). Оказалось, что есть аминокислоты, которые кодируются 6 триплетами (например, лейцин), имеются также 5 аминокислот, каждая из которых кодируется 4 различными кодонами (например, аминокислота аланин кодируется триплетами ГЦУ,

ПОЛОЖЕНИЕ НУКЛЕОТИДОВ В КОДОНЕ

Первый нуклеотид	Второй нуклеотид: У	Ц	А	Г	Третий нуклеотид
У	фен	сер	тир	цис	У
	фен	сер	тир	цис	Ц
	лей	сер	—	—	А
	лей	сер		трип	Г
Ц	лей	про	гис	арг	У
	лей	про	гис	арг	Ц
	лей	про	глн	арг	А
	лей	про	глн	арг	Г
А	илей	тре	асн	сер	У
	илей	тре	асн	сер	Ц
	илей	тре	лиз	арг	А
	мет	тре	лиз	арг	Г
Г	вал	ала	асп	гли	У
	вал	ала	асп	гли	Ц
	вал	ала	глу	гли	А
	вал	ала	глу	гли	Г

Примечание:
фен – фенилаланин, лей – лейцин, илей – изолейцин, мет – метионин, вал – валин, сер – серин, про – пролин, тре – треонин, ала – аланин, тир – тирозин, гис – гистидин, глн – глутамин, асн – аспарагин, асп – аспарагиновая кислота, лиз – лизин, глу – глутаминовая кислота, цис – цистеин, трип – триптофан, арг – аргинин, гли – глицин, А – аденин, Г – гуанин, Ц – цитозин, У– урацил.

Рис. 15. Таблица генетического кода

ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ). Из 64 триплетов аминокислоты кодирует только 61 триплет. Три кодона (УАА, УАГ и УГА) не несут информации об аминокислотах. Эти кодоны называют *стоп-кодонами*, так как они служат сигналами окончания сборки белковой молекулы в рибосоме (см. рис. 15).

Свойства генетического кода. Для генетического кода характерны определенные свойства.

Триплетность, т. е. код триплетен. Это означает, что число нуклеотидов, кодирующих одну аминокислоту, равно 3.

Избыточность (или вырожденность). Это свойство заключается в том, что одна и та же аминокислота может быть закодирована несколькими разными триплетами, поскольку аминокислот 20, а триплетов 64 (только 3 из них являются стоп-кодонами). Исключение составляют аминокислоты метионин и триптофан, которые кодируются только одним триплетом. Избыточность кода снижает вероятность ошибки и обеспечивает надежность функционирования кода.

Однозначность. Согласно названному свойству каждому триплету соответствует только одна определенная аминокислота.

Колинеарность. Колинеарность означает, что последовательность нуклеотидов в гене точно соответствует последовательности аминокислот в белке.

Неперекрываемость. Это свойство проявляется в том, что определенный нуклеотид может входить в состав только одного кодона, а генетический

код «читается» с определенного знака. Например, последовательность нуклеотидов ААГТГЦГГА можно прочитать лишь как последовательность трех следующих друг за другом триплетов: ААГ — ТГЦ — ГГА.

Универсальность означает общность генетического кода для всех живых организмов, независимо от уровня их организации и систематического положения. Универсальность генетического кода — одно из наиболее убедительных доказательств общности происхождения всей живой природы.

Существуют *бессмысленные триплеты* (или стоп-кодоны), не кодирующие аминокислоты. Они указывают на начало и конец синтеза белка.

Вопросы и задания

1. Какую информацию несет ген?
2. Где расположен ген? Можно ли сказать, что ген — это участок хромосомы?
3. Что означает генетический код? В чем заключается сущность генетического кода?
4. Что называется триплетом (кодоном)?
5. Какие триплеты называются стоп-кодонами?
6. Какими свойствами характеризуется генетический код?
7. Дайте обоснование суждению: «Генетический код служит доказательством единства и родства всего органического мира».

§ 16. Биосинтез белков

В каких структурах клетки происходит биосинтез белка?
К какому обмену веществ относится биосинтез белка?

Биосинтез белка — один из важнейших процессов обмена веществ в клетке. В ходе такого синтеза формируются биополимеры — сложные молекулы белков, состоящие из мономеров — аминокислот (см. § 4). Биосинтез белков протекает в цитоплазме клетки, а точнее — на рибосомах с участием матричной РНК — мРНК (еще ее называют информационной РНК — иРНК) и транспортной РНК (тРНК) под контролем ДНК ядра.

Выяснение роли ДНК и РНК в процессе биосинтеза белков в клетке — одно из замечательных достижений биологической науки середины XX в.

Биосинтез белков включает два этапа: транскрипцию и трансляцию.

Транскрипция. *Транскрипция* (от лат. transcriptio — переписывание) — это биосинтез молекул матричной РНК (мРНК), происходящий в ядре на основе молекулы ДНК.

В ходе транскрипции фермент РНК-полимераза передвигается вдоль молекулы ДНК. При этом фермент удерживает на себе нуклеотиды растущей

цепи мРНК, которая синтезируется на основе одной из цепей молекулы ДНК из нуклеотидов, находящихся в ядерном матриксе (рис. 16).

Матричная РНК (мРНК) — это одноцепочечная структура, и транскрипция идет с одной цепи молекулы ДНК. В результате транскрипции образуется молекула мРНК, представляющая собой точную копию участка одной из цепей ДНК (напомним, что в молекуле РНК азотистое основание тимин заменено на урацил). По длине каждая из молекул мРНК в сотни

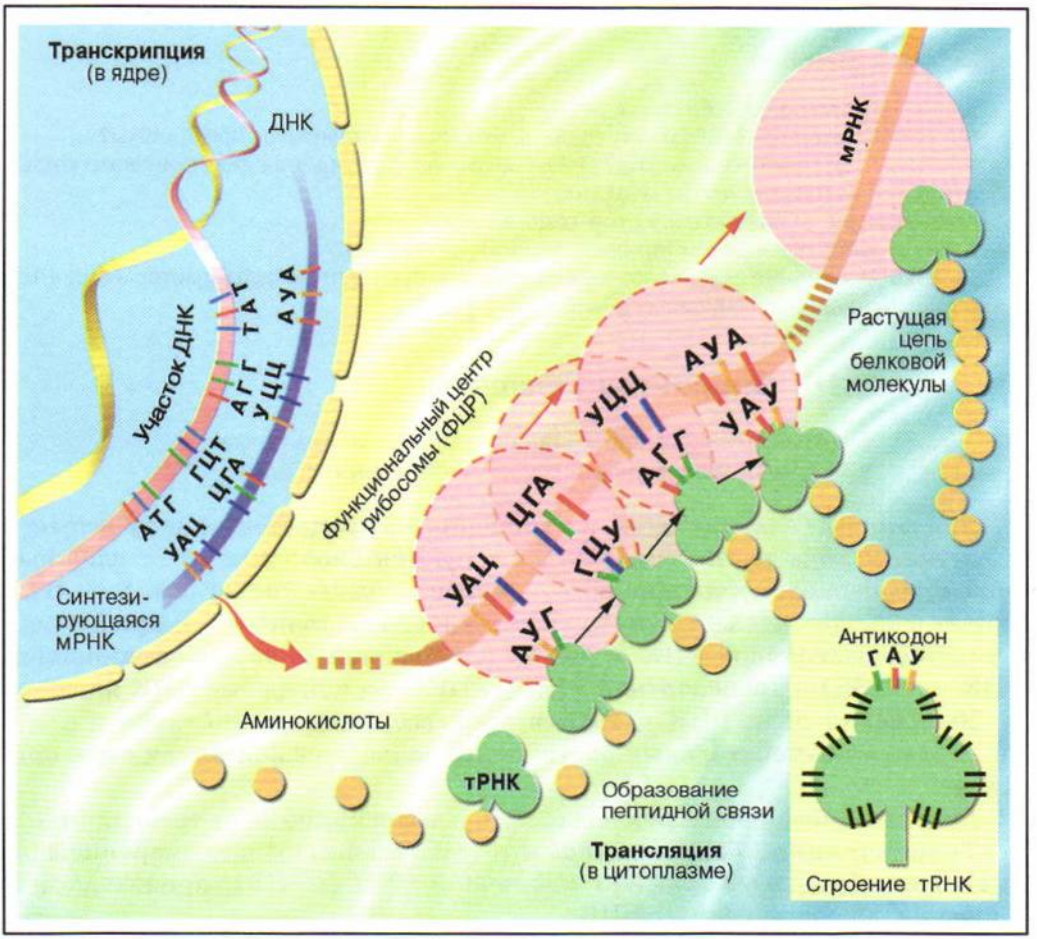


Рис. 16. Схема биосинтеза белка

раз короче, чем молекула ДНК. Это связано с тем, что каждая мРНК является копией не всей молекулы ДНК, а только ее части — одного гена или группы рядом стоящих генов, содержащих информацию о структурах белков, необходимых для выполнения одинаковых функций.

При участии ферментов на соответствующих участках молекулы ДНК синтезируется не только мРНК, но и другие РНК — транспортная (тРНК), рибосомальная (рРНК). Затем синтезированные РНК направляются из ядра через ядерные поры в цитоплазму, к месту синтеза белка — рибосомам.

Трансляция. В рибосомах синтезируются полипептидные цепи белков на матрице мРНК, т. е. осуществляется *трансляция* (лат. translatio — перевод, перенесение).

Сборка белковых молекул происходит в рибосомах. При этом одна мРНК связывается с несколькими рибосомами, образуя сложную структуру — *полисому*. На полисоме одновременно идет синтез многих молекул одного белка.

Аминокислоты, из которых синтезируются белковые молекулы, доставляются к рибосомам молекулами тРНК. Они имеют относительно небольшие размеры (в них входят от 70 до 90 нуклеотидов) и напоминают по форме лист клевера (см. рис. 16).

На вершине «листа» каждой тРНК (напомним, что разновидностей тРНК столько, сколько существует триплетов, шифрующих аминокислоты) имеется *антикодон*. Он представляет собой последовательность трех нуклеотидов, комплементарных нуклеотидам триплета в мРНК. Специальный фермент опознает тРНК и присоединяет к «черешку» листа ту из аминокислот, которая кодируется одним из триплетов мРНК.

Транспортные РНК поступают в рибосомы. Участок рибосомы, в котором происходит сборка белковых молекул, называется *функциональным центром рибосомы (ФЦР)*. В ФЦР всегда расположены только два триплета мРНК. К каждому триплету (кодону) мРНК присоединяется тРНК с комплементарным антикодоном (см. рис. 15).

Между аминокислотами под влиянием ферментов образуется пептидная связь, и аминокислота с первой тРНК (обозначим для удобства тРНК порядковыми номерами) оказывается присоединенной ко второй тРНК. Первая тРНК, освободившись от аминокислоты, выходит из рибосомы. Затем рибосома перемещается по мРНК на расстояние, равное одному триплету, и в ФЦР оказывается уже следующий триплет. Процесс сборки продолжается: пептидная связь возникает между аминокислотами, доставленными второй и третьей тРНК и т. д.

Пептидная цепочка удлиняется до тех пор, пока процесс трансляции не доходит до одного из стоп-кодонов — УАА, УАГ, УГА, которые информации

об аминокислотах не несут. Как только это происходит, трансляция завершается и полипептидная цепочка покидает рибосому, погружаясь в канал эндоплазматической сети.

Каждый раз в результате трансляции синтезируется полипептидная цепь молекулы белка, точно соответствующая наследственной информации, записанной в ДНК. Скорость сборки одной молекулы белка, состоящей из 200—300 аминокислот, равна 1—2 мин. Общая схема биосинтеза белка может быть представлена следующим образом:

ДНК → (транскрипция) → мРНК → (трансляция) → белок.

Реакции матричного синтеза. Процессы трансляции, транскрипции и репликации (самоудвоения) ДНК называют реакциями *матричного синтеза* (от лат. matrix — штамп, форма с углублением). Эти реакции осуществляются только в живых клетках и в точном соответствии с планом, заложенным в структуре уже существующих молекул, которые играют роль матриц. Такими молекулами являются молекулы ДНК (во время репликации и транскрипции) и мРНК (во время трансляции). Таким образом, роль матрицы могут выполнять как молекулы ДНК, так и молекулы РНК.

Матричный синтез обеспечивает высокую точность передачи наследственной информации и высокую скорость синтеза макромолекул. В основе матричного синтеза лежит принцип комплементарности.

В настоящее время в науке достаточно подробно исследован механизм передачи наследственной информации. Однако остается целый ряд еще не решенных проблем. Одна из них — изучение механизмов, регулирующих активность генов. Все клетки многоклеточного организма имеют одинаковый набор генов. И тем не менее клетки разных тканей отличаются по строению, функциям, составу белков.

Специализация клетки определяется не всеми имеющимися в ней генами, а только теми, с которых была осуществлена транскрипция на мРНК и наследственная информация реализована в виде белков. Даже в одной и той же клетке скорость синтеза белковых молекул может быть различной в зависимости от условий среды и потребности в белке самой клетки.

Вероятно, существует какой-то механизм, регулирующий «включение» и «выключение» генов на разных этапах жизни клетки. Впервые объяснение этого механизма в 1961 г. предприняли французские биологи Ф. Жакоб, А. Львов и Ж. Моно на примере регуляции белкового синтеза у бактерий. За свою работу эти ученые удостоены Нобелевской премии.

Как происходит регуляция активности генов в эукариотических клетках, до сих пор неясно. Познание регуляторных механизмов транскрипции и трансляции необходимо для управления процессами реализации наследственной информации.

Вопросы и задания

1. Из каких этапов состоит биосинтез белков?
2. В чем заключается процесс транскрипции? Где происходит транскрипция?
3. Что образуется в результате процесса транскрипции?
4. В чем заключается сущность трансляции?
5. Раскройте понятие «реакции матричного синтеза».

§ 17. Клеточный цикл, его периоды

Какие процессы происходят в клетке между ее образованием и делением на две дочерние клетки?

Совершенствование цитологических методов и создание микроскопов с высокой разрешающей возможностью позволили ученым в 80-е годы XIX в. выявить важную роль ядра и хромосом, обеспечивающих преемственность последовательных поколений клеток.

Периоды клеточного цикла. Молодые клетки, образовавшиеся в результате деления, не могут немедленно приступить к новому клеточному делению. В них предварительно должны произойти важные для самой клетки процессы: увеличение объема, рост, формирование органоидов. Последовательность событий, происходящих от деления клетки до ее последующего деления или гибели, называют *клеточным циклом* или *жизненным циклом клетки.*

Клеточный цикл состоит из интерфазы и митоза.

Интерфаза. Это период интенсивного роста клетки и образования органоидов. Сразу после образования дочерней клетки в ней синтезируются РНК и белки, которые необходимы для формирования клеточных структур. В это время накапливаются молекулы АТФ, образуются митохондрии, хлоропласты, ЭПС, комплекс Гольджи, становится более интенсивным обмен веществ. Перед делением клетки происходят синтез и репликация (самоудвоение) ДНК. В результате репликации содержание ДНК в клетке удваивается. Каждая соматическая клетка имеет диплоидный ($2n$) набор

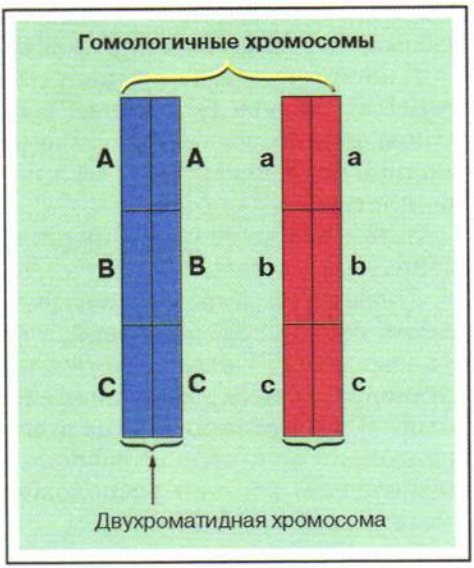


Рис. 17. Схема строения хромосом после репликации ДНК

хромосом, а каждая из гомологичных (парных) хромосом в результате репликации ДНК состоит из двух *хроматид* (рис. 17). Таким образом, в клетке, приступающей к делению, каждая хромосома состоит из двух хроматид, абсолютно идентичных друг другу.

Затем клетка приступает к делению, которое завершается образованием дочерних клеток.

Митоз. Митоз, непрямое деление, способ деления эукариотических клеток, при котором каждая из двух дочерних клеток получает генетический материал, идентичный материнской клетке. Часто митозом называют только деление ядра клетки. Такой способ деления клеток у растений впервые открыл в 1874 г. русский ботаник И. Д. Чистяков, а способ деления клеток животных описал в 1878 г. русский гистолог П. И. Перемежко.

Митоз включает четыре последовательные фазы: профазу, метафазу, анафазу, телофазу. Эти фазы связаны между собой незаметными переходами, каждая предыдущая фаза обусловливает переход к последующей.

Профаза. В профазе хромосомы приобретают вид клубка из тонких, слабо спирализованных нитей. В самом начале профазы центриоль клеточного центра делится на две, которые расходятся к полюсам ядра (рис. 18).

Одновременно с этим хромосомы продолжают спирализоваться, после чего они становятся намного короче и толще. Затем исчезают ядрышки, под действием ферментов лизосом растворяется ядерная оболочка, и хромосомы оказываются погруженными в цитоплазму.

К концу профазы в животных клетках вокруг центриолей образуется лучистая фигура (в клетках высших растений центриоли отсутствуют). Одновременно возникают ахроматиновые нити, построенные из белка и тянущиеся от центриолей (если центриолей нет, то нити тянутся от полюсов клетки).

Затем погруженные в цитоплазму хромосомы беспорядочно движутся к экватору клетки.

Метафаза. Ахроматиновые нити прикрепляются к центромерам хромосом, образуется характерная фигура, напоминающая веретено (оно так и называется — *веретено деления*). Электронный микроскоп позволяет установить, что ахроматиновые нити веретена представлены микротрубочками. В метафазе двухроматидные хромосомы выстраиваются в области экватора. Равномерное расположение хромосом создает у наблюдателя впечатление, что они расположены на плоскости в виде так называемой «метафазной пластинки».

В этой фазе видны все хромосомы, именно поэтому подсчет количества хромосом, изучение их формы, т. е. исследование кариотипа, проводят в метафазе.

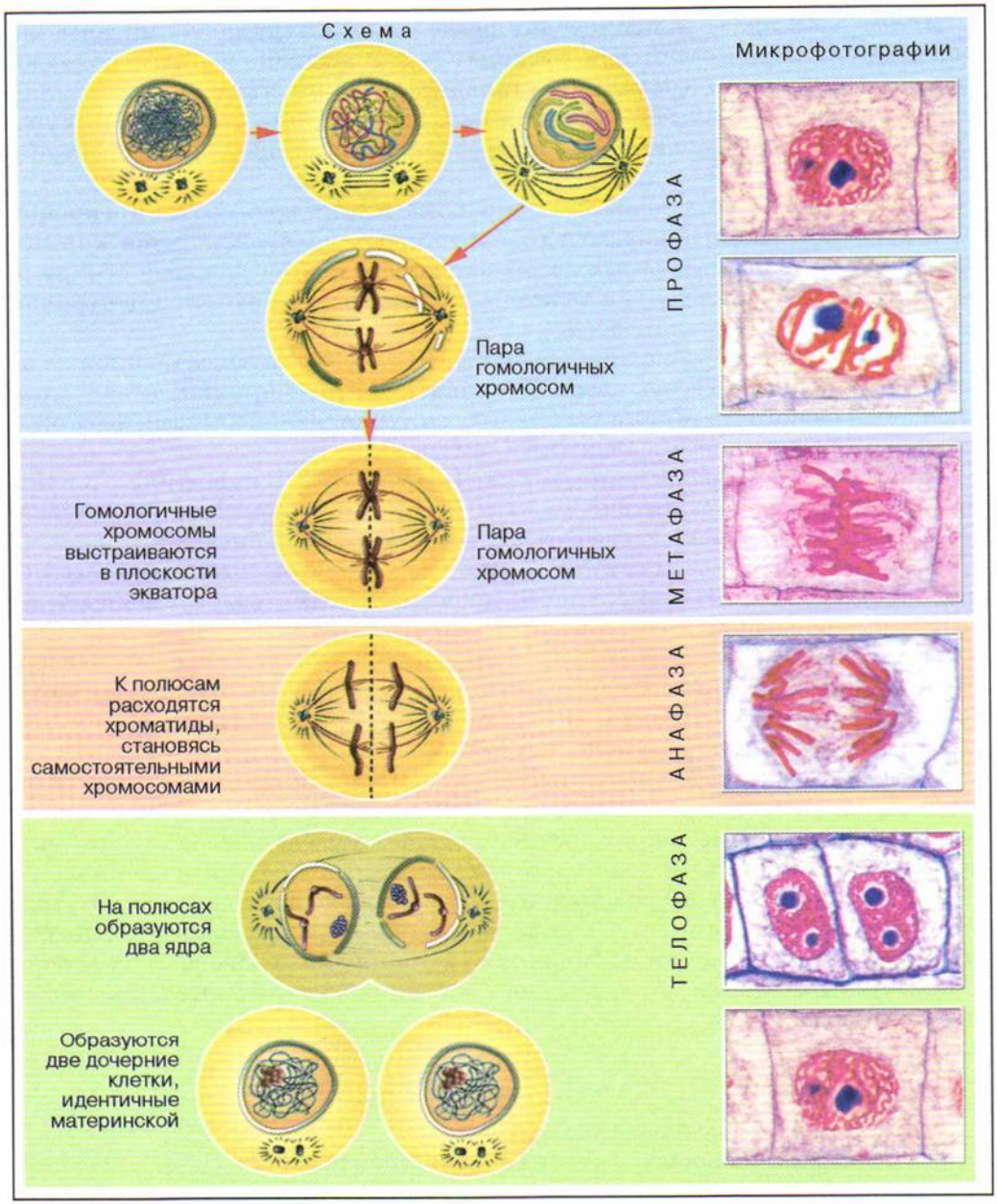


Рис. 18. Деление клетки — митоз

Анафаза. В анафазе происходит разделение дочерних хроматид в области центромеры, затем они расходятся к противоположным полюсам клетки. После этого хроматиды становятся самостоятельными сестринскими однохроматидными хромосомами. Оттягивание хромосом к полюсам вследствие сокращения нитей веретена деления происходит быстро и одновременно.

Телофаза. Во время телофазы однохроматидные хромосомы прекращают движение, деспирализуются (раскручиваются), формируется ядрышко, вокруг разошедшихся хромосом вновь образуются ядерные оболочки (см. рис. 18). Микротрубочки веретена деления разрушаются, а центриоли удваиваются — реплицируются.

Продолжительность каждой из фаз митоза может быть различной — от нескольких минут до сотен часов. Это зависит от ряда причин: типа ткани, физиологического состояния организма, влияния экологических факторов (температура, химические вещества, свет и др.).

После телофазы происходит деление цитоплазмы — *цитокинез.* В клетках животных деление цитоплазмы осуществляется благодаря перетяжке, которая как поясок сжимает содержимое клетки от периферии к центру.

В растительных клетках цитокинез происходит вследствие образования срединной пластинки (мембранного происхождения), разрастающейся от центра к периферии.

Биологическое значение митоза заключается в точной передаче наследственной информации и обеспечении генетической стабильности организмов, так как все клетки тела многоклеточных организмов образуются путем митоза из зиготы (оплодотворенного яйца).

В результате митоза увеличивается число клеток организма, что обеспечивает его рост. Посредством митоза бесполым путем размножаются некоторые виды одноклеточных организмов (размножение делением клеток). Деление клеток митозом лежит в основе вегетативного размножения.

Благодаря митозу обеспечивается регенерация (восстановление) утраченных тканей и органов, а также замещение клеток, происходящее у многоклеточных организмов. Например, в организме человека за один день замещается 10^{11} клеток, это в основном клетки кожи, эпителия кишечника, клетки крови.

Вопросы и задания

1. Что представляет собой клеточный цикл?
2. Какие процессы происходят в клетке во время интерфазы?
3. Что такое митоз? Какие фазы составляют митоз?
4. Какие процессы происходят во время профазы?

5. Вследствие чего осуществляется расхождение хромосом к полюсам клетки? Какие хромосомы расходятся к полюсам клетки во время анафазы митоза?
6. Сравните цитокинез в растительной и животной клетках.
7. Каково биологическое значение митоза?

§ 18. Мейоз

Все ли клетки делятся путем митоза?
Почему в гаметах содержится гаплоидный набор хромосом?

Редукционное деление. В ядрах соматических клеток и незрелых половых клеток все хромосомы парные, набор хромосом — диплоидный ($2n$). На этапе созревания половых клеток происходит деление, при котором число хромосом уменьшается вдвое и набор хромосом становится гаплоидным (n). Такое деление называется *редукционным — мейозом*.

Другими словами, *мейоз* (от греч. meiosis — уменьшение) — способ деления эукариотических клеток, в результате которого происходит уменьшение (редукция) числа хромосом в 2 раза.

Мейоз состоит из двух последовательных делений, называемых соответственно первым и вторым делениями. Мейоз включает те же самые фазы, что и митоз (рис. 19).

Перед мейозом количество хромосомного материала удваивается благодаря репликации ДНК, вследствие чего каждая хромосома становится двухроматидной.

В *профазе первого деления* (она самая продолжительная по времени и сложная по протекающим в ней процессам) помимо процессов, характерных для профазы митоза, происходит *конъюгация* — попарное временное сближение двухроматидных *гомологичных* хромосом.

Вследствие конъюгации гомологичных хромосом может осуществиться *кроссинговер* — обмен идентичными участками. После этого спирализация хромосом достигает наибольшей степени, хромосомы становятся максимально укороченными и утолщенными. Они перемещаются в область экватора клетки. Наступает метафаза первого деления.

В *метафазе первого деления* нити веретена деления присоединяются к центромерам хромосом, и двухроматидные хромосомы располагаются в плоскости экватора клетки не по одной, как в митозе, а гомологичными парами (см. рис. 19).

В *анафазе первого деления* к полюсам клетки отходят двухроматидные хромосомы, т. е. в дочернюю клетку попадает только одна из каждой пары гомологичных хромосом.

После *телофазы первого деления* дочерние клетки уже имеют различную генетическую информацию.

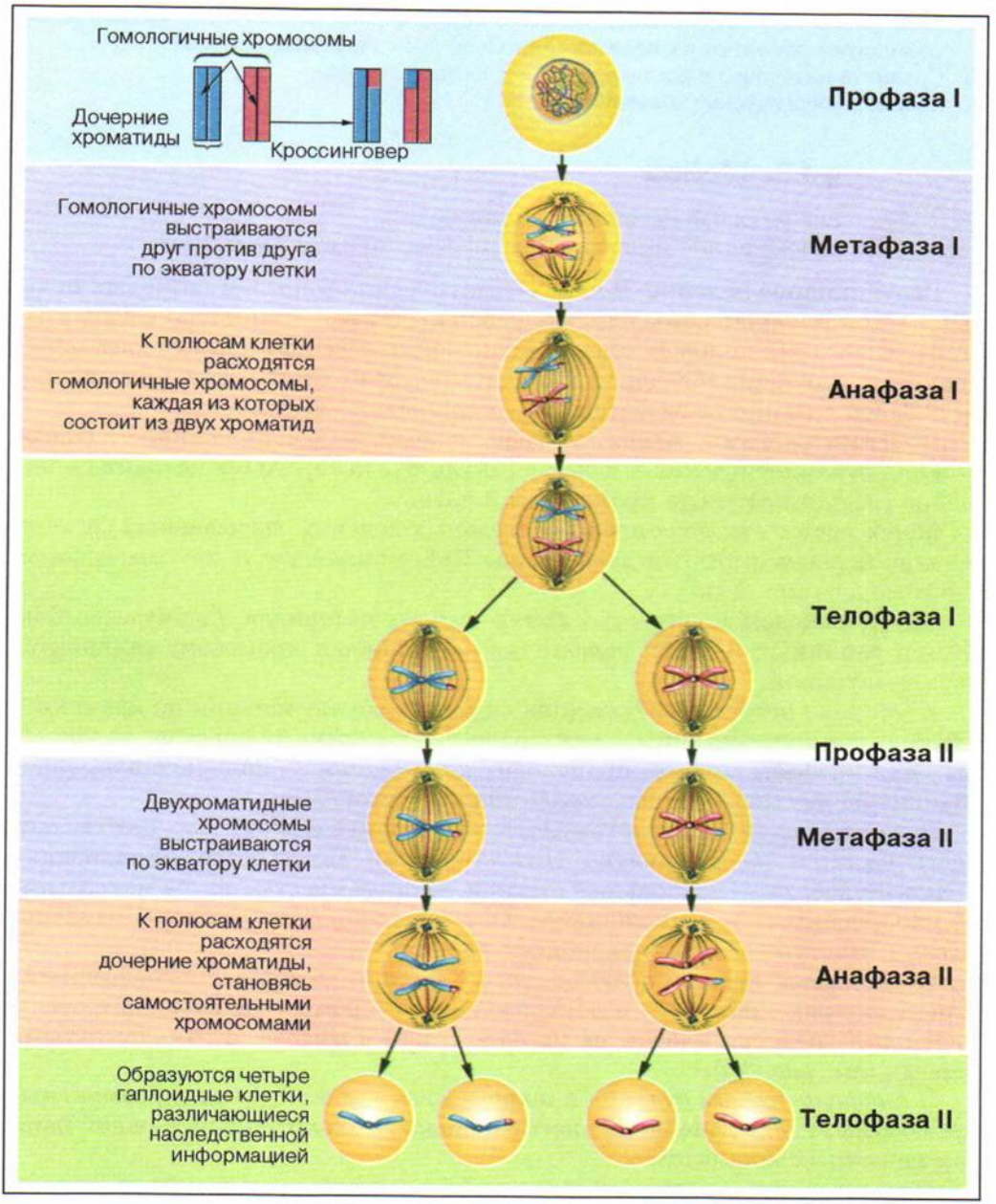


Рис. 19. Схема мейоза

Таким образом, во время первого мейотического деления происходит расхождение гомологичных хромосом. В каждой дочерней клетке уже содержится гаплоидное число хромосом, но содержание ДНК еще равно диплоидному количеству (так как каждая хромосома двухроматидная).

Вслед за короткой интерфазой (а иногда и без нее), во время которой репликации ДНК не происходит, клетки вступают во второе мейотическое деление.

После короткой *профазы второго деления* двухроматидные хромосомы в *метафазе второго деления* располагаются в плоскости экватора и к ним прикрепляются нити веретена. Этим мейотическое деление похоже на митотическое.

В *анафазе второго деления* к противоположным полюсам расходятся однохроматидные хромосомы, которые теперь становятся самостоятельными хромосомами.

По окончании *телофазы второго деления* образуются четыре гаплоидные клетки, которые отличаются друг от друга генетической информацией.

В результате двух последовательных делений мейоза из одной клетки с диплоидным набором хромосом образуются четыре клетки с гаплоидным набором хромосом. В этих клетках количество ДНК вдвое меньше, чем в соматических клетках.

Биологическое значение мейоза. Мейоз происходит при образовании половых клеток у животных и спор у большинства растений. Этот особый вид деления клеток обеспечивает поддержание постоянства числа хромосом в каждом новом поколении организмов при их половом размножении. Если бы не было редукции (уменьшения) числа хромосом при образовании половых клеток, то из поколения в поколение возрастало бы число хромосом и был бы утрачен один из важнейших признаков каждого вида — постоянство числа хромосом.

Благодаря кроссинговеру, случайному расхождению гомологичных хромосом в анафазе первого деления и дочерних хроматид в анафазе второго деления создаются возможности для возникновения в гаметах новых комбинаций генов. В этом состоит одна из причин наследственной изменчивости организмов. Именно поэтому половое размножение приводит к высокой изменчивости, появлению организмов с новыми наследственными свойствами в результате перекомбинации различных генов обоих родителей.

Вопросы и задания

1. Что такое мейоз? Почему мейоз называют редукционным делением?
2. Какое биологическое значение имеет мейоз?
3. Сравните процессы митоза и мейоза. В чем состоят их различия?
4. Сравните биологическое значение митоза и мейоза. Сделайте выводы.

ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ

§ 19. Организм как биологическая система

Почему живой организм может рассматриваться как система и как уровень организации живой природы?

Онтогенетический уровень организации. Особь как целостный организм представляет собой элементарную единицу жизни. В другой форме жизнь в природе не существует. Если в условиях лаборатории можно размножать отдельные клетки, выращивать культуры тканей, то в природе реально и самостоятельно могут существовать только организмы.

Организм — это реальный носитель жизни, характеризующийся всеми ее свойствами. Каждый организм в зависимости от принадлежности к конкретному биологическому виду развивается из одного зачатка: семени, споры, зиготы. Каждый организм проходит индивидуальное развитие — *онтогенез* и индивидуально реагирует на действия множества факторов среды, поэтому данный уровень часто называют *онтогенетическим*.

По данным науки, живые существа впервые появились на Земле примерно 3,5 млрд лет назад. С момента возникновения первых примитивных организмов благодаря эволюции появилось большое разнообразие живых форм. В настоящее время число видов, населяющих Землю, достигает более 2 млн. Каждый вид представлен совокупностью организмов, численность которых может достигать очень больших величин. В основе этого многообразия, однако, лежит единство их происхождения.

Организмы обладают общими свойствами, присущими живой системе: обменом веществ и энергии, саморегуляцией, наследственностью и изменчивостью, ростом и развитием, раздражимостью. Все организмы построены из сходных элементарных частиц — клеток.

Некоторые организмы состоят всего из одной клетки. Это *одноклеточные организмы*, обычно они имеют микроскопические размеры. К одноклеточным организмам принадлежат бактерии, дрожжи, некоторые водоросли, амебы, инфузории и др. *Многоклеточные организмы* состоят из множества клеток и обладают, как правило, крупными размерами.

Все живые организмы имеют относительно сходные потребности: добывание пищи как источника энергии, завоевание жизненного пространства, размножение, выживание.

Организм как целостная система. Любой организм представляет собой систему, состоящую из взаимосвязанных элементов. У одноклеточных

организмов одна клетка представляет собой целостный организм, имеющий связь с внешней средой.

Многоклеточные организмы состоят из множества клеток, различающихся по строению и функциям. В этом случае можно говорить о дифференциации клеток по строению и выполняемым ими функциям. Совокупность клеток и межклеточного вещества, обладающих сходным строением, функциями и общим происхождением, называется *тканью*. У высших растений обычно выделяют образовательные, основные, покровные, проводящие, механические и выделительные ткани. У большинства многоклеточных животных различают четыре группы тканей: эпителиальную, соединительную, мышечную, нервную.

Из разных тканей в организме формируются органы. *Орган* — это часть организма, занимающая в нем постоянное положение, имеющая определенное строение, форму и выполняющая специальные функции. Например, у цветковых растений выделяют вегетативные органы (корень, стебель, лист) и генеративный орган — цветок.

В организме у подавляющего большинства видов многоклеточных животных основные органы — мозг (головной и спинной), сердце, легкие, желудок, кишечник, печень, почки и др. Каждый из органов служит составной частью той или иной более сложной системы органов.

Системы органов состоят из взаимосвязанных органов, объединенных общими функциями. Например, в организме человека различают опорно-двигательную, сердечно-сосудистую, дыхательную, пищеварительную, выделительную, эндокринную, нервную и половую системы. Системы органов работают не изолированно друг от друга, они взаимосвязаны и взаимодействуют для достижения необходимого для организма результата.

Таким образом, живой организм представляет собой систему, состоящую из взаимосвязанных и взаимодействующих между собой элементов: клеток, тканей, органов, систем органов. Системы органов образуют целостный организм, функционирующий как единое целое благодаря взаимосвязи и согласованной работе всех систем органов.

У растений физиологические процессы координируются и регулируются веществами — фитогормонами.

У животных работа органов регулируется двумя способами: гуморальным и нервным. *Гуморальная регуляция* у животных осуществляется благодаря гормонам — высокоактивным веществам, образующимся в самом организме. Ничтожно малые количества гормонов оказывают мощное воздействие на деятельность определенных органов. Гормоны регулируют функции организма, процессы обмена веществ, рост и развитие. *Нервная регуляция* характерна только для животных организмов, обладающих нервной системой. Нервная система, так же как и гормоны, возбуждает

или тормозит функции организма. Изменение функций организма могут вызывать изменяющиеся условия внешней среды или внутренней среды организма (крови, тканевой жидкости, лимфы).

Итак, нервная и гуморальная регуляции осуществляют взаимосвязь и согласованную работу всех систем органов, что обеспечивает функционирование животного организма как единого целого.

Живые организмы способны к *гомеостазу*, т. е. поддержанию постоянства внутренней среды организма. Гомеостаз — важнейшее свойство целостного организма. Механизмы саморегуляции заключаются в том, что при любом отклонении от нормального состава внутренней среды организма включаются нервные и гуморальные процессы, возвращающие состояние внутренней среды к исходному состоянию. Саморегуляция позволяет организмам эффективно приспосабливаться к изменениям окружающей среды. В связи со сказанным можно сделать вывод, что живой организм — это саморегулирующаяся система.

Любой живой организм нуждается в постоянном притоке различных веществ извне: в питательных органических веществах, воде, минеральных солях, кислороде. Для зеленых растений необходимы еще углекислый газ и энергия света. В свою очередь, живые организмы обмениваются с окружающей средой продуктами обмена веществ, т. е. они представляют собой открытую систему.

Таким образом, любой живой организм может быть рассмотрен как открытая саморегулирующаяся система.

Вопросы и задания

1. Объясните, почему организм можно рассматривать как самостоятельный уровень организации живого.
2. Почему организменный уровень — самый многочисленный по своему составу уровень организации живого?
3. Докажите, что организм — это система.
4. Приведите примеры, доказывающие, что живой организм (растения, животного, в том числе человека, гриба, бактерии) — открытая и саморегулирующаяся система.

§ 20. Типы питания организмов. Минеральное питание

В чем заключается процесс питания организмов?

Общая характеристика процесса питания. Живым организмам для жизнедеятельности необходима энергия. При этом совершается разнообразная работа, например синтез веществ, нужных для роста и восстанов-

ления клеток и тканей; активный транспорт веществ в клетку и из клетки; электрическая передача нервных импульсов; механическое сокращение мышц (движение); поддержание постоянной температуры тела (у птиц и млекопитающих) и др.

Процесс приобретения организмами энергии и вещества называется *питанием*. Одно из наиболее важных различий между животными, растениями, бактериями состоит в типе питания. Типы питания различаются по источнику используемого организмами углерода.

Автотрофное питание. Организмы, синтезирующие органические вещества из простых неорганических соединений, называют *автотрофами* (от греч. autos — сам, trophe — пища, питание). К автотрофам относят растения и некоторые бактерии.

Автотрофные организмы подразделяют на фотосинтетиков (от греч. photos — свет, synthesis — соединение) и хемосинтетиков («хемо» — первая составная часть слова, соответствующая по значению слову «химический»).

Фотосинтетики (растения, зеленые протисты и фотосинтезирующие бактерии) синтезируют органические вещества при участии углекислого газа и воды с использованием энергии света.

Хемосинтетики (бактерии, участвующие в круговороте азота, серобактерии, железобактерии) синтезируют органические вещества из минеральных соединений, в качестве источника получения органического вещества они соответственно используют аммиак, сероводород, оксид железа (II), а энергию получают вследствие химических реакций. Бактерии играют важную роль в природе — участвуют в круговороте азота, таким образом поддерживая плодородие почвы, а также в круговороте серы и т. д. (см. § 11).

Гетеротрофное питание. Все животные, грибы, многие бактерии используют для своего питания готовые органические вещества. Эти организмы по способу питания принадлежат к гетеротрофам.

Гетеротрофы (от греч. heteros — другой) используют для питания углерод, входящий в состав сложных органических веществ. Эти вещества дают гетеротрофам энергию, необходимую для их жизнедеятельности. Они также служат источником атомов и молекул, идущих на обновление клеточных структур и новообразование цитоплазмы в процессе роста и размножения клеток. Вместе с пищей гетеротрофы получают витамины, которые не синтезируются в их организме, но абсолютно необходимы для многих процессов, происходящих в клетках. В конечном итоге выживание гетеротрофов зависит от активности синтеза органических веществ автотрофами.

Способы добывания и поглощения пищи у гетеротрофных организмов разнообразны, но путь превращения питательных веществ в усвояемую

форму у большинства из них очень сходен. Превращение питательных веществ осуществляется в два этапа. Первый этап: расщепление крупных и сложных молекул на более простые молекулы — *переваривание*. Второй этап: *всасывание* растворимых молекул и *транспортировка* их к собственным тканям организма.

Таким образом, все организмы по типу питания классифицируют в зависимости от источника энергии (световой или химической) и источника углерода (углекислого газа или углерода, входящего в состав готовых органических веществ), используемых организмом для синтеза необходимых ему органических веществ.

Минеральное питание растений. Автотрофное питание включает не только синтез углеводов из углекислого газа и воды, но и полное удовлетворение всех потребностей организма в других органических веществах: белках, жирах, углеводах, нуклеиновых кислотах. В состав белков, нуклеиновых кислот входят атомы азота, серы, фосфора и др. Именно поэтому растения нуждаются в минеральных веществах: нитратах, фосфатах, сульфатах и т. д. Поглощение растворов минеральных солей связано с всасыванием воды корнями растений через корневые волоски.

Несмотря на то что в почвенном растворе имеются многие вещества, корни растений поглощают только те из них, которые необходимы им для жизнедеятельности. Количество поступающих через корневую систему минеральных солей зависит от их содержания в почве, от влажности и температуры почвы, а также от вида растений. Культурные растения с урожаем выносят из почвы большое количество минеральных солей, особенно нитратов, фосфатов, сульфатов. Поэтому в почву нужно постоянно вносить минеральные удобрения, причем под различные культуры — в разном количестве.

Растущие части растения — почки, молодые листья, развивающиеся цветки, плоды и запасающие органы (клубни, луковицы и др.) — представляют собой органы потребления минеральных солей (рис. 20).

Минеральное питание животных. Минеральные вещества нужны и гетеротрофным организмам как существенное дополнение к органической пище. Животные организмы чувствительны к недостатку, а тем более к отсутствию тех или иных минеральных солей в пище. Минеральные вещества играют существенную роль в пластических процессах, в формировании тканей.

Для большинства животных велико значение солей кальция. Они входят в состав раковин моллюсков, дентина зубов, крови, клеточного содержимого. Соли кальция, содержащиеся в пище, усваиваются организмом и влияют на обмен веществ, укрепляют защитные силы организма и повышают его устойчивость к инфекционным болезням.

Рис. 20. Органы потребления минеральных солей

Жизненно важный элемент — фосфор. В тканях организмов и пищевых продуктах фосфор содержится в виде фосфорной кислоты и ее солей (фосфатов). Фосфорная кислота участвует в построении молекул нуклеиновых кислот, АТФ, многих ферментов. Соединения фосфора входят в состав мышечной, костной ткани, мозга и участвуют во всех видах обмена веществ.

Обмен фосфора в организме тесно связан с обменом магния. Большая часть магния входит в состав костной ткани. Биологическая роль магния связана с каталитическими процессами, нормализацией возбудимости нервной системы. Магний обладает сосудорасширяющими свойствами, стимулирует перистальтику кишечника и выделение желчи.

Калий играет важную роль в процессах внутриклеточного обмена. Ионы калия обеспечивают постоянство внутренней среды организма человека, способствуют проведению нервных импульсов к мышцам.

Важное физиологическое значение имеет натрий, ионы которого находятся во всех клетках и тканях и обеспечивают постоянство внутренней среды организма, принимают активное участие в водном обмене.

Недостаточность минеральных элементов. Оценить влияние отдельных элементов нелегко, а иногда даже невозможно. Например, недостаток хлорофилла у растений может быть вызван нехваткой магния или железа. У овец и крупного рогатого скота часто наблюдается диарея (понос), вызванная недостатком меди в организме. У позвоночных животных, в том числе у человека, нехватка марганца обусловливает нарушение развития костей, а недостаток железа вызывает малокровие.

Самое распространенное заболевание растений связано с недостатком калия, что выражается в пожелтении и побурении краев листьев, в преждевременной гибели растения. Нехватка меди вызывает отмирание побегов у растений. Недостаток содержания марганца проявляется пятнистостью листьев у бобов. Дефицит бора вызывает заболевание «гниль сердечка» у корнеплодов сахарной свеклы. Неоднозначность наблюдаемых эффектов объясняется тем, что минеральные элементы оказывают значительное влияние на обмен веществ в клетках.

Знания о минеральном питании организмов важны и для медицины, и для сельского хозяйства, так как болезням, вызываемым нехваткой определенных химических элементов, подвержены во всем мире и растения, и животные, в том числе люди.

Вопросы и задания

1. Что такое питание?
2. Какие организмы относят к автотрофам, какие — к гетеротрофам?
3. Что понимают под термином «минеральное питание»?

4. Приведите примеры заболеваний растений и животных, вызываемых недостатком минеральных элементов.
5. Почему живые организмы помимо органических соединений нуждаются в минеральных веществах?

§ 21. Дыхание организмов. Газообмен

Что такое дыхание? Чем отличается процесс дыхания от газообмена?

Поддержание обмена веществ. Подавляющее большинство живых организмов для дыхания нуждаются в постоянном поступлении кислорода. Кислород усваивается организмом либо из атмосферного воздуха, либо из воды, в которой он растворен.

Дыхание — это процесс, посредством которого живые организмы высвобождают энергию из питательных веществ. Когда дыхание протекает в клетках, его называют *клеточным* (тканевым) или *внутренним дыханием*. (Процесс клеточного дыхания был рассмотрен в §13.) Если для этого процесса требуется кислород, то дыхание называют *аэробным*. Если же реакции происходят в отсутствие кислорода, то дыхание *анаэробное*. Анаэробными организмами являются некоторые бактерии, получающие энергию в процессе бескислородного расщепления углеводов или аминокислот. Анаэробами являются, например, такие бактерии, как палочки ботулизма и гангрены.

Клеточное (внутреннее) дыхание не следует путать с двумя процессами: поглощением кислорода из окружающей среды и выделением углекислого газа в среду. В совокупности эти два процесса составляют газообмен, или внешнее дыхание.

Газообмен. *Внешнее дыхание, или газообмен,* представляет собой совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода для использования его в биологическом окислении органических веществ и удаление из организма углекислого газа, образовавшегося в процессе окисления.

Каким бы ни был процесс дыхания — аэробным или анаэробным, между организмом и средой непрерывно должен происходить обмен газами. Аэробным организмам для окисления питательных веществ и получения энергии нужен поступающий из окружающей среды кислород, а в окружающую среду аэробы и большинство анаэробов выделяют конечный продукт дыхания — углекислый газ.

Газообмен происходит на поверхности дыхательных органов или клеточных мембран, называемых *дыхательной поверхностью*. Дыхательная поверхность удовлетворяет нескольким условиям: она проницаема для

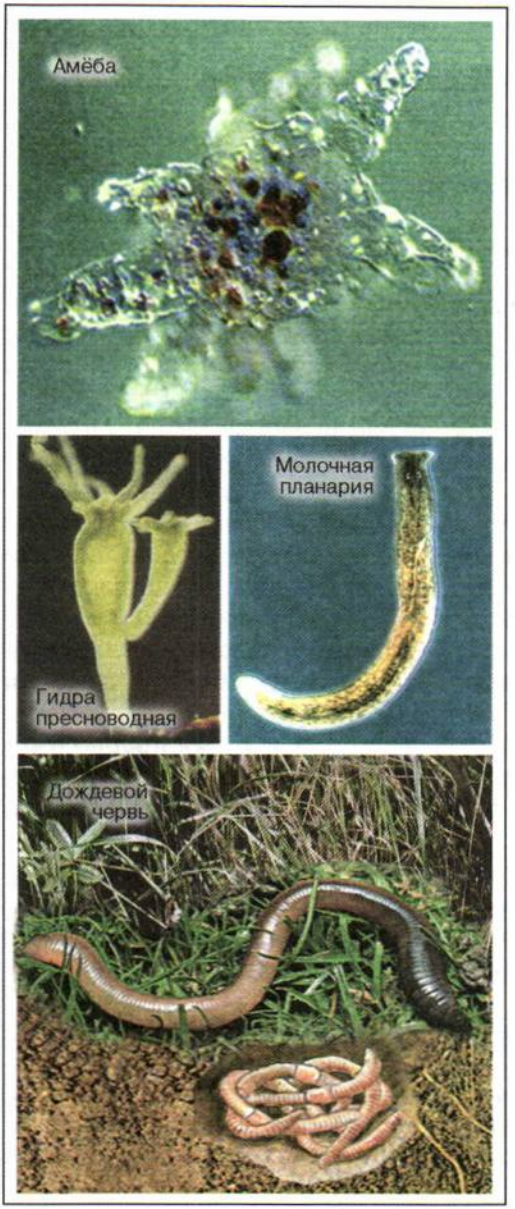


Рис. 21. Газообмен у животных, осуществляемый через поверхность тела

газов; тонкая, в связи с чем диффузия газов эффективна; влажная, так как газы диффундируют только в растворенном виде; имеет относительно большую площадь, через нее обмениваются достаточные количества газов в соответствии с потребностями организма.

Газообмен у животных. У одноклеточных животных, например у обыкновенной амебы, живущей в водной среде, газообмен происходит путем диффузии через всю наружную цитоплазматическую мембрану, что вполне обеспечивает потребности амебы в кислороде (рис. 21).

У кишечнополостных, например у гидры пресноводной, все клетки находятся в контакте с водной средой, и у каждой из этих клеток газообмен происходит через мембрану, соприкасающуюся с водой.

У плоских червей газообмен зависит от образа жизни животного. Например, у свободноживущего червя — молочной планарии (см. рис. 21) — кислород поступает в организм путем диффузии через всю поверхность тела. Молочная планария живет в хорошо аэрируемых водоемах.

А вот такие плоские черви, как свиной и бычий цепни, паразитируют в кишечнике человека, где кислорода очень мало. В таких условиях они проявляют себя как анаэробные организмы.

У кольчатых червей специальной дыхательной системы нет, и газообмен осуществляется путем

диффузии через всю поверхность тела. Такой обмен полностью удовлетворяет потребности в кислороде кольчатых червей.

С увеличением размеров тела отношение поверхности тела к его объему уменьшается, поскольку уменьшается число клеток, непосредственно контактирующих с внешней средой. Простая диффузия газов уже не может обеспечить достаточный приток кислорода к тем клеткам, которые не находятся в прямом контакте с внешней средой. К тому же нередко у крупных животных ввиду активности процессов обмена веществ возрастает потребность в кислороде.

Повышенная потребность организмов в кислороде привела в процессе эволюции к тому, что некоторые участки тела животных превратились в специализированные дыхательные поверхности. У разных животных типы дыхательных поверхностей различны (рис. 22).

Обычно площадь дыхательных поверхностей (например, площадь дыхательных путей и легких) значительная, и часто эти поверхности связаны с кровеносной системой. Кровеносная система обеспечивает связь дыхательной поверхности со всеми тканями и способствует непрерывному обмену кислородом и углекислым газом между органами дыхания и тканями всех прочих органов. Присутствие в крови особого дыхательного пигмента, например гемоглобина, позволяет крови осуществлять более интенсивный перенос кислорода и углекислого газа.

У членистоногих, например у насекомых, газообмен происходит через систему разветвленных трубочек — трахей, благодаря чему кислород из воздуха поступает непосредственно к тканям, и необходимость в транспортировке его кровью отпадает.

Органы дыхания у рыб представлены жабрами, лепестки которых пронизаны многочисленными капиллярами. Жабры постоянно омываются током воды, в которой растворен кислород.

В процессе эволюции у земноводных появились специальные органы — легкие, хотя газообмен частично осуществляется и через кожу, и через слизистую оболочку ротовой полости.

У птиц в процессе эволюции выработался высокоэффективный механизм газообмена. Кроме легких у них имеются воздушные мешки, располагающиеся между внутренними органами и мышцами. Эти мешки служат дополнительными резервуарами воздуха.

В легких млекопитающих насчитываются сотни миллионов альвеол — легочных пузырьков. Все альвеолы и создают ту дыхательную поверхность, через которую у млекопитающего происходит газообмен.

Газообмен у растений. Интенсивность обмена веществ у растений меньше, чем у животных. Процесс газообмена у растений, с одной стороны,

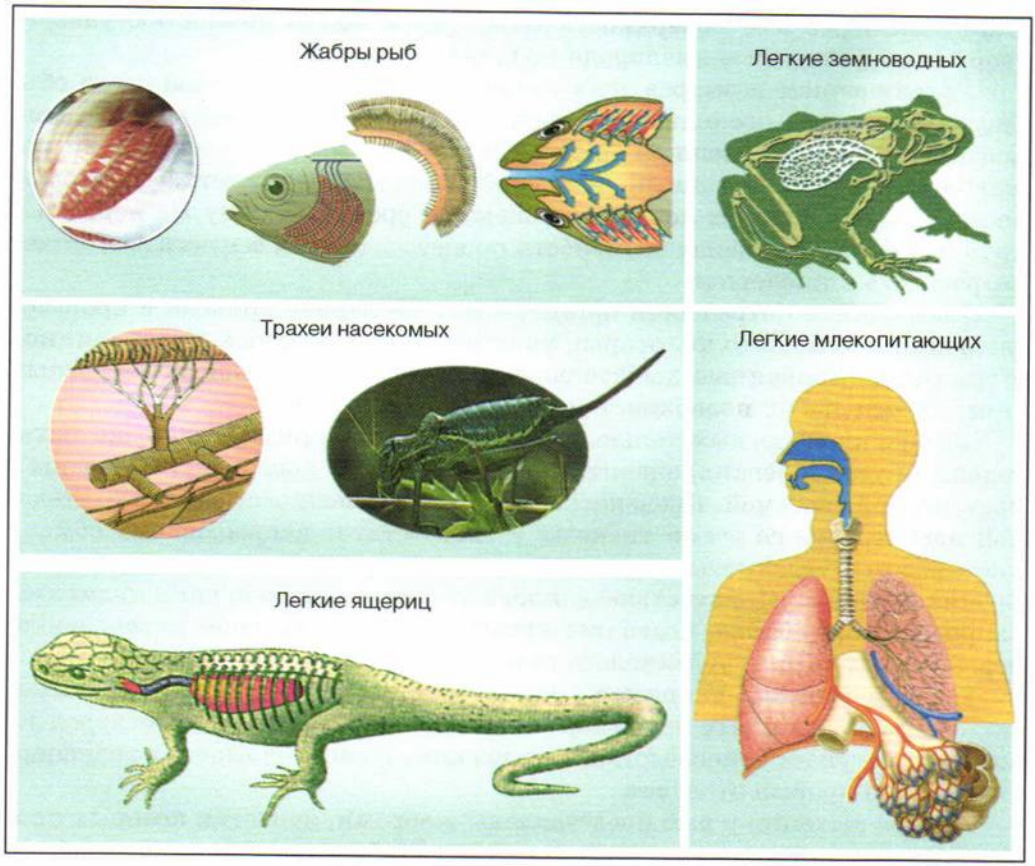


Рис. 22. Газообмен у животных через дыхательные поверхности

обеспечивает дыхание (т. е. поступление кислорода и выделение углекислого газа), а с другой — снабжает углекислым газом и выводит кислород при фотосинтезе.

У некоторых низших растений (у водорослей) газообмен осуществляется путем диффузии газов через всю поверхность, а у крупных цветковых растений кислород в основном поступает через устьица листьев (и зеленых стеблей у травянистых растений). Внутри растения кислород поступает в воздухоносные межклетники, а затем достигает клеток и растворяется во влаге, покрывающей клеточные стенки. Отсюда кислород диффундирует уже внутрь клеток. Углекислый газ движется по растению тем же путем, но в обратном направлении.

Таким образом, все растения, животные и бактерии (за исключением организмов-анаэробов) поглощают кислород из внешней среды и в нее же выделяют углекислый газ, хотя пути газообмена у разных организмов различны.

Вопросы и задания

1. Что такое дыхание? В чем состоит биологический смысл дыхания?
2. Что такое газообмен?
3. Какое дыхание называется клеточным или внутренним?
4. В чем заключается внешнее дыхание, или газообмен?
5. Какие организмы называются анаэробными?
6. Каким образом осуществляется газообмен у водорослей?

§ 22. Экскреция как процесс саморегуляции организма

На поддержание каких физиологических параметров организма направлен процесс экскреции?

В процессе обмена веществ в органах и тканях образуются различные отходы, которые должны выводиться из организма. Эти продукты образуются при распаде органических веществ: белков, нуклеиновых кислот, жиров и др. Если они накапливаются свыше определенной концентрации, то возникает угроза нарушения нормального течения основных физиологических процессов.

Экскреция и дефекация. Выведение из организма ненужных ему веществ, продуктов обмена, которые могли бы привести к нарушению постоянства состава внутренней среды организма, называется *экскрецией*.

Экскреция — важный процесс, характерный для живых организмов. В той или иной мере экскреция способствует сохранению постоянства внутренней среды организма в условиях изменяющейся внешней среды.

Помимо «отходов», из организма выводятся также и другие вещества, например не образующиеся в самом организме. В этом случае речь идет не об экскреции, а о *дефекации* — удалении из организма балластных веществ (главным образом непереваренных остатков пищи), которые никогда не участвовали в обмене веществ.

Экскреция у растений. У растений экскреция осуществляется намного проще, чем у животных. Это объясняется различиями в физиологических процессах и образе жизни растений и животных. Зеленые растения в результате фотосинтеза образуют в нужном количестве все необходимые

им органические вещества. Например, в растении синтезируется столько белка, сколько его необходимо в данный момент. Растения никогда не синтезируют белок в избытке и поэтому очень мало выделяют продуктов обмена веществ, содержащих азот.

В ходе обменных процессов у растений образуются основные конечные продукты: газообразный кислород, углекислый газ и вода. Эти же продукты могут вновь использоваться как исходные вещества для реакций других процессов — фотосинтеза, дыхания.

Единственный продукт, выделяемый растениями на свету в избытке, — это газообразный кислород. Кислорода при фотосинтезе образуется гораздо больше, чем требуется растению для дыхания, поэтому избыток кислорода переходит из клеток в окружающую среду путем диффузии.

Многие органические отходы обмена веществ откладываются у растений в омертвевших тканях (например, в древесине), а также в листьях и коре, которые периодически сбрасываются. Подлежащие удалению вещества выносятся не только с опадающими листьями, но и с лепестками цветков, плодами и семенами, хотя экскреция не является главной функцией этих органов. У водных растений основная масса продуктов обмена веществ переходит путем диффузии непосредственно в окружающую водную среду.

Существует нетрадиционное понимание экскреции у растений. Это выделение неядовитых веществ: латекса, смолы, камеди и др.

Экскреция у животных. Возможным местом экскреции может быть любая проницаемая поверхность, которая напрямую связана с внешней средой. К таким поверхностям относятся наружная плазматическая мембрана одноклеточных организмов, покровы низших беспозвоночных, мальпигиевы сосуды у паукообразных и насекомых; почки, жабры и кожа рыб; почки, легкие и кожа земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.

Клетки одноклеточных организмов обычно контактируют с окружающей водной средой непосредственно, поэтому у них выделяемые продукты обмена сразу же удаляются путем диффузии.

По мере усложнения организации животных у них в ходе эволюции развились специальные органы, осуществляющие выведение отходов из организма в окружающую среду через протоки или поры.

У высших животных имеются такие специализированные органы выделения, как почки, кожа, легкие, печень. Например, через протоки потовых желез кожи выводятся вода, мочевина и соли. Органами выделения углекислого газа у млекопитающих являются легкие и кожа. К продуктам, выводимым через печень, относятся желчные пигменты, образующиеся при разрушении старых эритроцитов, соли тяжелых метал-

лов и др. В составе желчи эти пигменты поступают в двенадцатиперстную кишку и выводятся из организма вместе с калом. Но наиболее значимая выделительная функция печени заключается в переработке отходов азотистого обмена, образующихся в клетках организма при разрушении аминокислот.

Важнейшие органы выделения — почки. Они также служат и органами, поддерживающими постоянный состав жидкостей организма в условиях больших колебаний поступления воды и солей. Недостаток или избыточное потребление воды, чрезмерное потоотделение, нехватка или избыток солей — все это имело бы серьезные последствия для организма, если деятельность почек не была бы приспособлена к этим изменениям.

Конечный продукт деятельности почек — моча, ее объем и состав варьируют в зависимости от физиологического состояния организма. В состав мочи человека входят вода (95 %), мочевина (2,0 %), мочевая кислота (0,05 %), ионы натрия, аммония, калия, магния, хлора, а также фосфаты и сульфаты.

Значение экскреции. Удаление продуктов обмена веществ необходимо для сохранения нужного равновесия биохимических реакций. При распаде в организме белков, нуклеиновых кислот и других азотсодержащих соединений образуются токсичные азотистые вещества: аммиак, мочевина, мочевая кислота, креатин и др. Многие из них могут подавлять активность ферментов. Вследствие экскреции происходит регуляция ионного состава жидкостей организма.

Важную роль в организме играют ионы натрия, хлора, калия, магния, кальция, железа (II), йода, концентрация которых должна строго регулироваться, поскольку эти ионы участвуют во многих процессах, включая работу ферментов, синтез белка, образование гормонов, проницаемость мембран, электрическую активность и мышечное сокращение.

Регулирование относительных концентраций растворенных веществ и растворителя (воды) называется *осморегуляцией*. Напомним, что *осмос* (от греч. osmos — давление) — это процесс перехода молекул растворителя из области с более высокой концентрацией в область с более низкой их концентрацией через полупроницаемую или избирательно проницаемую мембрану. Поскольку во всех биологических системах растворителем является вода, то можно сказать, что осмос — это диффузия молекул воды через полупроницаемые или избирательно проницаемые мембраны. Также через механизмы экскреции регулируется концентрация ионов водорода в жидкостях организма.

Экскреция, или выведение из организма продуктов обмена веществ, играет важную роль в регуляции процессов обмена веществ и поддержании

гомеостаза. Экскреция — один из способов обеспечения связи организма с окружающей средой, она обусловливает, наряду с питанием и дыханием, открытость живого организма как целостной системы.

Вопросы и задания

1. Что такое экскреция? Каково биологическое значение экскреции?
2. Как осуществляется экскреция у растений?
3. Как происходит экскреция у одноклеточных животных?
4. Каким образом осуществляется экскреция у позвоночных животных? Какие органы участвуют в выделительных процессах?
5. Почему в случаях отказа работы почек организм человека быстро погибает?

§ 23. Размножение организмов

В чем заключается сущность процесса размножения организмов?

Размножение — основное свойство живых организмов. Способность производить новое поколение особей того же вида является основным свойством живых организмов. В процессе размножения происходит передача генетического материала от родительского поколения следующему, дочернему поколению, что обеспечивает воспроизведение признаков не только организмов данного вида, но и конкретных родительских особей. Следовательно, размножение — необходимое условие непрерывности существования вида и преемственности последовательных поколений внутри вида. При определенных условиях размножение может существенно увеличить общую численность вида.

Таким образом, *размножение* — это присущее всем организмам свойство воспроизводить себе подобных, что обеспечивает непрерывность и преемственность жизни. Различают две формы размножения — бесполое и половое.

Бесполое размножение. О формах бесполого размножения вы узнали при изучении разделов «Растения» и «Животные». Напомним, что в бесполом размножении участвует обычно одна особь. При бесполом размножении, как правило, образуются генетически идентичные потомки, а единственным источником генетической изменчивости служат случайные изменения (мутации).

Высшие животные не способны к бесполому размножению. Эта форма размножения широко распространена у растений, грибов, бактерий и некоторых примитивных животных.

Способы бесполого размножения. Существует несколько способов бесполого размножения: деление клеток, спорообразование, почкование, размножение фрагментами тела (фрагментация), вегетативное размножение (рис. 23).

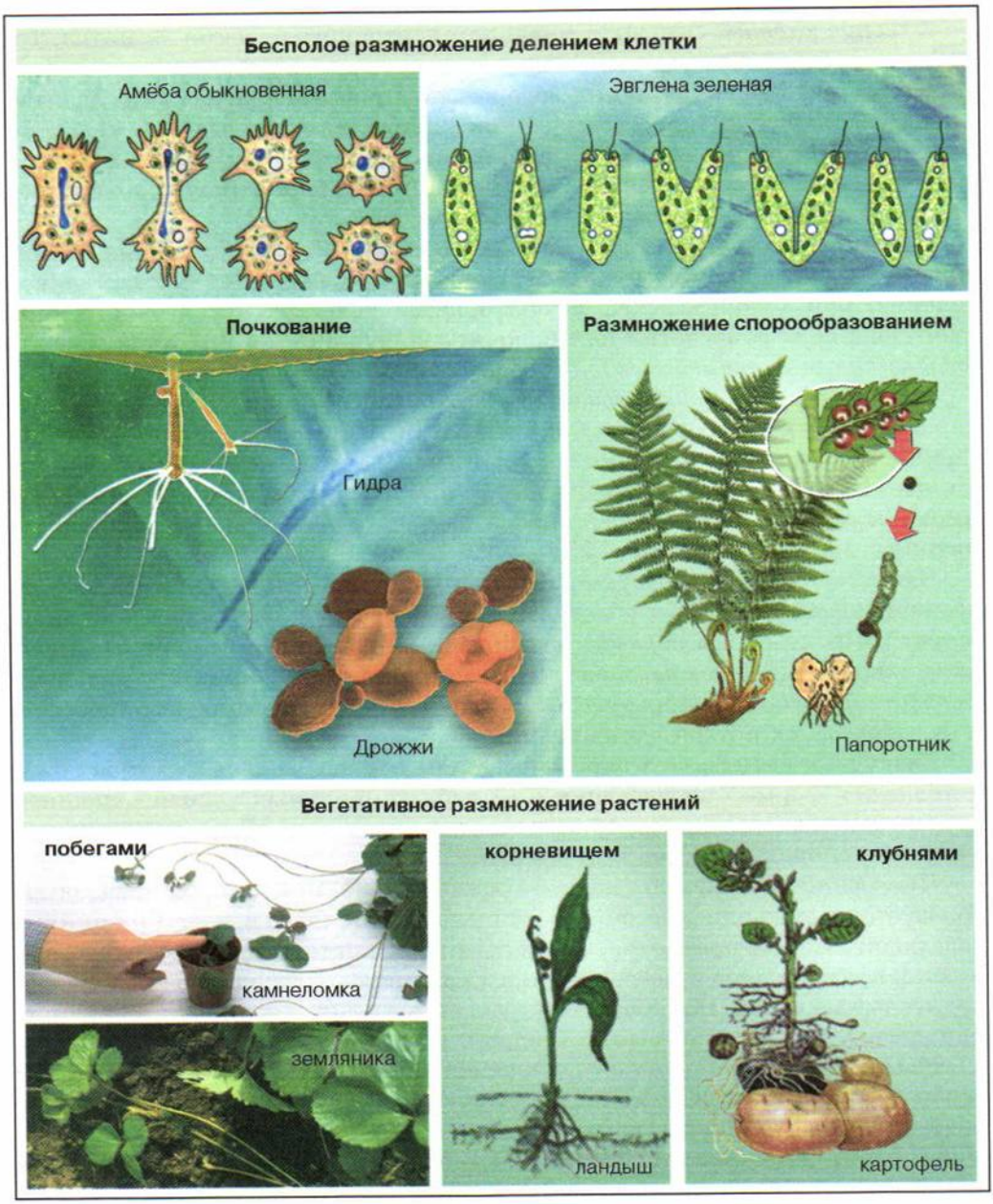


Рис. 23. Способы бесполого размножения

Деление клеток. Основной механизм клеточного деления — митоз. Такой способ бесполого размножения характерен для одноклеточных животных, некоторых одноклеточных водорослей. При этом каждая особь делится на две и большее количество дочерних клеток, идентичных родительской клетке. В большинстве случаев происходит деление, при котором образуются две идентичные дочерние клетки. При благоприятных условиях это приводит к быстрому росту численности особей.

У некоторых организмов, например малярийного плазмодия, являющегося паразитом и возбудителем малярии, происходит множественное деление, при котором вслед за повторными делениями клеточного ядра идет деление самой клетки на множество дочерних клеток. Такое деление называется *шизогонией*.

Размножение спорообразованием. Такой способ бесполого размножения характерен для водорослей, мхов, папоротникообразных растений, грибов. Споры — специальные клетки, покрытые оболочкой, которая надежно защищает их от неблагоприятных воздействий внешней среды. Обычно споры имеют микроскопические размеры и состоят из небольшого количества цитоплазмы и ядра (см. рис. 23).

Чаще всего споры образуются в больших количествах. Они имеют очень незначительный вес. Это облегчает их распространение ветром, а также животными, главным образом насекомыми. Из-за того, что споры имеют ничтожно малые размеры, запас питательных веществ в них минимальный. Вследствие того, что споры часто попадают в неподходящие для прорастания условия, их потери очень велики.

Следует отметить, что споры бактерий служат не для размножения, а являются формой перенесения ими неблагоприятных условий внешней среды. Одна бактерия превращается в одну спору, а не образует множество спор, как споровые растения или грибы.

Почкование. Это способ бесполого размножения, при котором новая особь образуется в виде одноклеточного или многоклеточного выроста (почки) на теле родительского организма. Затем новая особь отделяется от родительской особи и превращается в самостоятельный организм, совершенно идентичный родительской особи. Почкование встречается в разных группах организмов, например у кишечнополостных (гидры), у дрожжей (см. рис. 23).

Размножение фрагментами. Фрагментация заключается в разделении особи на две или несколько многоклеточных частей, каждая из которых растет и образует новую особь. Фрагментация характерна для нитчатых водорослей, например спирогиры. Размножение фрагментами встречается у некоторых примитивных червей, главным образом морских.

Вегетативное размножение. При данной форме бесполого размножения

от растения отделяется часть и развивается в самостоятельное растение. По существу вегетативное размножение сходно с почкованием. У многих растений имеются видоизмененные побеги: луковицы, клубни, корневища, являющиеся специализированными органами вегетативного размножения. Например, корневищами могут размножаться папоротникообразные и покрытосеменные растения. Луковицами размножаются растения, принадлежащие к семействам лилейных, луковых, амариллисовых. Клубнями размножаются такие растения, как орхидеи, топинамбур, картофель.

На способности растений к вегетативному размножению основано искусственное размножение делением корневищ, луковицами, отводками, черенками, а также путем прививки растений.

Прививку осуществляют пересадкой отрезка побега (черенка) или почки (глазка) одного растения на другое, укорененное растение. Таким образом, прививка — это пример вегетативного размножения, в котором участвуют две особи. Прививку применяют не только в целях вегетативного размножения, но и для закрепления сортовых особенностей культурных растений, ускорения плодоношения, создания декоративных форм. Прививки делают у яблони, груши, пасленовых и тыквенных растений.

Половое размножение. Половое размножение связано с образованием и слиянием половых клеток — *гамет*. При оплодотворении гаметы сливаются, образуя *зиготу*, из которой развивается зрелый организм. Гаметы содержат одинарный (гаплоидный) набор хромосом *(n)*, полученный ими в результате мейоза. В зиготе благодаря оплодотворению восстанавливается диплоидный набор хромосом ($2n$) с новой комбинацией наследственных признаков.

Гаметы обычно бывают двух типов — мужские и женские, но некоторые примитивные организмы (например, многие одноклеточные водоросли) производят гаметы одного типа. Гаметы двух типов могут производить соответственно мужские и женские родительские особи. Но может быть и так, что у одной и той же особи имеются и женские, и мужские половые органы.

Виды, у которых существуют отдельно мужские и женские особи, называют *раздельнополыми,* таковы большинство животных. Среди покрытосеменных растений тоже встречаются раздельнополые виды. Например, у однодомных видов растений мужские и женские цветки образуются на одном и том же растении (огурец, кукуруза), а у двудомных — одни растения несут только женские цветки, а другие — только мужские (остролист, облепиха).

Особые случаи полового размножения — партеногенез и гермафродитизм.

Партеногенез (от греч. parthenos — девственница, genesis — происхождение) — девственное размножение. Это довольно редкая разновидность

полового размножения, при котором развитие организма происходит из женских половых клеток (яйцеклеток) без оплодотворения. При партеногенезе образуются особи только одного типа — мужского или женского. В результате партеногенетического развития соматические клетки (клетки тела) потомства могут иметь либо гаплоидный набор хромосом (пчелы, осы), либо диплоидный (тли, ракообразные). Такой способ размножения характерен для пчел, тлей, дафний, некоторых видов жуков, бабочек, ящериц и др.

Партеногенез повышает скорость размножения и дает возможность быстро увеличивать численность популяции. Например, у медоносной пчелы самец осеменяет самку (матку) лишь один раз в течение всей ее жизни. Полученная сперма сохраняется у матки в небольшом мешочке, соединенном с половыми путями. При откладке яиц самка может либо открыть этот клапан, позволяя сперматозоидам выходить и оплодотворять яйца, либо оставить клапан закрытым, так что яйца развиваются партеногенетически. Из оплодотворенных яиц развиваются самки-матки и рабочие пчелы, а из неоплодотворенных — самцы (трутни).

Гермафродитизм (в древнегреч. мифологии — Hermaphroditos — сын Гермеса и Афродиты) характеризуется признаками мужского и женского пола у одного и того же организма.

Гермафродитизм распространен в основном среди беспозвоночных животных: кишечнополостных, плоских червей, некоторых кольчатых червей и моллюсков. Среди позвоночных гермафродитизм встречается у некоторых видов рыб. У этих животных в организме образуются и женские, и мужские гаметы.

Гермафродитизм рассматривают как примитивную разновидность полового размножения. Одно из преимуществ гермафродитизма состоит в том, что он делает возможным самооплодотворение. Последнее важно для некоторых паразитов, одиночно обитающих внутри организма хозяина, таких, как свиной и бычий цепни. Однако у большинства гермафродитов в оплодотворении участвуют гаметы, образованные разными особями (как у дождевого червя). У таких видов имеются различные приспособления, препятствующие самооплодотворению (которое в большинстве случаев может привести к развитию наследственных аномалий, вырождению). Например, у многих животных-гермафродитов яйцеклетки и сперматозоиды созревают у одной и той же особи в разное время.

Половое размножение, характерное для большинства видов растений и животных, в эволюции возникло позднее бесполого. Преимущество полового размножения заключается в том, что оно обеспечивает генетическое разнообразие потомков, возникающее при слиянии гамет разных особей.

Однако половое размножение требует от организма больших затрат энергии. Это связано и с образованием гамет, и с необходимостью поиска полового партнера. Сохранение в процессе эволюции бесполого размножения у многих организмов связано, вероятно, со страховочной функцией, так как в природе существуют преграды для контакта гамет.

Вопросы и задания

1. Что такое размножение? В чем заключается биологическое значение размножения?
2. Каковы формы размножения организмов?
3. Каковы особенности бесполого размножения? Перечислите способы бесполого размножения.
4. Чем характеризуется половое размножение?
5. Сравните особенности полового и бесполого размножения.
6. В чем заключаются преимущества полового размножения по сравнению с бесполым?

§ 24. Гаметогенез и оплодотворение

Что такое оплодотворение?
Какое биологическое значение имеет оплодотворение?

Гаметогенез. У большинства организмов гаметы (половые клетки) образуются в специальных органах. У покрытосеменных растений спермии развиваются в пыльцевых зернах, а яйцеклетки формируются в семязачатках завязи пестика.

У большинства животных гаметы формируются в половых железах — *гонадах* (от греч. gone — порождающее). В семенниках образуются сперматозоиды, в яичниках — яйцеклетки.

Процесс возникновения половых клеток называют *гаметогенезом* (от греч. gametes — супруг, genesis — происхождение).

Процесс образования мужских половых клеток называют *сперматогенезом* (от греч. sperma — семя). У животных он происходит в три этапа: размножение, рост, созревание (рис. 24).

На первом этапе (размножение) диплоидные клетки семенников многократно делятся митозом, образуя диплоидные *сперматогонии* — недифференцированные первичные половые клетки. На стадии роста сперматогонии увеличиваются в размерах и превращаются в *сперматоциты первого порядка*, которые в результате первого деления мейоза на этапе созревания образуют гаплоидные *сперматоциты второго порядка*. Они проходят второе деление мейоза и превращаются в *сперматиды* — гаплоидные половые клетки последнего периода сперматогенеза. Из сперматид постепенно формируются сперматозоиды.

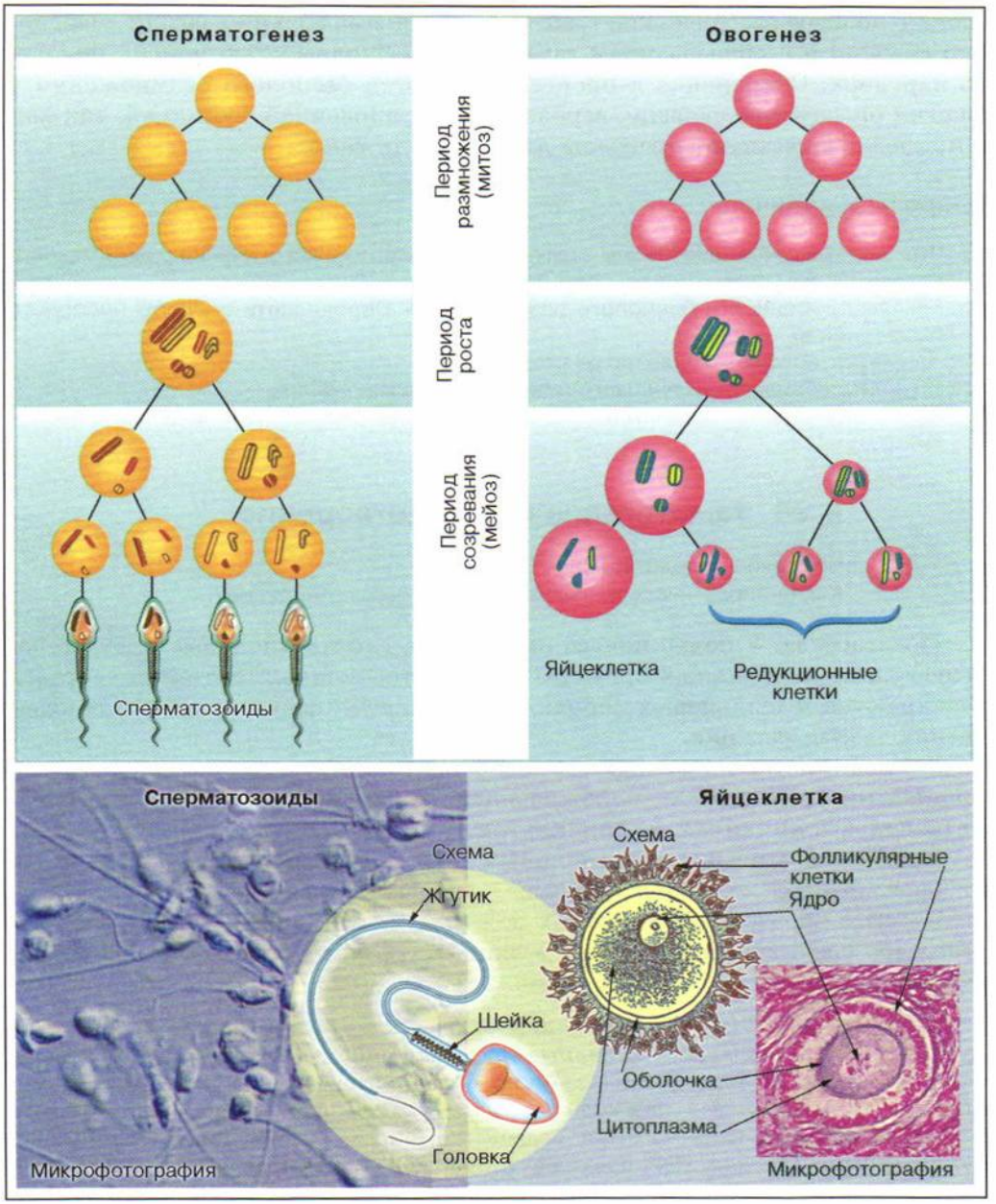


Рис. 24. Схема гаметогенеза

Форма сперматозоидов у разных животных различна, однако строение однотипно (см. рис. 24). Каждый сперматозоид имеет *головку*, в которой содержится ядро с гаплоидным числом хромосом и *акросома* — особая структура, содержащая ферменты, способствующие проникновению сперматозоида в яйцеклетку. Средняя часть сперматозоида — *шейка*. В шейке находятся центриоль и митохондрии. Двигаются сперматозоиды с помощью *жгутика*.

Процесс образования женских половых клеток называют *овогенезом* (от лат. ovum — яйцо). Он происходит так же, как и сперматогенез, в три этапа.

На этапе размножения клетки зачаткового эпителия яичников делятся митозом с образованием диплоиных *овогониев*. Затем овогонии, пройдя стадию роста, превращаются в *овоциты первого порядка*. На этапе созревания каждый овоцит первого порядка в результате первого деления мейоза образует один *овоцит второго порядка*, крупную по размерам клетку, и одну клетку мелких размеров — редукционную клетку. Затем следует второе мейотическое деление. Из овоцита второго порядка образуются одна гаплоидная клетка *(овотида)* и еще одна редукционная клетка. Овотида превращается в зрелую яйцеклетку (см. рис. 24).

Механизм овогенеза и сперматогенеза сходен, однако между этими процессами имеются и различия. Так, стадия роста в овогенезе более продолжительна, а в яйцеклетку на стадии созревания превращается лишь одна из четырех гаплоидных клеток, три гаплоидные клетки погибают.

Неравномерное деление цитоплазмы при мейозе обеспечивает будущую яйцеклетку запасом питательных веществ, что и обусловливает ее более крупные размеры по сравнению со сперматозоидом. Например, яйцеклетки млекопитающих имеют диаметр от 60 до 2000 мкм, у лососевых рыб — 6—9 мм, у страуса — несколько сантиметров. У большинства животных яйцеклетка окружена одной или несколькими оболочками, выполняющими защитную функцию.

В 1875 г. немецкий зоолог О. Гертвиг открыл очень важный процесс: слияние ядра яйца с ядром сперматозоида — оплодотворение.

Оплодотворение — это слияние гамет и образование первой клетки нового организма — зиготы (от греч. zygotos — соединенная в пару).

Половое размножение связано с оплодотворением и передачей наследственной информации от родителей потомкам. Биологический смысл оплодотворения состоит в образовании нового организма, несущего признаки обеих родительских особей.

Оплодотворение у животных. Большинство животных, обитающих в водной среде (морские кольчатые черви, пластинчатожаберные моллюски, иглокожие, рыбы, большинство видов земноводных), свои яйца и сперму

выделяют в воду, половые клетки — гаметы — соединяются друг с другом случайно. Такое *наружное оплодотворение* — примитивный и ненадежный способ соединения гамет. Для повышения вероятности оплодотворения у многих из названных организмов в ходе эволюции выработалось приспособление производить гаметы в очень больших количествах. Например, луна-рыба откладывает до 300 млн икринок! Однако данный способ оплодотворения требует от организма огромных физических и энергетических затрат.

Более прогрессивно в эволюционном плане *внутреннее оплодотворение*. При внутреннем оплодотворении слияние гамет происходит в теле материнской особи. Вероятность встречи гамет при внутреннем оплодотворении достаточно высока, поэтому количество вырабатываемых яйцеклеток уменьшается, количество же сперматозоидов остается большим.

Внутреннее оплодотворение характерно для многих водных беспозвоночных, насекомых, живородящих рыб, некоторых земноводных и для всех пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Появление внутреннего оплодотворения в ходе эволюции способствовало утрате зависимости организмов от водной среды и освоению ими наземно-воздушной среды.

Оплодотворение у животных происходит поэтапно (рис. 25).

Первый этап — проникновение сперматозоида в яйцеклетку. У большинства животных яйцеклетки сохраняют способность к оплодотворению в течение нескольких часов. Если оплодотворения не происходит, половые клетки саморазрушаются и рассасываются благодаря действию ферментов лизосом.

Сперматозоиды у разных видов животных вне мужской половой системы живут от нескольких десятков секунд (у рыб) до нескольких месяцев (у пчел). У человека гаметы также недолговечны: у мужчин созревшие сперматозоиды живут до 48 ч, а у женщин в норме яйцеклетка сохраняет способность к оплодотворению от 12 до 24 ч.

Взаимодействие сперматозоида с яйцеклеткой регулируется специальными веществами, вырабатываемыми самими гаметами. При встрече с яйцеклеткой один из сперматозоидов растворяет ее оболочку специальными ферментами, а затем проникает внутрь. После этого вокруг яйцеклетки образуется оболочка оплодотворения, препятствующая проникновению других сперматозоидов (рис. 25).

Второй этап представляет собой слияние гаплоидных наборов хромосом гамет. При этом ядерные оболочки обеих гамет разрушаются, отцовские и материнские хромосомы, прикрепленные к нитям веретена деления, выстраиваются в плоскости экватора яйцеклетки. На этой стадии восстанавливается диплоидное число хромосом ($2n$).

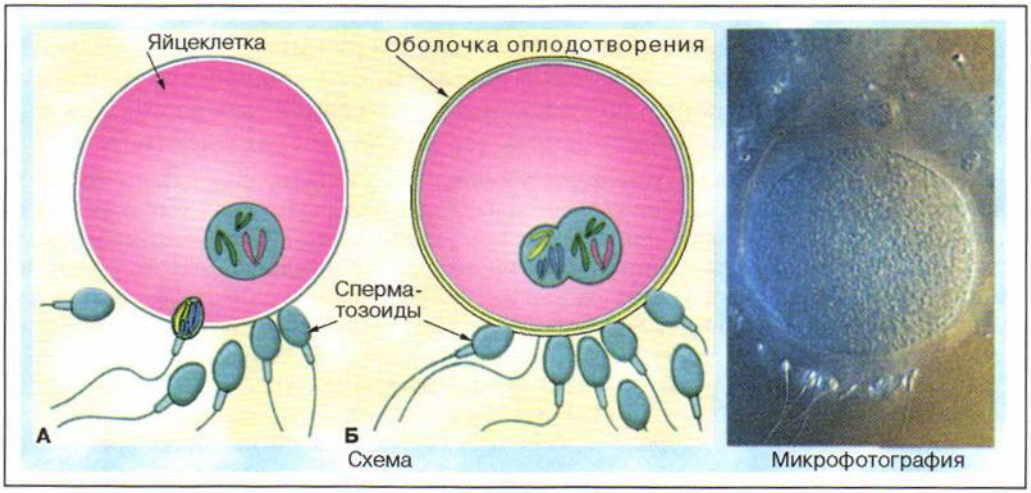


Рис. 25. Оплодотворение у животных. А — проникновение сперматозоида внутрь яйцеклетки; Б — образование оболочки оплодотворения и слияние гаплоидных наборов хромосом гамет

На *третьем этапе* оплодотворение заканчивается активацией оплодотворенной клетки (зиготы) к дроблению и дальнейшему развитию (подробнее об этом будет сказано в § 25).

Оплодотворение у растений. Оплодотворение свойственно большинству растений. Ему обычно предшествует образование половых органов — *гаметангиев*, в которых развиваются гаметы. Половой процесс у низших растений разнообразен.

У высших споровых растений образуются гаметангии — *антеридии* (мужские) и *архегонии* (женские), в которых развиваются гаметы. В архегониях образуются яйцеклетки, в антеридиях — много сперматозоидов. У мхов и папоротникообразных вышедшие из антеридиев сперматозоиды подплывают в воде к вскрывшимся архегониям и сливаются с яйцеклетками внутри архегоний. У голосеменных растений в процессе эволюции исчезают антеридии. У покрытосеменных уже нет ни антеридиев, ни архегоний. Постепенное исчезновение у семенных растений гаметангиев связано с тем, что при наземном существовании (где часто изменяются условия среды) слишком рискованно оставаться в гаплоидном состоянии, поскольку вероятность оплодотворения в этом случае невысокая.

У семенных (голосеменных и покрытосеменных) растений оплодотворению предшествует опыление. Оплодотворение голосеменных и

покрытосеменных растений, в отличие от споровых (мхов и папоротников), не зависит от воды. Именно поэтому в ходе эволюции сперматозоиды лишились жгутиков и превратились в спермии. Исчезновение зависимости полового процесса от капельной воды позволило семенным растениям широко расселиться по планете и занять территории с сухим климатом.

Двойное оплодотворение у покрытосеменных. У покрытосеменных (цветковых) растений мужские гаметы, или *спермии*, развиваются в пыльниках тычинок. Здесь происходит деление мейозом исходных, материнских клеток с образованием гаплоидных микроспор. Каждая микроспора делится митозом на две клетки — *вегетативную* и *генеративную*. Генеративная клетка вновь делится митозом и дает два спермия. В результате из микроспоры образуется *пыльцевое зерно*, которое имеет три гаплоидные клетки — вегетативную клетку и два спермия (рис. 26).

Яйцеклетки формируются в семязачатках завязи пестика.

Материнская диплоидная клетка каждого семязачатка делится мейозом с образованием четырех гаплоидных клеток, три из которых погибают, а одна растет

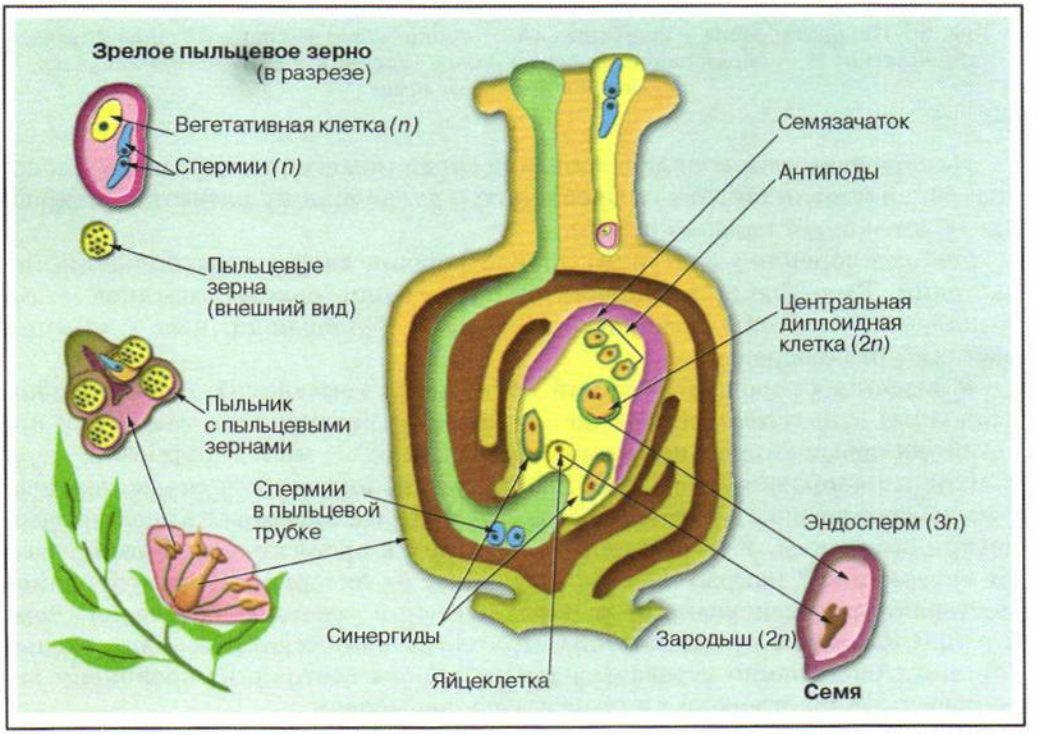


Рис. 26. Схема двойного оплодотворения у цветковых растений

и превращается в *мегаспору* (будущий зародышевый мешок). Мегаспора претерпевает три последовательных деления митозом, в результате чего образуется восемь гаплоидных ядер (восьмиядерный зародышевый мешок). Два из них сливаются в *центральное диплоидное ядро*. Затем вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы, образуется клеточная стенка. В результате формируется 7-клеточный зародышевый мешок. Зрелый зародышевый мешок содержит одну диплоидную клетку (она имеет центральное диплоидное ядро) и шесть гаплоидных. Среди гаплоидных клеток можно выделить следующие: *три клетки — антиподы* (в оплодотворении они не участвуют, а обеспечивают питание зародышевого мешка), *две — синергиды* (они обеспечивают контакт одного из спермиев с яйцеклеткой) и *одна — яйцеклетка* (см. рис. 26).

Оплодотворение у покрытосеменных растений возможно лишь после *опыления* — перенесения пыльцевых зерен на рыльце пестика цветка. Здесь вегетативная клетка пыльцевого зерна образует вырост — пыльцевую трубку — и прорастает в столбик пестика, проникая в семязачаток через его отверстие — пыльцевход (микропиле).

В зародышевом мешке семязачатка один спермий сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу, второй спермий сливается с центральной клеткой, образуя триплоидную клетку. Из диплоидной зиготы впоследствии формируется *зародыш семени*, из триплоидной клетки — *эндосперм*. Клетки эндосперма содержат большой запас питательных веществ. Таким образом семязачаток превращается в *семя*.

Этот своеобразный процесс, свойственный только покрытосеменным растениям, впервые описал русский ученый С. Г. Навашин в 1898 г. и назвал его двойным оплодотворением. Триплоидность эндосперма открыл его сын М. С. Навашин в 1915 г.

Значение триплоидного эндосперма заключается в очень быстром и эффективном накоплении питательного материала в семени, а значит, в очень быстром созревании самого семени. Это одна из причин господства покрытосеменных растений на Земле.

Вопросы и задания

1. Какой процесс называют гаметогенезом?
2. Что такое сперматогенез? Каково его значение?
3. Что такое овогенез?
4. В чем заключается процесс оплодотворения?
5. Что понимают под наружным оплодотворением? У каких животных оно встречается?
6. Какой еще тип оплодотворения существует у животных? У каких животных он встречается?
7. Какие приспособления имеют животные к внутреннему оплодотворению?
8. Какие этапы можно выделить в ходе оплодотворения животных?
9. Как вы думаете, почему с одной и той же яйцеклеткой не могут слиться два и более сперматозоидов? В чем заключается биологический смысл данного явления?
10. Что такое зигота? Какой набор хромосом у зиготы? Ответ обоснуйте.

§ 25. Индивидуальное развитие организмов — онтогенез

Каким образом из одной клетки (зиготы) развивается организм?

Процесс индивидуального развития. Индивидуальное развитие организма, представляющее собой совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от момента слияния гамет и до смерти организма, носит название *онтогенеза.*

Термин «онтогенез» ввел в науку немецкий ученый Э. Геккель в 1866 г. (Область биологии, изучающую онтогенез, называют *биологией развития.*)

Онтогенез — процесс сложный и протекающий по-разному у организмов различных систематических групп.

Индивидуальное развитие одноклеточных организмов заключается в том, что в двух дочерних особях, возникших в результате деления материнской клетки, обычно органоиды материнского происхождения разрушаются и заменяются вновь сформированными органоидами. В ходе онтогенеза одноклеточные организмы растут, изменяется их биохимическая и физиологическая активность.

Рассмотрим онтогенез многоклеточных животных, так как самые общие его закономерности справедливы и для растений.

Онтогенез многоклеточных животных. В онтогенезе многоклеточных организмов выделяют два основных периода: зародышевый (эмбриональный) и послезародышевый (постэмбриональный).

Зародышевый период развития. Зародыш в своем развитии проходит три последовательные стадии: дробления, гаструляции, гистогенеза и органогенеза.

Особенности зародышевого развития удобнее и нагляднее можно рассмотреть на примере ланцетника, так как у него мелкие яйца и в них сравнительно мало желтка (рис. 27).

Стадия дробления. Это начальная стадия эмбрионального развития. Основное ее значение заключается в образовании многоклеточности.

На этой стадии зигота вначале митотически делится 2 раза в продольном направлении. Получаются четыре одинаковые клетки — *бластомеры.* Затем бластомеры делятся поочередно в поперечном и продольном направлениях. Деление клеток происходит быстро, бластомеры не растут, и их размеры по мере увеличения числа клеток уменьшаются.

Дробление заканчивается образованием шаровидной *бластулы* (от греч. blastos — зачаток, росток), стенка которой состоит из одного слоя клеток.

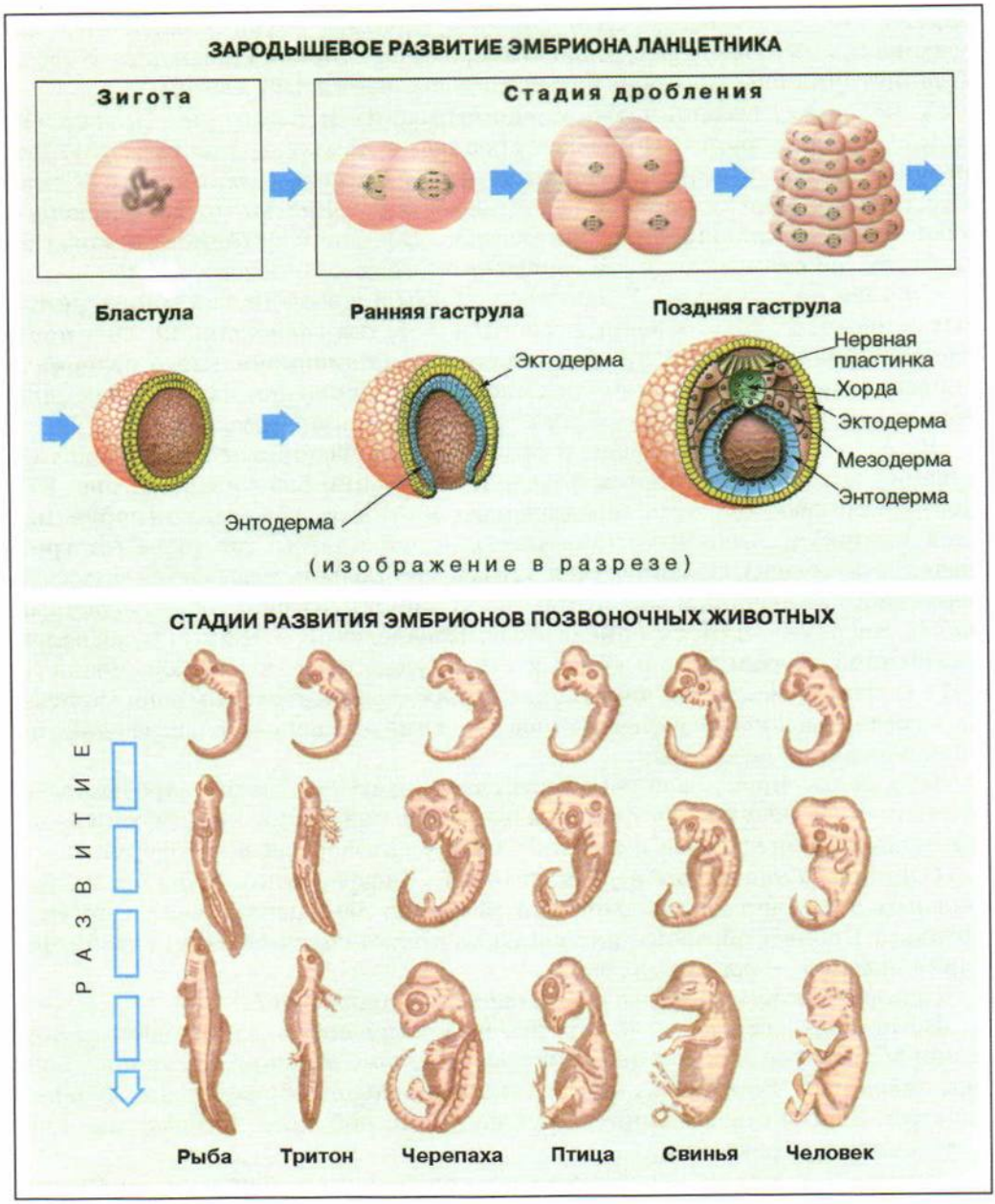


Рис. 27. Зародышевый период онтогенеза

Внутри бластула обычно имеет полость. Начиная с бластулы, клетки зародыша принято называть не бластомерами, а эмбриональными клетками. У ланцетника бластула образуется по достижении 128 клеток.

У человека, большинства млекопитающих и некоторых других систематических групп в процессе дробления образуется *морула* (от лат. morula — тутовая ягода), которая не имеет полости (бластоцеля). У млекопитающих морула переходит в стадию бластоцисты, представляющую собой пузырек, заполненный жидкостью. Внешне бластоциста похожа на бластулу, но отличается от нее дифференцировкой клеток.

Стадия гаструляции. У ланцетника, как и у всех других многоклеточных животных, за дроблением наступает стадия *гаструляции*. Она представляет собой сложный процесс перемещения эмбрионального материала с образованием двух, а затем трех слоев тела зародыша, называемых *зародышевыми листками (эктодерма, мезодерма, энтодерма)*.

В ходе гаструляции зародыш становится двухслойным вследствие впячивания внутрь части клеток однослойной стенки бластулы (см. рис. 27). Постепенно обособляются зародышевые листки — *эктодерма* (наружный слой клеток) и *энтодерма* (внутренний слой клеток) гаструлы (от греч. gaster — желудок). Ограниченная энтодермой полость называется полостью первичного кишечника. Она открывается наружу отверстием — *первичным ртом*. Впервые гаструлу описал А. О. Ковалевский в 1865 г. и назвал ее «кишечной личинкой», а термин «гаструла» ввел Э. Геккель позже, в 1874 г. Открытие стадии двухслойного зародыша в развитии многоклеточных организмов имело существенное значение для доказательства единства происхождения животных.

При дальнейшем развитии гаструлы образуется третий зародышевый листок — *мезодерма*. Она закладывается в виде двух карманообразных выпячиваний энтодермы и залегает между эктодермой и энтодермой.

Стадия гистогенеза и органогенеза. Дифференцированный на три зародышевых листка зародышевый материал дает начало всем тканям и органам. Процесс образования тканей называют *гистогенезом*, а формирование органов — *органогенезом*.

Каковы движущие силы таких сложных процессов?

Во-первых, все клетки зародыша между собой взаимодействуют, и каждая клетка как бы информирована о том, в каком месте зародыша она находится. Во-вторых, как только в зародыше образуются отдельные зачатки, они начинают влиять друг на друга, побуждая к развитию в определенном направлении.

На ранней стадии гистогенеза клетки будущей хорды стимулируют клетки эктодермы, лежащие над ними, и из эктодермы развиваются ткани

нервной системы. У ланцетника (и у всех остальных хордовых) нервная ткань первоначально имеет форму пластинки. Эта пластинка растет интенсивнее остальных участков эктодермы и затем прогибается, образуя желобок. Позже возникает нервная трубка, которая тянется вдоль тела зародыша от переднего к заднему концу. На переднем конце нервной трубки путем дальнейшего роста и дифференцировки у хордовых формируется головной мозг. Кроме того, из эктодермы развиваются покровы тела ланцетника (у млекопитающих из эктодермы развивается наружный покров кожи — эпидермис и его производные: когти, ногти, волосы, сальные и потовые железы, а также эпителий ротового и анального отверстий, слюнные железы, эмаль зубов).

«Карманы» мезодермы (среднего зародышевого листка) отделяются от первичного кишечника, а их полость превращается в полость тела. Между правым и левым зачатками мезодермы располагается зачаток хорды. Он тянется вдоль всего зародыша непосредственно под нервной трубкой и над кишечником.

Постепенно изменяется внешний вид зародыша. Он удлиняется, обособляются отделы тела. Кишечник зародыша приобретает форму трубки, возникают ротовое и анальное отверстия. В местах контакта энтодермы с эктодермой по бокам передней части тела формируются жаберные щели (см. рис. 27). Жаберные щели у ланцетника и жабры у рыб функционируют в течение всей жизни животных, а у других хордовых жаберные щели зарастают уже на стадии эмбриона.

В ходе зародышевого развития из зародышевых листков у многоклеточных животных возникают все системы органов целостного организма. Развитие кишечнополостных заканчивается на стадии двух зародышевых листков — эктодермы и энтодермы.

Из эктодермы (наружного зародышевого листка) формируются органы нервной системы, органы чувств и наружные покровы тела (эпидермис). Мезодерма (средний зародышевый листок) дает начало скелету, мускулатуре, кровеносной, мочевыделительной системам и системе органов размножения, а также дентину зубов и дерме кожи. Из клеток энтодермы (внутреннего зародышевого листка) формируются пищеварительная система (кроме слюнных желез), легкие и эпителий дыхательных путей.

Критические периоды эмбрионального развития человека. Экспериментальное изучение зародышевого развития животных привело к представлению о так называемых критических периодах. В отношении развития зародыша человека большое значение имеют следующие критические периоды: 6—7-е сутки после зачатия (имплантация в стенку матки, формирование плаценты), конец 2-й недели беременности (период нейруляции — закладки

нервной системы) и роды (резкое изменение условий существования после родов и перестройка деятельности всех систем организма: изменяется характер кровообращения, газообмена, питания и т. д.).

Изучение критических периодов в зародышевом развитии человека показывает необходимость охраны организма беременной женщины от влияния вредных факторов среды, в том числе табакокурения, алкоголя, наркотических и токсических веществ.

Примечательно, что у всех позвоночных животных (у человека в том числе) одни и те же зародышевые листки дают начало одним и тем же органам и тканям, что свидетельствует об их едином эволюционном происхождении.

Общие черты в раннем зародышевом развитии позвоночных, включая и человека, установил русский ученый-естествоиспытатель К. М. Бэр (см. рис. 27). В 1829—1830 гг. он также открыл, что развитие млекопитающих, как и других животных, начинается со стадии яйцеклетки. Открытия Бэра содействовали развитию клеточной теории и проложили дорогу теории эволюции.

Период послезародышевого развития. Этот период у животных может протекать по-разному — по типу прямого или непрямого развития.

Прямое развитие происходит без личиночных стадий, путем постепенного перехода вышедшего из яйцевых оболочек животного во взрослую форму. Прямое развитие наблюдается у некоторых насекомых, большинства рыб, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих (рис. 28).

Непрямое развитие характеризуется одной или несколькими личиночными стадиями. Как вы знаете из раздела «Животные», у насекомых различается развитие с полным и неполным метаморфозом.

Для развития с *полным метаморфозом* в жизненном цикле характерна, помимо стадии личинки, стадия куколки. Куколка — неподвижная стадия, во время которой происходит резкая перестройка тканей и органов. Она связана с разрушением личиночных тканей и органов и использованием их материала для построения тканей и органов взрослого организма. С полным метаморфозом развиваются жуки, бабочки, двукрылые, перепончатокрылые, блохи (рис. 29).

Развитие с *неполным метаморфозом* наблюдается у тараканов, тлей, вшей, клопов, прямокрылых. Стадии куколки у них нет, и личинка превращается во взрослое насекомое через многократные линьки.

Личинки отличаются от взрослых форм наличием специальных личиночных оболочек и личиночных органов, которые на данном этапе онтогенеза имеют большое значение. У взрослых организмов эти органы отсутствуют. Примерами таких органов могут служить жабры личинок стрекоз, жабры и хвост у головастиков и др.

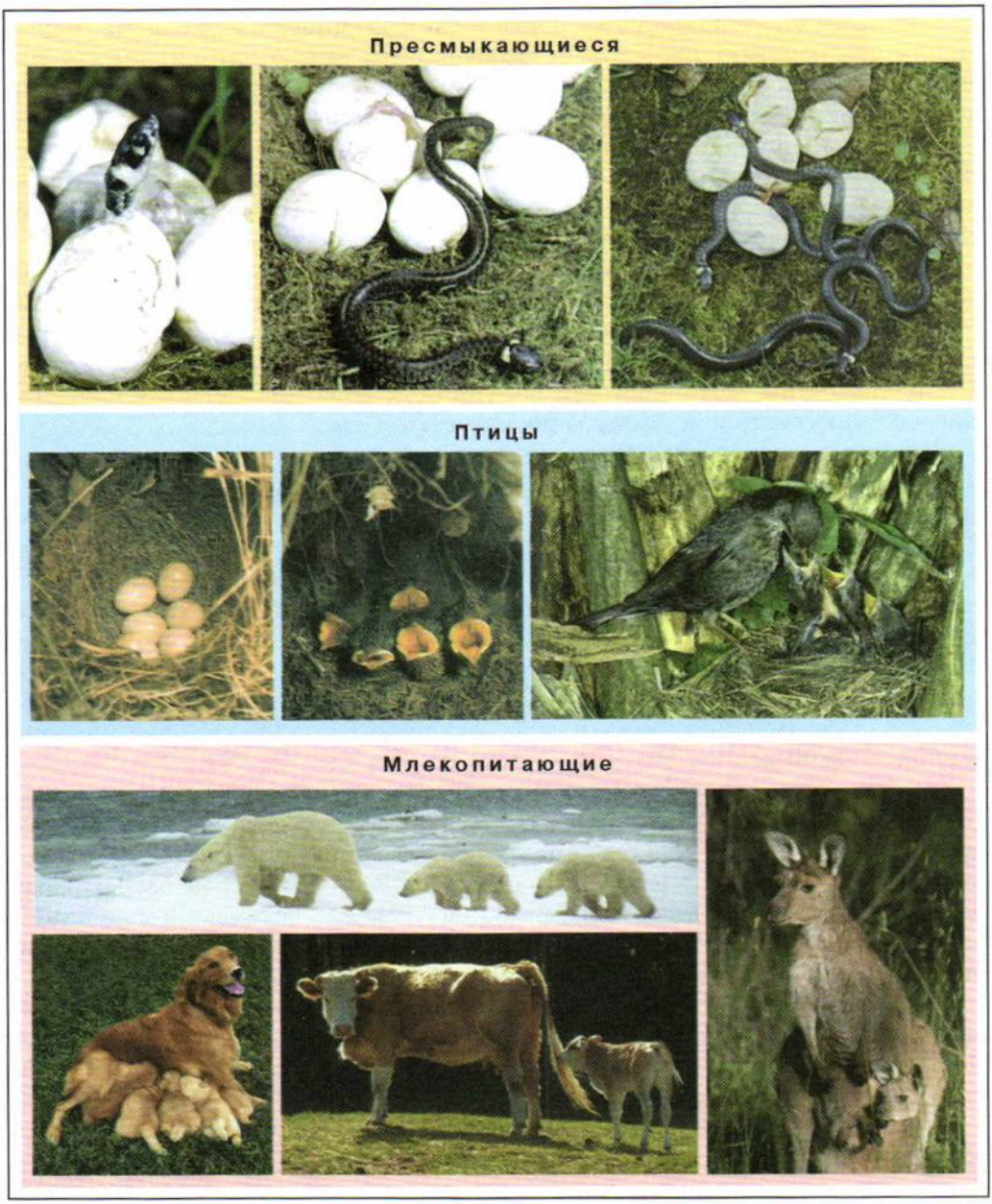


Рис. 28. Прямое развитие животных

Личинки ведут подвижный образ жизни. У многих видов личиночная стадия обеспечивает расселение. Особенно это важно для сидячих и малоподвижных организмов, так как позволяет избежать перенаселения, которое могли бы создать потомки в местообитании родительских особей. Перенаселение повлекло бы за собой усиление конкуренции за пищу и другие ресурсы среды обитания. Поэтому многие морские организмы (мидии, морские желуди и др.) производят огромное количество свободноплавающих личинок, широко распространяющихся в водной среде.

Личинки обычно существенно отличаются от взрослых особей по своему местообитанию (например, взрослые лягушки живут в наземно-воздушной среде, а их личинки (головастики) — в водной). Различаются личинки и взрослые особи также по способам питания, передвижения, поведению. Благодаря таким особенностям в популяциях животных значительно снижается конкуренция за пищу, пространство и др.

Период послезародышевого развития включает также этапы жизни взрослого организма и старения. Продолжительность этапа жизни взрослого организма, как и продолжительность всей жизни, — видовой признак. У многих видов насекомых период жизни взрослого организма самый короткий в онтогенезе. Например, взрослая форма подёнки живет всего несколько часов. У птиц, млекопитающих, некоторых рыб и пресмыкающихся период жизни взрослого организма самый продолжительный в онтогенезе и может длиться несколько десятков лет. Некоторые растения-долгожители во взрослой форме живут сотни и даже тысячи лет. Например, максимальная продолжительность жизни дуба черешчатого 2000 лет, ели обыкновенной — 1200 лет.

К онтогенезу относятся и те изменения, которые ведут к понижению функциональных и адаптивных возможностей взрослого организма, т. е. процессы *старения*. У растений и грибов старение проявляется в прекращении роста, а также в разрушительных процессах, которые затрагивают некоторые органы. У животных старение связано с ослаблением функций нервной, эндокринной, сердечно-сосудистой и других систем органов. Старение характеризуется утратой функции размножения.

Старение свойственно всем организмам и протекает на всех уровнях организации живого — от молекулярно-генетического до организменного. Полагают, что у животных, в частности у человека, ведущими механизмами старения на молекулярно-генетическом уровне являются необратимые нарушения ДНК, изменения в синтезе РНК и белков, нарушения в процессах образования, транспортировки и использовании энергии.

Процессы старения еще недостаточно изучены, но в последние десятилетия они стали объектом интенсивных исследований в биологии и медицине.

Рис. 29. Непрямое развитие животных

Благодаря успехам медицины и здравоохранения средняя продолжительность жизни человека значительно увеличилась, однако максимальная ее продолжительность не изменилась.

Изучением закономерностей старения (начиная от молекулярного и клеточного уровней до целостного организма) занимается наука *геронтология* (от греч. geron — старик). Задача геронтологии заключается не только в том, чтобы продлить жизнь человека, но и дать возможность людям преклонного возраста активно и полноценно жить и трудиться.

В процессе старения в результате длительного постепенного угасания основных жизненных функций наступает естественная (физиологическая) смерть, т. е. прекращение жизнедеятельности организма, гибель его как целостной системы. Причины преждевременной смерти — болезненное состояние организма, поражение его жизненно важных органов.

Вопросы и задания

1. Что такое онтогенез? Какие изменения происходят с организмом в онтогенезе?
2. Сравните типы прямого и непрямого постэмбрионального развития.
3. В чем проявляется приспособительный характер непрямого развития насекомых с полным превращением (метаморфозом)? Ответ обоснуйте на конкретных примерах.
4. Чем заканчивается онтогенез одноклеточного организма при благоприятных условиях среды?

§ 26. Организм и среда

Могут ли все виды обитать в сходных условиях среды?

Факторы среды. Любой организм существует в определенной среде. Среда — это все, что окружает организмы, из среды они получают необходимые для жизни вещества и в нее же выделяют продукты обмена веществ. Испытывая потребность в притоке вещества и энергии, организмы полностью зависят от среды. Элементы среды, так называемые *факторы среды*, или *экологические факторы*, постоянно воздействуют на организмы. Как только обмен со средой прекращается, активная жизнь организмов становится невозможной.

Фактор среды (от греч. factor — делающий, производящий) — это явление или любой природный компонент физико-механического, химического или биологического происхождения, прямо или косвенно влияющий на организм.

В природе на организм одновременно воздействует не один какой-либо фактор, а их совокупность. Условия среды, при которых какой-либо фактор

(или совокупность факторов) оказывает угнетающее действие на жизнедеятельность организмов, называют *ограничивающими*. В процессе эволюции у организмов вырабатываются наследственно закрепленные особенности, обеспечивающие устойчивость к воздействиям факторов среды — *адаптации* (от лат. adaptatio — приспособление), представляющие собой процесс и результат приспособления организмов к определенным условиям внешней среды.

Все экологические факторы подразделяют на факторы неживой природы — *абиотические* (от греч. а — частица отрицания, biote — жизнь), факторы живой природы — *биотические* и деятельность человека — *антропогенные* (рис. 30).

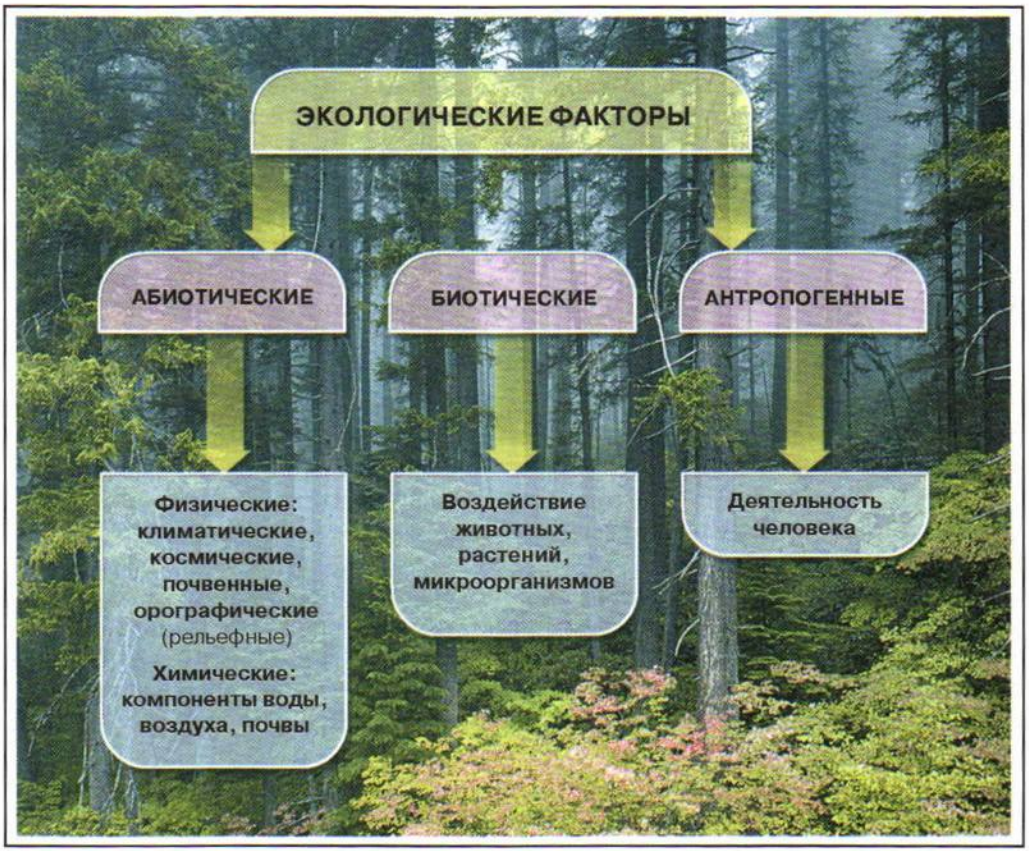


Рис. 30. Классификация экологических факторов

Абиотические факторы. Абиотические факторы среды — температура, влажность, газовый состав воздуха, атмосферное давление, минеральный состав воды и почвы, различные виды излучения (электромагнитное, инфракрасное, видимого диапазона, ультрафиолетовое, проникающее) и др.

Одним из наиболее важных абиотических факторов среды, определяющих существование, развитие и распространение организмов на Земле, является температура. Растения не обладают собственной температурой, но у них есть морфологические и физиологические механизмы терморегуляции, имеющие приспособительное значение, т. е. направленное на защиту организма от действия неблагоприятных температур.

Морфологические адаптации, защищающие растения от перегрева, — это опушение, уменьшение размеров листовой пластинки, восковой налет и др.

Физиологические адаптации — это такие приспособления, как уменьшение интенсивности испарения, накопление в тканях солей, изменяющих температуру свертывания цитоплазмы, накопление биологических антифризов, изменяющих температуру замерзания цитоплазмы, и т. д.

Животных в зависимости от вида теплообмена подразделяют на две группы: пойкилотермных (от греч. poikilos — различный, переменчивый; therme — тепло) и гомойотермных (от греч. homoios — одинаковый).

Пойкилотермные животные имеют непостоянную температуру тела, которая зависит от температуры окружающей среды. К пойкилотермным животным относятся беспозвоночные, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся.

Гомойотермные организмы имеют устойчивый уровень обмена веществ, в процессе которого осуществляется терморегуляция и обеспечивается постоянная и высокая температура тела. К гомойотермным животным относятся птицы и млекопитающие. Высокая насыщенность крови кислородом и быстрая подача его клеткам тела у этих животных позволяют резко ускорить обменные процессы, что и определяет относительно высокую температуру тела.

Механизмы терморегуляции гомойотермных организмов могут быть морфологическими, анатомическими (например, теплоизолирующие покровы, подкожный слой жира) и физиологическими (усиление интенсивности потоотделения и испарения влаги при дыхании, сужение кровеносных сосудов), а также поведенческими (построение нор, гнезд, ночной или дневной образ жизни и т. д.).

Влажность среды часто ограничивает численность и распространение организмов. По отношению к режиму влажности выделяются влаголюбивые, засухоустойчивые и предпочитающие умеренную влажность экологические группы живых организмов.

Все процессы, связанные с проявлением жизни на Земле, обеспечивает свет в форме солнечной радиации. Ультрафиолетовые лучи с длиной волны более 0,3 мкм в небольших дозах необходимы животным и человеку. Под их влиянием в организме человека синтезируется витамин D. Ультрафиолетовые лучи зрительно различают насекомые, что позволяет им хорошо ориентироваться в облачную погоду. Важнейшее значение для жизни на планете имеет видимый свет (длина волны 0,4—0,75 мкм). Энергия видимого света обеспечивает процессы фотосинтеза. В зависимости от адаптации к условиям освещения места своего обитания растения подразделяют на теневыносливые и светолюбивые. Особую роль в регуляции жизненной активности организмов играет продолжительность светового воздействия — фотопериод. Продолжительность светового дня в зонах, находящихся южнее и севернее экватора, определяет циклы развития организмов: периоды покоя и роста, цветение и плодоношение, сбрасывание листьев у растений; линьку, накопление жира, размножение, миграции и периоды покоя у животных.

Биотические факторы. Биотические факторы представляют собой совокупность взаимного влияния живых организмов друг на друга. Одни из них могут служить пищей для других (например, жертва для хищника, травянистые растения для копытных); быть средой обитания (например, хозяин для паразита); способствовать размножению (например, насекомые-опылители для цветковых растений) и т. д.

Один из распространенных типов взаимодействий — *конкуренция*. Конкуренция возникает как между особями одного вида, так и между особями, принадлежащими к разным видам. Она может происходить за пищу, местообитание и другие условия, необходимые для жизни. Наиболее остро конкуренция протекает между видами, нуждающимися в сходных условиях среды.

Между особями разных видов возможны такие типы взаимодействий, как хищничество, паразитизм, симбиоз и др.

Хищничество — форма взаимоотношений между организмами разных видов, из которых один (хищник) поедает другого (жертву, добычу), обычно предварительно убив его. Например, насекомых поедают многие виды птиц, травоядных животных съедают хищники.

При *паразитизме* представитель одного вида живет за счет клеток, тканей живого организма, относящегося к другому виду. Все вирусы, многие болезнетворные бактерии, некоторые простейшие, плоские и круглые черви, а также вши, клещи, некоторые грибы, растения — повилика, петров крест, раффлезия — все это примеры организмов-паразитов.

Антропогенные факторы. Человек своей деятельностью не только изменяет условия обитания живых организмов, параметры природных экологических факторов, но и создает новые, например химические соединения: удобрения, ядохимикаты, лекарства, синтетические строительные материалы, моющие средства и др. Человек может существенно менять световой, температурный и другие режимы, смещая тем самым жизненные циклы живых организмов.

Среды жизни. Окружающая организмы среда очень разнообразна. По комплексам сходных условий выделяют четыре основных среды жизни: водную, наземно-воздушную, почвенную и организменную.

Водная среда характеризуется физико-химическими свойствами воды. Например, плотность воды определяет «опорность» среды. В воде организмы могут опираться на воду и даже как бы «парить» в ней.

Кроме плотности воды, факторами водной среды являются температура, прозрачность, соленость, кислотность, ее газовый состав, давление, световой режим.

Организмы, обитающие в водной среде, получили название *гидробионтов* (рис. 31).

Наземно-воздушная среда характеризуется такими ограничивающими факторами, как резкие колебания температуры и давления, недостаток влаги, колебания газового состава воздуха, высокая интенсивность освещения, движение воздушных масс. Можно выделить адаптации организмов к низким значениям плотности, давления и влажности в условиях наземно-воздушной среды: возникновение устьиц у растений, развитие наружного или внутреннего твердого скелета и покровных тканей у животных и др.

Почвенная среда. Ограничивающие факторы почвенной среды жизни — высокая или низкая влажность, высокая плотность среды, отсутствие света, механический и химический составы, недостаток кислорода. Адаптации почвенных организмов проявляются у некоторых из них в уменьшении размеров, развитии «роющих» конечностей, утрате функции органа зрения (у крота, слепыша) и др. (рис. 32).

Организм как среда обитания выступает прежде всего при явлениях паразитизма. У организмов, ведущих паразитический образ жизни, в процессе эволюции выработались такие адаптации, как утрата крыльев у насекомых (вши, блохи), упрощение строения (исчезновение многих систем органов у паразитических червей), появление специфических органов прикрепления (у паразитических червей, блох, вшей), высокая плодовитость (рис. 33).

Влияние живых организмов на среду. Организмы не только зависят от среды и испытывают влияние множества экологических факторов, но

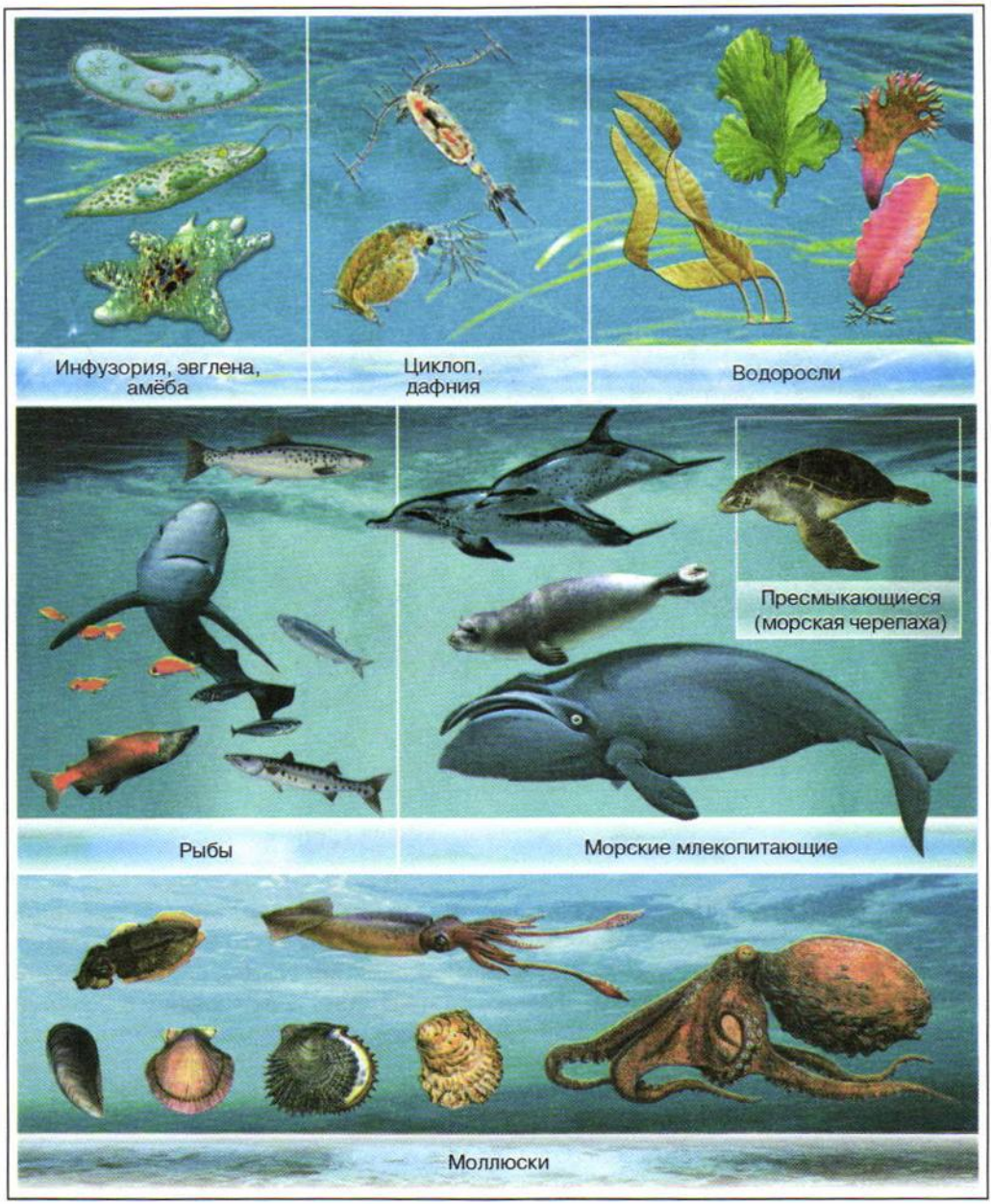


Рис. 31. Обитатели водной среды

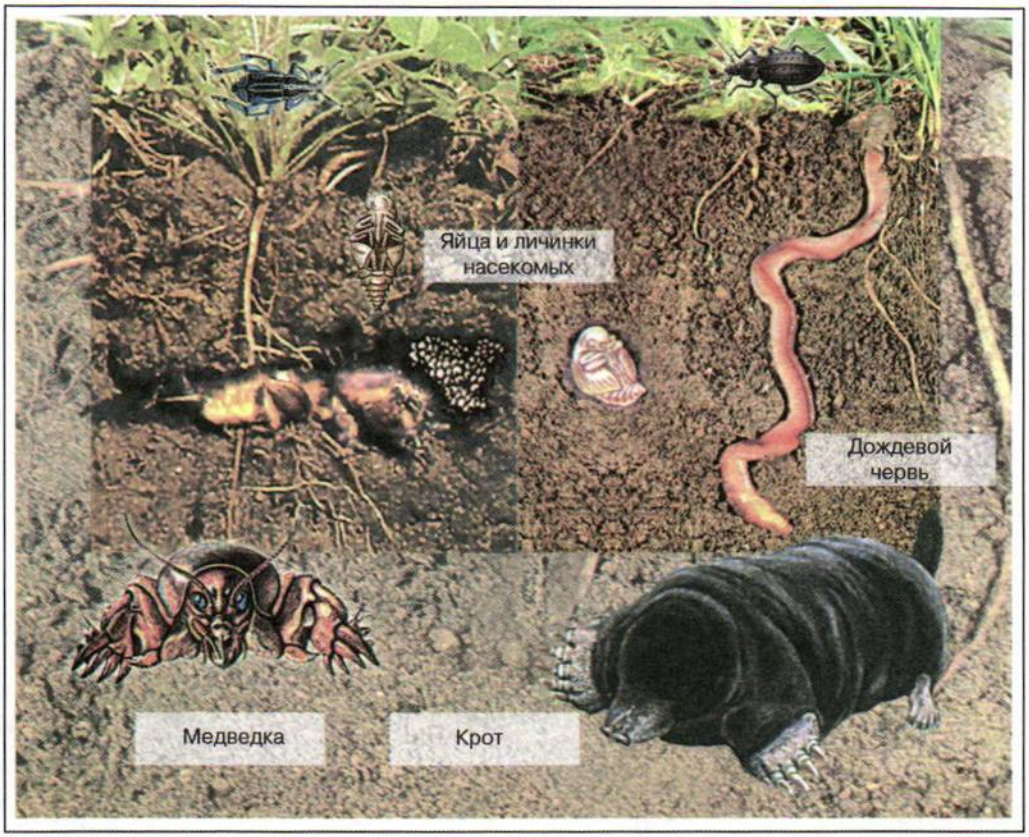


Рис. 32. Обитатели почвенной среды

и сами влияют на среду. Например, ель вызывает сильное затемнение среды, а мох-сфагнум — ее значительное увлажнение. Но что еще намного важнее, от жизнедеятельности организмов зависит газовый состав водной среды и атмосферного воздуха. Кислород поступает в атмосферу благодаря фотосинтезу зеленых растений и потребляется во время дыхания всеми организмами-аэробами. Углекислый газ из воздуха поглощается зелеными растениями при фотосинтезе и вновь возвращается в воздушную среду в результате дыхания организмов и разложения останков погибших особей при участии микроорганизмов. От деятельности живых организмов зависит содержание растворенных органических веществ и минеральных солей в почве и природных водах.

Таким образом, организмы испытывают постоянное и множественное влияние факторов среды и сами влияют на среду.

Взаимодействие организмов и среды обитания изучает наука *экология*. Термин «экология» (от греч. oikos — дом, жилище; logos — учение) предложил в 1866 г. немецкий ученый Э. Геккель. Он рассматривал экологию как науку о взаимоотношениях живых организмов или групп организмов со средой их обитания. В настоящее время экология изучает законы существования, функционирования живых систем разного уровня в их взаимодействии с окружающей средой. Главная задача экологии — найти способы

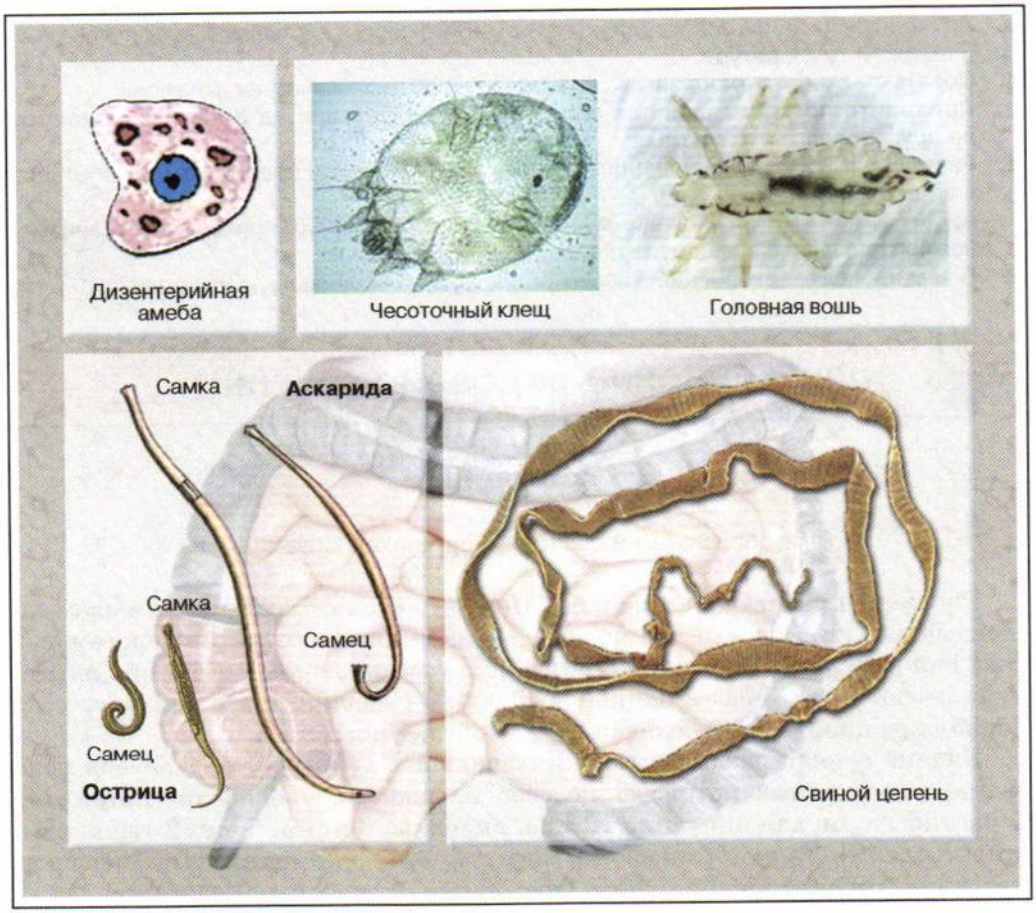


Рис. 33. Паразиты — обитатели организменной среды

управления природными и антропогенными (созданными деятельностью человека) системами в соответствии с законами природы, определить пути гармонизации экономических потребностей человека с возможностями природы.

Вопросы и задания

1. Дайте определение понятия «экологический фактор».
2. Какие факторы относят к абиотическим? Приведите примеры абиотических факторов, влияющих на организм человека. Может ли человек стать причиной изменения абиотических факторов среды? Ответ обоснуйте.
3. Приведите примеры адаптаций растений, обитающих в пустынях, к недостатку воды и высокой температуре.
4. Составьте схему, отражающую связь понятий об экологических факторах.
5. Приведите примеры влияния антропогенного фактора на организм человека; на другие живые организмы.
6. Рассмотрите рис. 31 и определите черты приспособленности организмов к обитанию в водной среде.
7. Как вы думаете, почему на единицу объема почвенной среды приходится организмов намного больше, чем в других средах жизни?
8. В чем проявляется влияние живых организмов на окружающую их среду?

ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ

§ 27. Вид и его критерии

По каким признакам и свойствам организмы объединяют в виды?

Развитие представлений о виде. Понятие «вид» — одно из самых сложных в биологии. Впервые термин «вид» использовал английский систематик Дж. Рей в 1693 г. Он различал виды по двум признакам: все особи одного вида имеют практически одинаковые черты строения и все они могут свободно скрещиваться, передавая свои свойства потомкам.

Учение о виде развил шведский ученый К. Линней, назвав вид совокупностью сходных по строению особей, дающих плодовитое потомство. В частности, он дал описание 10 тыс. видов растений и более 2 тыс. видов животных. К. Линней разработал биологическую номенклатуру (перечень названий), предложив бинарные (состоящие из двух слов) названия видам растений и животных на латинском языке, первым словом обозначая род, а вторым — видовую принадлежность. К. Линней выдвинул принцип

иерархичности систематических категорий (таксонов): виды объединяются в роды, роды — в отряды, отряды — в классы и т. д.

К. Линней считал, что виды (группы родственных организмов) реально существуют в природе, они неизменны и их число постоянно. Хотя в последних своих трудах он уже допускал возникновение новых видов, которое стало возможным в результате гибридизации ранее существовавших видов.

Главным критерием вида К. Линней выдвигал морфологический — особенности внешнего и внутреннего строения организмов.

Современник К. Линнея французский естествоиспытатель Ж. Бюффон считал, что к одному виду относятся только те особи, которые при скрещивании дают плодовитое потомство. Межвидовые гибриды бесплодны. Этот критерий нескрещиваемости особей разных видов упоминается и сейчас во многих определениях вида. Так была заложена научная основа для дальнейшего изучения природы, способствующая формированию подлинно исторического взгляда на природу.

В первой четверти XIX в. французский ученый Ж. Б. Ламарк разработал систему классификации растений и животных. Он пришел к выводу, что виды постоянно изменяются и поэтому реально не существуют. Иначе говоря, он признавал реальным существование только особей, а виды считал созданием человеческого разума.

Учение о виде было обогащено и развито взглядами Ч. Дарвина. Ученый считал, что вид реально существует, обладает совокупностью признаков и в то же время изменяется под действием естественного отбора. Вместе с тем в трудах Ч. Дарвина иногда встречаются противоречивые высказывания. Например: «Термин “вид” я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собой схожих».

Современное определение понятия «вид». Оно сложилось благодаря трудам многих ученых только к середине XX в.

Современное представление о виде заключается в том, что виды реальны, хотя различия между ними не всегда заметны. Все особи одного вида имеют общую генетическую программу, которая возникла в ходе предшествующей биологической эволюции.

В обобщенной форме можно дать следующее определение: *вид* — это исторически сложившаяся совокупность особей, сходных по морфологическим, физиологическим и биохимическим свойствам; свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область — ареал.

Критерии вида. Каждый вид живых организмов обладает совокупностью черт, особенностей, свойств, т. е. признаками. Признаки, которыми виды

отличаются друг от друга, называются *критериями вида*. Критерии отражают наиболее характерные для вида признаки. Назовем основные из них.

Морфологический критерий характеризует сходные особенности внешнего и внутреннего строения особей одного вида. Морфологические признаки очень изменчивы. Например, сосны, растущие в лесу и на открытых пространствах, выглядят по-разному.

Физиологический критерий определяет сходство процессов жизнедеятельности у особей одного вида (питание, обмен веществ, размножение, биологические ритмы и др.).

Биохимический критерий отражает сходство биохимических признаков особей одного вида, их способность синтезировать, накапливать, использовать определенные химические соединения.

Экологический критерий характеризует совокупность условий окружающей среды, в которой существует вид (место и роль в цепях питания, особенности температурного режима, влажность, освещение, кислотность и газовый состав среды и т. д.).

Этологический критерий отражает особенности поведения особей, выявляемые при определении видовой принадлежности животного организма.

Географический критерий определяет ареал обитания, т. е. область распространения вида в природе.

Генетический критерий основан на том, что каждый вид имеет свойственный ему набор хромосом, их определенное число и структуру. Иначе говоря, особи одного вида обладают одинаковым кариотипом. Например, у человека диплоидный набор хромосом ($2n$) составляет 46 хромосом.

Генетический критерий характеризует вид как целостную генетическую систему, составляющую *генофонд вида*, т. е. совокупность генотипов всех относящихся к данному виду особей.

Нельзя определить видовую принадлежность особи по одному критерию. Нередко для определения вида используют внешние признаки, т. е. морфологический критерий. Однако существуют виды-двойники, которые внешне почти не отличаются друг от друга, хотя в природе изолированы и не скрещиваются между собой. Например, восточноевропейская полевка имеет 54 хромосомы, а обыкновенная полевка — 46, хотя по внешнему виду они не отличаются друг от друга.

Естественно, что разное количество хромосом у видов-двойников служит непреодолимым препятствием для их скрещивания. В Европе встречается 15 видов-двойников комаров, ранее объединяемых под названием «малярийный комар». Доля видов-двойников среди млекопитающих достигает 10 %.

Генетический критерий достаточно надежен. Но иногда встречаются виды, имеющие сходные наборы хромосом. Кроме того, в пределах вида

могут быть широко распространены наследственные изменения (мутации), приводящие к изменению числа хромосом, что затрудняет точное определение принадлежности особи к тому или иному виду.

Итак, каждый критерий в отдельности не может быть основанием для определения вида; только в совокупности они позволяют точно выявить видовую принадлежность особи.

Американский биолог Э. Майр считал, что «вид — это группа скрещивающихся или обладающих такой возможностью популяций, которая репродуктивно изолирована от других подобных групп».

Современные представления о виде сталкиваются с некоторыми трудностями. В частности, осложняется применение понятия «вид» для организмов, имеющих бесполое или партеногенетическое размножение и для самооплодотворяющихся гермафродитов.

Из предыдущих разделов школьной биологии вам известно, что вид — основная структурная и классификационная единица в системе живых организмов. В настоящее время насчитывают более 500 тыс. видов растений и свыше 1 млн 600 тыс. видов животных, обитающих на Земле. Биологи-систематики объединяют виды в более крупные систематические группы — роды, семейства, отряды, классы и т. д.

Вопросы и задания

1. Как складывались научные представления о виде?
2. Сравните представления о виде К. Линнея, Ж. Б. Ламарка, Ч. Дарвина.
3. Что означает понятие «критерий вида»?
4. Дайте характеристику критериям вида.
5. Какой критерий является основным при определении вида растений с помощью словаря-определителя?
6. Почему использование только одного из критериев вида не позволяет определить видовую принадлежность особей?
7. Какие изолирующие механизмы отделяют один вид от другого?
8. Какие трудности имеются при определении вида? Ответ обоснуйте.

§ 28. Популяция — элементарная единица вида

Почему особи одного вида распределяются в природе неравномерно?

Популяционная структура вида. Особи одного вида расселяются группами в соответствии с подходящими условиями климата, с наличием питательных веществ, источника энергии и др. Совокупность особей одного вида, которые длительное время населяют общую территорию, изолированную от других групп этого же вида, называют *популяцией* (от лат. populus —

население, народ). Особи одной популяции скрещиваются друг с другом чаще, чем с особями других популяций того же вида. Вот почему можно говорить о частичной генетической обособленности популяций.

Исследования внутренней структуры видов живых организмов в конкретных природных условиях привело к пониманию популяции как естественной группы особей одного вида, реагирующей как целое на различные воздействия окружающей среды.

Популяционная структура разных видов различна. Некоторые виды имеют ограниченный ареал и могут состоять из нескольких и даже из одной популяции. Например, вид журавль-стерх представлен в природе всего двумя популяциями: особи одной популяции гнездятся в низовьях Оби, особи другой — на севере Якутии. Такой подвид, как амурский тигр, состоит всего из одной популяции. В то же время существует множество видов с большим количеством популяций и огромным ареалом.

Группа особей одного вида может считаться популяцией только в том случае, если она многочисленна и на протяжении смены большого числа поколений занимает одно и то же пространство. Если взять для примера 2—3 поколения лягушек, живущих в глубокой луже до ее полного пересыхания, то их нельзя считать популяцией. Сотни и тысячи поколений — обычная продолжительность существования отдельных популяций.

Характеристика популяции. Популяция — сложная генетическая система, которой присущи групповые характеристики, т. е. свойственные группе особей, а не отдельной особи. В чем заключаются особенности таких характеристик?

Количество особей в популяции отражает ее *численность*.

Плотность популяции определяется числом особей, приходящихся на единицу площади или объема, занимаемых популяцией. Нередко ученые не могут подсчитать общую численность популяции, а вынуждены ограничиваться отбором отдельных проб и подсчетом числа особей в пробах. Плотностью популяции определяется частота контактов составляющих ее особей, что, в свою очередь, является важным механизмом саморегуляции численности популяции.

Саморегуляция численности — это способность популяции поддерживать свою численность в определенных пределах. Численность регулируется множеством факторов. Например, при нормальной численности популяции жертвы контролируются хищниками. При достижении популяцией высокой численности создаются условия для распространения болезней. Другими словами, возбудители инфекционных заболеваний, хищники и паразиты выступают в качестве регуляторов численности популяции.

Возрастная структура популяции отражает соотношение различных

возрастных групп в популяции. Изменение этого показателя влияет на изменение численности популяции. В зависимости от возраста у особей могут меняться морфологические признаки и в соответствии с этим требования к условиям среды. Например, личинки бабочек (гусеницы) имеют грызущий ротовой аппарат и питаются листьями растений. У взрослых бабочек ротовой аппарат сосущего типа и представлен хоботком, с помощью которого они поглощают нектар из цветков. В зависимости от возраста особи одной популяции могут заселять разные среды жизни. Так, личинки травяной лягушки (головастики) живут в водной среде, а взрослые особи — в наземно-воздушной. Следовательно, возрастная структура носит приспособительный характер, в результате чего уменьшается конкуренция между особями внутри популяции.

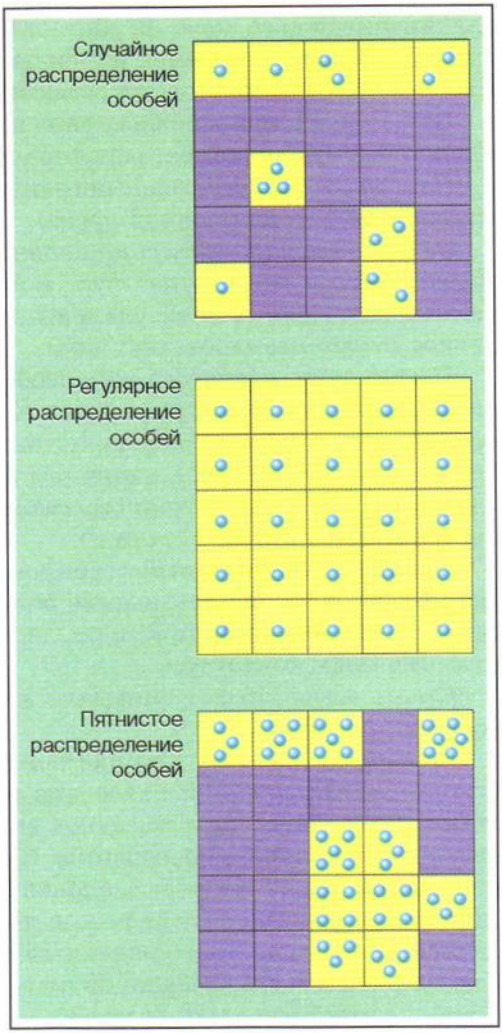


Рис. 34. Схема, отражающая типы пространственной структуры популяций

Половая структура популяции отражает соотношение в популяции самцов и самок. Для роста численности популяции большое значение имеет доля половозрелых самок. Например, в популяциях утки-кряквы, в популяциях крыс, мышей и других грызунов самок примерно в 1,5 раза больше, чем самцов, а для популяции белых медведей характерно равное соотношение по признаку пола (1 : 1), что связано с низкой плодовитостью этого вида.

Пространственная структура популяции отражает характер размещения особей в местообитании. В природе нет ни одного вида, особи которого распределялись бы в пространстве равномерно. В местах, особенно благоприятных

для жизни данного вида, их обитает больше, чем на других территориях. Так, лягушки живут у водоемов и в сильно увлажненных местах, кроты — по луговинам, заросли малины встречаются в лесу отдельными «пятнами».

Существуют три основных типа пространственного распределения особей в популяции: случайное, регулярное, пятнистое (рис. 34).

Случайное распределение организмов в наземной среде встречается редко, оно характерно для водной среды.

Регулярное распределение проявляется обычно в случаях, когда между особями популяции существует конкуренция. Например, в густом ельнике стволы соседних елей удалены друг от друга на расстояние, примерно равное сумме размеров двух крон.

Пятнистое распределение особей встречается чаще всего. При таком распределении между группировками особей имеются значительные незаселенные пространства. Это может быть связано либо с резкой неоднородностью среды (например, с наличием пищи в одном участке и ее отсутствием в другом), либо с выраженной склонностью организмов образовывать группы (рои, стаи, стада, колонии).

Пространственная структурированность популяции определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды, снижение конкуренции и служит основой устойчивого поддержания необходимого уровня внутрипопуляционных контактов.

Кроме названных групповых характеристик популяций, можно привести и другие.

Рождаемость, т. е. количество новых особей, появившихся в популяции в единицу времени благодаря размножению. Высокой рождаемостью отличаются популяции грызунов вследствие большой плодовитости и ранних сроков полового созревания. Низкой рождаемостью характеризуются популяции белых медведей, слонов. Так, например, у африканского слона один раз в три-четыре года рождается только один детеныш. Беременность длится 22 месяца. Новорожденный слоненок имеет массу 100 кг при росте 1 м. До пятилетнего возраста он нуждается в постоянном присмотре слонихи и жить самостоятельно не может.

Смертность — число особей, погибших в популяции за определенный отрезок времени.

Прирост популяции показывает на разность между рождаемостью и смертностью. Прирост популяции может быть как положительным в случае преобладания рождаемости над смертностью, так и отрицательным, когда в единицу времени особей погибает больше, чем рождается.

Все, что было сказано о популяции выше, относится лишь к организмам, способным к половому размножению. У микроорганизмов, которые

размножаются бесполым путем, например делением клетки, популяцией можно считать группу прямых потомков одной особи.

Помимо того что популяция представляет собой структурную единицу вида, она рассматривается в современной эволюционной теории как элементарная единица эволюции (об этом подробно будет рассказано в § 57).

Воздействие человека на природные популяции. Такое действие может проявляться двояким образом. Человек удаляет большую часть популяции вида — вредителя сельского или лесного хозяйства либо популяцию вида — переносчика болезней. Человек «собирает урожай» с популяции, оставляя некоторую ее часть для последующего восстановления. К таким популяциям относятся, например, древесные растения, популяции китов, промысловых видов рыб, пушных зверей и др.

Чрезмерная эксплуатация человеком природных популяций может привести к вымиранию вида. Примеров истребления видов животных человеком существует множество: стеллерова корова, тур, тарпан, странствующий голубь и др.

Популяцию в современной биологии изучают с разных точек зрения: генетической, экологической, физиологической и др. В последние годы все чаще говорят о популяционной биологии как комплексной науке.

Вопросы и задания

1. Дайте определение понятия «популяция».
2. Какие характеристики присущи популяции?
3. Приведите примеры, когда практически невозможно подсчитать общую численность популяции.
4. Докажите, что возрастная и половая структуры популяции оказывают непосредственное влияние на изменение ее численности.
5. Какое значение для популяции имеет ее пространственная структурированность?
6. Как вы думаете, почему популяции одного вида обособлены друг от друга относительно, а не абсолютно?

§ 29. Разнообразие биологических видов

Какое значение имеет разнообразие биологических видов?

Что такое биоразнообразие? Когда речь идет о биоразнообразии (биологическом разнообразии), то прежде всего имеется в виду многообразие видов растений, животных, грибов и микроорганизмов. Многообразие видов живых организмов — результат биологической эволюции, оно является условием устойчивости биогеоценозов и биосферы в целом.

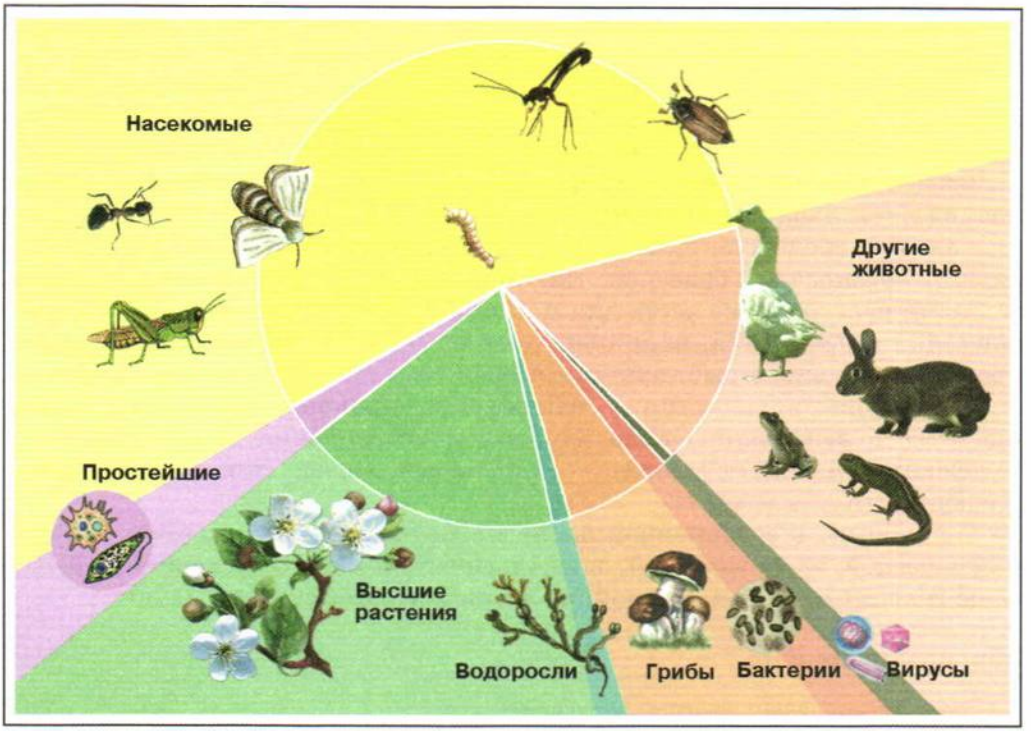


Рис. 35. Схема, отражающая соотношение численности разных групп организмов

Известный биолог Е. Уилсон определил понятие «биоразнообразие» как саму суть жизни. И он прав, так как без разнообразия видов нет жизни. Понятие «биоразнообразие» включает в себя разнообразие генов, популяций, видов, биогеоценозов.

Биоразнообразие есть везде, где присутствует жизнь: в тундре, жаркой и безводной пустыне, морских глубинах, но наиболее разнообразна жизнь в тропических лесах.

Среди живых организмов численно преобладают не крупные и яркие формы, а, наоборот, мелкие и малозаметные. В разных систематических группах число видов сильно различается. Некоторые таксономические группы изучены недостаточно, а многие виды организмов еще не известны науке. Трудности, связанные с описанием новых видов, заставляют с осторожностью подходить к оценке их общего числа.

Число видов животных и растений, известных науке, возросло с 11 тыс. во времена К. Линнея до 2 млн и более в наши дни и продолжает

расти. Ученые постоянно описывают новые виды. Известно, что число видов животных значительно превосходит число видов растений, грибов, бактерий и вирусов (рис. 35).

Из раздела «Животные» вам известно, что по числу зарегистрированных видов лидируют насекомые (рис. 36). Они превосходят не только всех остальных животных (рис. 35), но также растения и микроорганизмы вместе взятые. На конец 1996 г. их было известно более 1 167 000 видов.

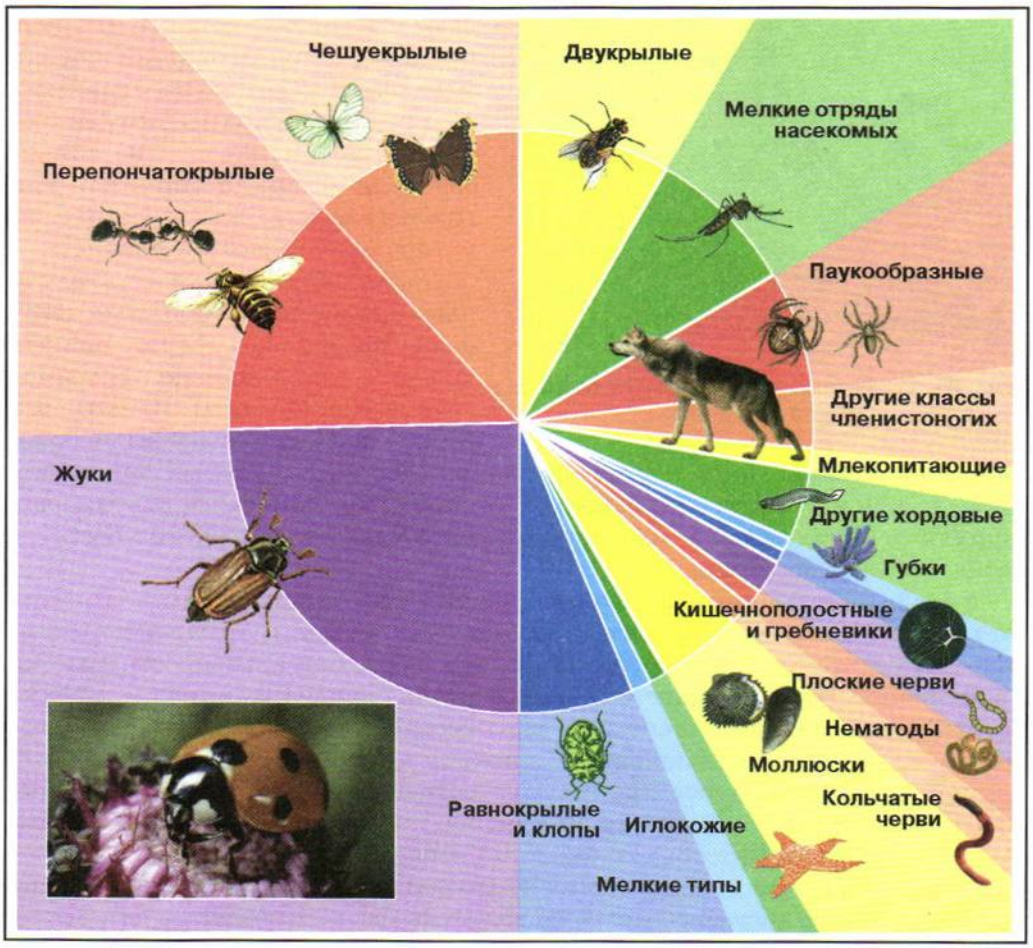


Рис. 36. Соотношение численности разных групп животных

Рис. 37. Соотношение численности разных групп растений

Изучая биологию растений, вы узнали, что наиболее богаты по числу видов покрытосеменные, или цветковые, растения (рис. 37).

Колоссальное видовое разнообразие наземных организмов определяется, по сути, двумя группами — насекомыми и покрытосеменными растениями. Как утверждают ученые, эволюция этих групп проходила согласованно: насекомые были и остаются главными опылителями покрытосеменных, а покрытосеменные — не только основной источник пищи для многих насекомых, но и субстрат, на котором протекает их жизнь.

Самое удивительное, что ученые продолжают обнаруживать новые виды даже среди млекопитающих, в такой хорошо изученной группе, как приматы. Например, в 1988 г. на Мадагаскаре был открыт новый вид лемуров, а в лесах Центральной Африки — новый вид мартышек. В 1990 г. обнаружен новый вид тамаринов из семейства игрунковых. Популяция этих обезьян насчитывает всего несколько десятков особей и нуждается в особой охране.

Угроза сокращения биоразнообразия. Ни одному виду в природе не гарантирована вечная жизнь. Ископаемые останки организмов свидетельствуют о том, что в ходе эволюции виды образуются, распространяются, дают начало другим видам и в большинстве случаев вымирают. Ученые зарегистрировали несколько случаев массового вымирания видов с того момента, как на Земле появилась сложная органическая жизнь. Все эти случаи были следствием крупных естественных катастроф. Например, предполагают, что вымирание динозавров последовало за столкновением Земли с крупным метеоритом около 65 млн лет назад.

Сегодня быстрый рост населения Земли сопровождается исчерпанием природных ресурсов, загрязнением почв, вод, атмосферного воздуха и разрушением естественных мест обитания живых организмов. Заметнее всего сказывается влияние человека на скорость вымирания видов растений и животных.

Многие виды представлены в природе столь небольшими по численности популяциями, что их будущее существование вызывает тревогу.

В зависимости от степени угрозы существованию видов их подразделяют на три категории: *исчезающие виды*, т. е. виды, находящиеся под серьезной угрозой вымирания, спасение которых уже невозможно без специальных охранных мер; *сокращающиеся виды*, численность которых продолжает быстро и неуклонно снижаться; *редкие виды*, которые еще не находятся под угрозой вымирания, но встречаются в таком небольшом количестве или на таких ограниченных территориях, что риск их исчезновения велик (рис. 38).

В настоящее время с катастрофической скоростью исчезают влажные тропические леса, в которых обитает практически половина ныне существующих видов живых организмов. Некоторые ученые считают, что мы сейчас переживаем очередной этап массового вымирания видов, обусловленного воздействием человека на природу. Использование земель и водных ресурсов, добыча и переработка полезных ископаемых отражаются на состоянии почв, атмосферы и свойствах климата, что в конечном итоге становится причиной сокращения биоразнообразия.

Деятельность человека приводит к упрощению биогеоценозов. Свыше 80 % всех производимых человеком продуктов питания основано на использовании всего пяти видов растений: пшеницы, риса, кукурузы, сои и сахарного тростника. Эти и многие другие культурные растения возделываются как монокультуры, т. е. один вид растения без севооборота выращивается на обширной территории. Это выгодно экономически, но отрицательно сказывается на биологическом разнообразии.

Факторы, вызывающие неблагоприятные изменения биоразнообразия, различны: интенсивное ведение лесного и сельского хозяйств, рост городов, строительство дорог, химическое загрязнение окружающей среды, развитие туризма и многое другое, что приводит в итоге к разрушению местообитаний живых организмов.

Природные ресурсы часто используются до их полного истощения. Например, к концу 1960-х годов вследствие избыточного лова резко снизилась численность многих видов морских животных. Несмотря на усилия Международной китобойной комиссии по установлению квот и временных запретов на промысел тех или иных видов китов, их численность настолько снизилась, что многие ученые считают их вымирание неминуемым. С начала XIX в. численность раннецветущих видов растений широколиственных лесов резко сократилась из-за их массового сбора для продажи. Весной букетики этих растений наводняют рынки и вокзалы крупных городов. Для спасения исчезающих первоцветов необходимы решительные действия.

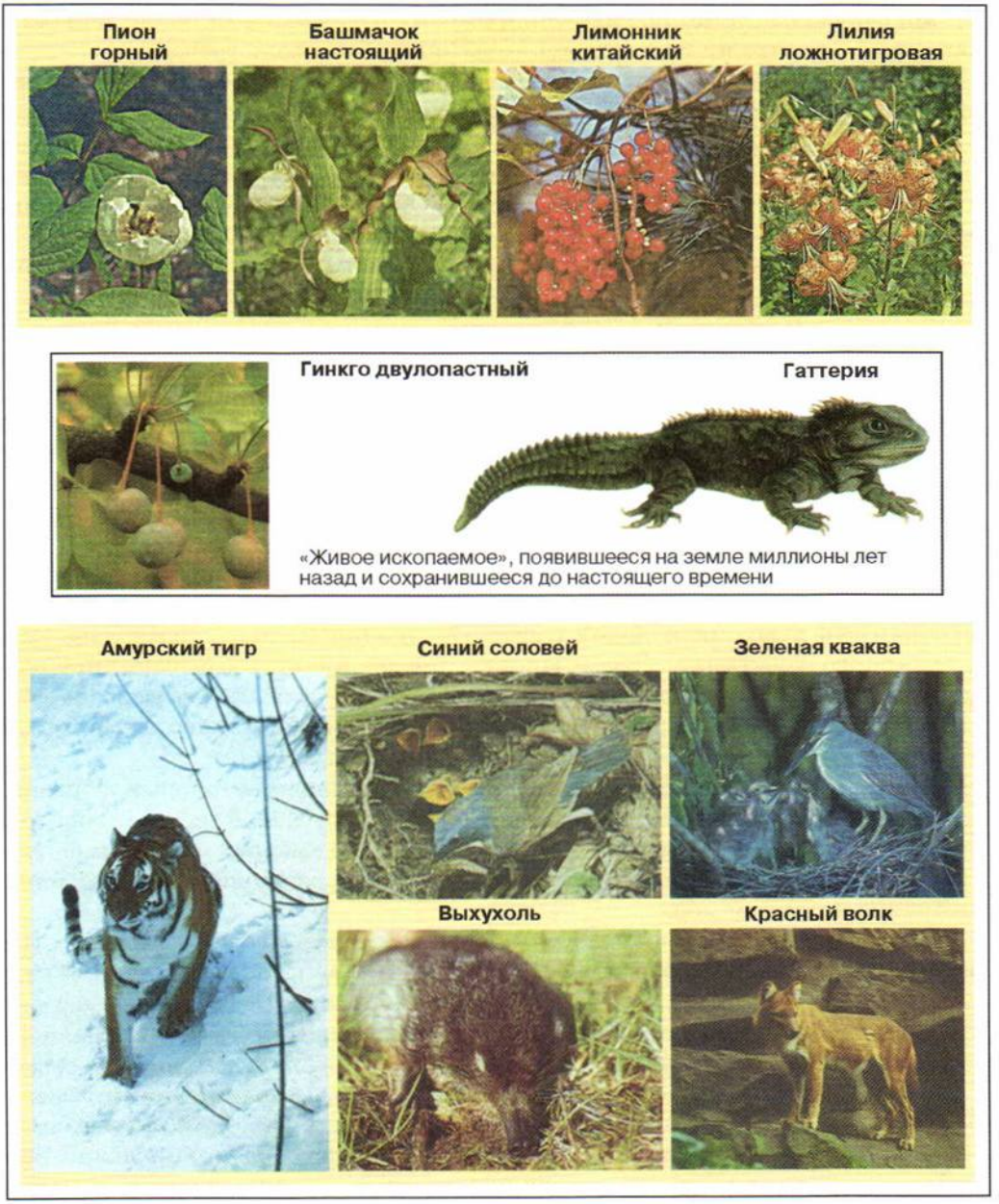


Рис. 38. Виды растений и животных, подлежащих охране

Правовые меры по охране биоразнообразия. Высокий уровень видового разнообразия живых организмов — залог устойчивости любой экосистемы и биосферы в целом. Миллионы видов животных, растений, грибов, бактерий создают условия, необходимые для поддержания друг друга и жизни в целом на Земле.

Биологическое разнообразие живых организмов имеет большую практическую ценность для человека. Биологические ресурсы дают нам все виды продуктов питания, волокна для изготовления одежды, строительные материалы, лекарства, красители и др.

Биоразнообразие видов представляет еще и эстетическую ценность. Красота, присущая растениям и животным, служит источником вдохновения для художников, поэтов, композиторов. Эстетическое восприятие — это не просто наслаждение красотой растений и животных, это скорее духовная потребность каждого человека, средство развития его творческих способностей.

Охрана отдельных видов растений и животных обеспечивается принятием специальных юридических мер, например закона о сохранении исчезающих видов. Множество организаций в разных странах проводят огромную работу по охране видов и среды их обитания в различных участках суши и Мирового океана (рис. 39).

Соглашение об охране белых медведей подписано Канадой, Данией, Норвегией, США и СССР в 1973 г. Оно направлено на запрещение отлова белых медведей для любых (за исключением научных исследований) целей.

Конвенция об охране перелетных птиц подписана между Канадой и США в 1916 г. и между СССР и США в 1976 г. с целью предотвращения сокращения численности мигрирующих видов птиц в результате интенсивной охоты.

Директивы Европейского союза об охране птиц и мест их гнездования (1979, 1992) явились частью принятого Европейским союзом свода законодательных актов об охране птиц и мест их гнездования.

Бернская конвенция об охране диких животных и среды их обитания в Европе (1979) стала основополагающим документом сохранения биоразнообразия в Европе.

Соглашение о рыболовстве в Северо-Восточной Атлантике, подписанное в 1980 г. Данией, Финляндией, Исландией, Норвегией, Швецией и СССР, способствует охране промысловых видов рыб.

Соглашение «Гуманные стандарты промысла», подписанное Канадой, Европейским союзом, Россией и США в 1997 г., декларирует необходимость соблюдения гуманных способов добычи пушных зверей.

Рис. 39. Всемирные природоохранные организации

Вопросы и задания

1. Что понимают под биологическим разнообразием?
2. Какие факторы влияют на сокращение видового разнообразия?
3. Приведите примеры деятельности человека, разрушающей местообитания животных и растений.
4. Каковы возможные меры сохранения биоразнообразия?
5. Какие исчезающие или редкие виды растений и животных вы знаете?

БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ

§ 30. Биогеоценоз, его состав и структура

Какие свойства живого характерны для биогеоценотического уровня?

Понятия «биоценоз», «экосистема» и «биогеоценоз». Жизнь на Земле всегда существовала в форме сложноорганизованных комплексов. Совокупность растений, животных, грибов и микроорганизмов, населяющих данный участок суши или водоема и характеризующихся определенными отношениями между собой и приспособленностью к условиям окружающей среды, образует *биоценоз* (от греч. bios — жизнь, koinos — общий).

Понятие «биоценоз» впервые ввел в науку К. Мебиус в 1877 г. Изучая устричные банки (морские отмели, населенные устрицами), он пришел к выводу о том, что каждая из них представляет собой сообщество живых существ, все члены которого находятся в тесной взаимосвязи.

В 1935 г. английский геоботаник А. Тенсли впервые предложил термин «экосистема». Он считал, что *экосистема* — это любая природная система, состоящая из живых организмов (биоценоза) и среды их обитания (биотопа).

Совокупность условий неживой природы образует *абиотическую среду* обитания живых организмов. Биотическая и абиотическая составляющие каждой экосистемы влияют друг на друга и необходимы для поддержания жизни. Гниющий пень с населяющими его микроорганизмами может быть рассмотрен как экосистема небольшого масштаба. Озеро с водными и околоводными организмами (в том числе птицами, питающимися гидробионтами и прибрежной растительностью) также представляет собой экосистему, но уже большего масштаба. Самой большой, глобальной экосистемой выступает биосфера. Другими словами, биосферу можно рассматривать как совокупность всех экосистем Земли. (О биосферной организации жизни подробно

Рис. 40. Схема, отражающая разные уровни организации экосистем

будет рассказано в теме «Биосферный уровень».) Существует иерархия экосистем: экосистемы низкого порядка входят в экосистемы высокого порядка (рис. 40).

Взаимосвязь живых организмов и условий неживой природы показал отечественный ученый В. Н. Сукачев в созданном им *учении о биогеоценозе* (от греч. bios — жизнь, ge — земля, koinos — целый). Биогеоценоз, в понимании В. Н. Сукачева, отличается от экосистемы определенностью своего объема.

Понятия «экосистема» и «биогеоценоз» сходные. Но есть различия: экосистема может охватывать пространство любой протяженности — от капли прудовой воды, лужи, озера, леса до биосферы в целом. Иначе говоря, экосистема — понятие «безразмерное». Биогеоценоз же принято характеризовать как сухопутную экосистему, ограниченную растительным сообществом, дающим условия для жизни животным, грибам, бактериям. Можно сказать, что биогеоценоз — один из множества видов экосистем.

Итак, *биогеоценоз* — это эволюционно сложившаяся, пространственно ограниченная природная система, которая состоит из комплекса живых организмов и окружающей их абиотической среды (рис. 41).

Пример биогеоценоза — любой лес: сосняк, ельник, дубрава, смешанный лес. Обычно лесные биогеоценозы получают бинарное название исходя из ведущих видов растений: сосняк-брусничник, сосняк-беломошник, ельник-черничник, ельник-зеленомошник и др.

К различным видам биогеоценозов относятся болота, лесные, тундровые, степные и пустынные экосистемы (см. рис. 41).

Состав биогеоценоза. Во всяком биогеоценозе можно выделить абиотические и биотические компоненты.

К абиотическим компонентам биогеоценоза относят:

неорганические вещества (углекислый газ, вода, кислород; ионы кальция, магния, калия, натрия и др.);

органические соединения, связывающие абиотическую и биотическую части биогеоценоза (белки, углеводы, липиды, гуминовые кислоты и др.);

климатический режим (температура, влажность, соленость воды, радиация, давление и др.).

Биотические компоненты представляют собой три взаимосвязанные функциональные группы организмов: продуценты, консументы, редуценты.

Продуценты (от лат. producens — производящий) — автотрофные организмы, синтезирующие органические вещества из неорганических. Это главным образом зеленые растения и в меньшей степени — фотосинтезирующие и хемосинтезирующие бактерии.

Рис. 41. Типы и структура биогеоценозов (по В. Н. Сукачеву)

Консументы (от лат. consumo — потреблять) — гетеротрофные организмы, потребляющие готовые органические вещества как источник пищи и энергии. Это — все животные, грибы и многие бактерии (из последних в основном — паразиты).

Редуценты (от лат. reducens — возвращающий) — гетеротрофные организмы, преимущественно бактерии и грибы, они расщепляют сложные органические соединения до неорганических веществ (воды, углекислого газа, минеральных солей и др.), пригодных для использования продуцентами.

Продуценты улавливают энергию солнечных лучей (при фотосинтезе) или энергию химических связей неорганических веществ (при хемосинтезе) и переводят ее в энергию химических связей синтезированных ими органических веществ. Консументы, питаясь продуцентами, поглощают образованные ими органические вещества. Преобразованная в процессе питания энергия используется консументами для жизнедеятельности и построения тела. Наконец, редуценты, разлагающие органические вещества, высвобождают энергию, содержащуюся в их химических связях, и используют ее для осуществления процессов жизнедеятельности.

Таким образом, биотическую структуру биогеоценоза образуют три группы организмов: продуценты, консументы, редуценты. Они трансформируют энергию и обеспечивают биологический круговорот (рис. 42).

Структура биогеоценоза. Важный принцип организации биогеоценоза состоит в объединении продуцентов, консументов и редуцентов в цепи питания, или трофические (от лат. trophe — питание) цепи.

Цепи питания — это цепи взаимосвязанных видов, последовательно извлекающих органическое вещество и энергию из исходного пищевого вещества; каждое предыдущее звено цепи является пищей для последующего. Выпадение хотя бы одного звена в сложной пищевой цепи приводит к нарушению трофических связей.

Существуют разные уровни цепи питания. Это так называемые трофические (пищевые) уровни. *Трофический уровень* — одно звено в цепи питания, которое может быть или продуцентом, или консументом, или редуцентом.

В каждом звене трофической цепи из энергии усвоенной пищи обычно меньшая часть идет на прирост веществ, а остальная, большая часть — на энергетический обмен. Продукция каждого трофического уровня обычно в 10 раз меньше продукции предыдущего уровня. Чем длиннее цепи, тем меньше продукция ее конечных звеньев.

Представители разных трофических уровней в цепях питания связаны между собой односторонне направленной передачей веществ и заключенной в них энергии (рис. 43).

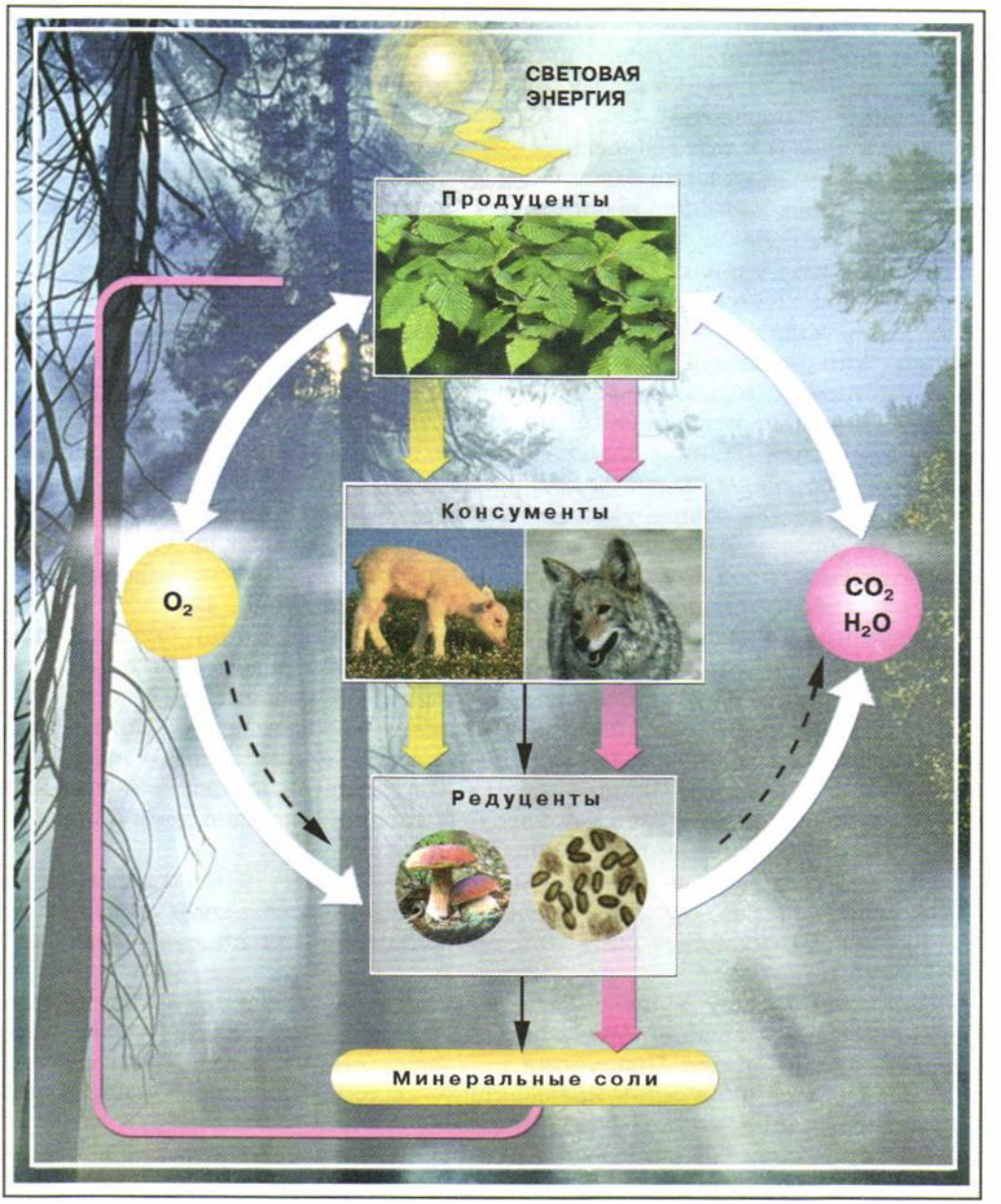


Рис. 42. Поток энергии и круговорот веществ в биогеоценозе

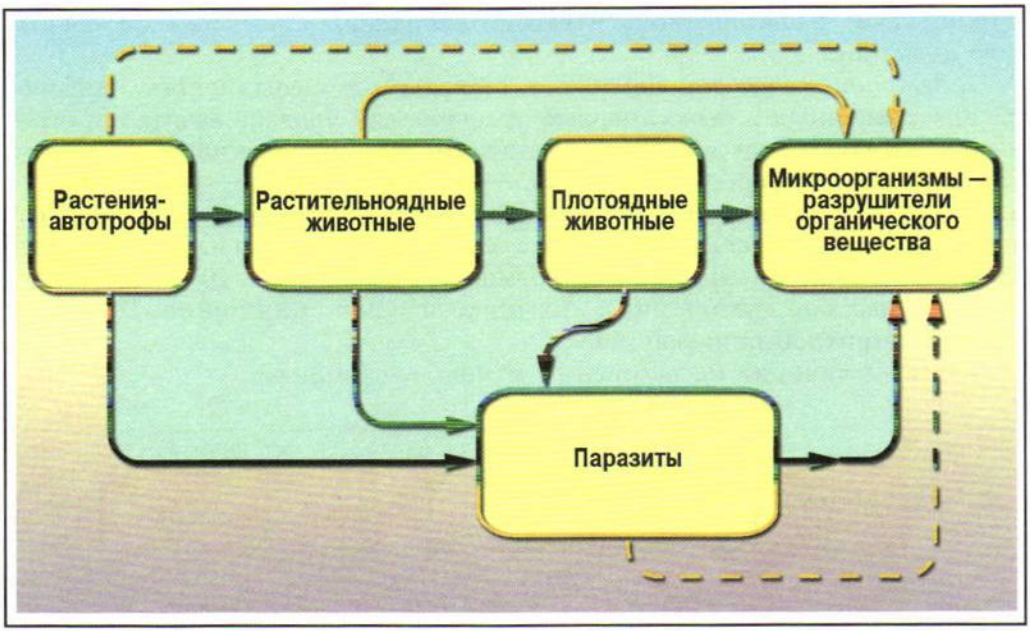


Рис. 43. Схема потока веществ и заключенной в них энергии в биогеоценозе

Пищевые (трофические) цепи можно подразделить на пастбищные и детритные.

Пастбищные цепи всегда начинаются с зеленого растения. Это означает, что первый трофический уровень представлен автотрофами. Второй трофический уровень составляют консументы 1-го порядка — травоядные животные (зерноядные птицы, зайцы, растительноядные насекомые и т. д.). Третий трофический уровень представлен консументами 2-го порядка — плотоядными животными (мелкими хищниками, насекомоядными птицами, паразитами травоядных животных). Далее пищевую цепь продолжают консументы 3-го, 4-го порядков, представленные плотоядными животными (более крупными хищниками или паразитами хищников).

В качестве примера приведем относительно короткую и простую пищевую цепь:

травянистые растения (продуценты)→ заяц (консумент 1-го порядка)→ → рысь (консумент 2-го порядка).

Более длинная и сложная цепь может выглядеть следующим образом:

хвоя сосны (продуцент) → личинки соснового шелкопряда (консументы

1-го порядка) → синицы (консументы 2-го порядка) → ястребы (консументы 3-го порядка).

В детритных (от лат. detritus — истертый) пищевых цепях, наиболее распространенных в лесах, первый трофический уровень всегда представлен растительными и животными остатками и их выделениями, которые в результате деятельности редуцентов — микроорганизмов — превращаются в органические и частично минеральные вещества — детрит. Второй трофический уровень составляют консументы 1-го порядка (животные, которые питаются детритом), третий — консументы 2-го порядка. Детритные цепи бывают довольно длинными, в них могут входить и хищники. Приведем пример детритной пищевой цепи:

навоз → личинки насекомых → птицы → хищники.

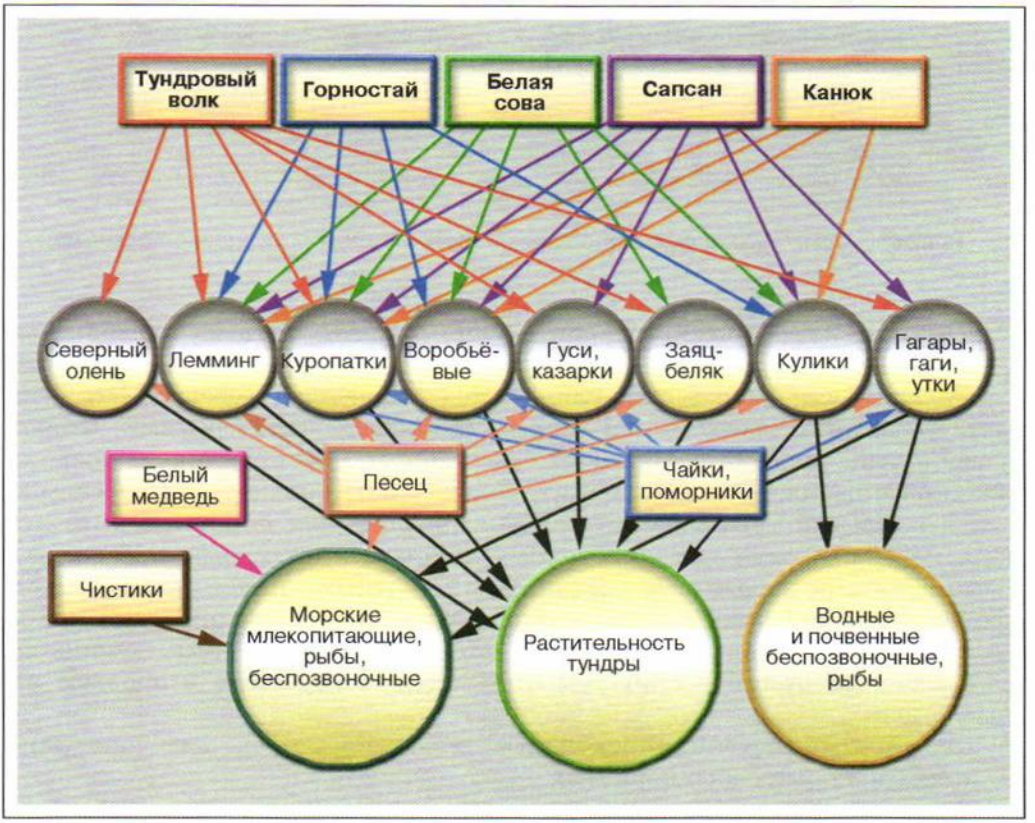


Рис. 44. Схема сетей питания (на примере тундровых биогеоценозов)

Пастбищные и детритные пищевые цепи чаще всего представлены в биогеоценозах совместно, но почти всегда одни из них преобладают над другими.

Пищевые цепи тесно переплетены, в результате чего создаются сложнейшие *сети питания* (рис. 44).

Как правило, вид занимает один, иногда два трофических уровня. Например, песец обычно питается мелкими грызунами — леммингами, но при низкой численности леммингов добывает яйца и птенцов гусей, куликов. Любой трофический уровень представлен не одним, а многими видами, в результате чего цепи питания сложно переплетены.

Ярусность. Функционирование биогеоценоза и его устойчивость определяются разнообразием видов, но и обусловлены также связями между популяциями разных видов, характером их взаимодействия с условиями неживой природы, распределением организмов в пространстве.

Распространение организмов в пространстве редко бывает равномерным. В любом сообществе встречаются группы растений разной высоты, образующие вертикальную структуру биоценоза — *ярусность*. Например, в лесу растительность может быть представлена деревьями первого верхнего яруса (сосна, ель), деревьями второго яруса (рябина, осина), кустарниками, образующими третий ярус, а также формирующими четвертый ярус кустарничками (черника, брусника) и травами. На почве в лесу всегда имеются опавшие листья, отмершие побеги, сухие ветки. В почве также наблюдается ярусное расположение корней растений.

Благодаря ярусности организмы полнее используют среды.

Итак, биогеоценоз как единый природный комплекс состоит из популяций разных видов, взаимодействующих между собой и неживой природой.

Вопросы и задания

1. Что такое биоценоз? Что такое биогеоценоз? Сравните эти понятия.
2. Какие абиотические и биотические компоненты образуют биогеоценозы?
3. В чем проявляется взаимосвязь биотических и абиотических компонентов биогеоценоза?
4. Приведите примеры взаимосвязи в биогеоценозе: продуцентов и консументов; продуцентов и редуцентов; консументов и редуцентов.
5. Что включает в себя понятие «экосистема»? Приведите примеры экосистем.
6. Проанализируйте взаимосвязи в структуре биогеоценоза (см. рис. 40).
7. Что такое цепи питания? Приведите примеры взаимосвязи пастбищных и детритных цепей питания.
8. Почему в природе существуют сети питания? Ответ обоснуйте.
9. Как вы думаете, почему увеличение видового разнообразия повышает устойчивость биогеоценоза?

§ 31. Функционирование биогеоценозов

Почему биогеоценоз — это открытая система?

Поток энергии в биогеоценозе. Существование экосистемы возможно лишь в случае поступления из окружающей среды не только веществ, но и энергии. Постоянный приток энергии солнечных лучей — необходимое условие существования биогеоценозов; в их пределах осуществляется круговорот веществ. Вот почему биогеоценоз представляет собой незамкнутую систему.

Общий поток энергии, характеризующий экосистему, состоит из светового и теплового излучения Солнца и теплового излучения, получаемого от близлежащих тел. Поток энергии в биогеоценозе однонаправлен — от зеленого растения к консументам. Для формирования и функционирования большинства наземных биогеоценозов огромное значение имеют высшие растения, которые продуцируют органическое вещество, дают начало всем трофическим цепям.

Зеленые растения используют лишь 1—2 % энергии солнечного излучения, достигающего поверхности Земли. Большая часть энергии, полученной экосистемой от Солнца и запасенной продуцентами в органических веществах, тратится на поддержание жизнедеятельности самих продуцентов и рассеивается в виде тепла. По мере продвижения органических веществ (и заключенной в них энергии) по цепям питания энергия рассеивается: консументы 1-го порядка могут получить лишь небольшую долю энергии, запасенной продуцентами. По этой же причине количество энергии, доступной для консументов 2-го и последующих порядков, последовательно уменьшается. Учеными установлено, что при переходе от низкого уровня к более высокому уровню пищевой цепи теряется примерно 90 % энергии, полученной с пищей. И только 10 % энергии остается доступной для потребителя. Именно по этой причине в природных биогеоценозах не могут существовать длинные цепи питания. Установленная закономерность получила название «правило 10 %».

Потерю энергии в пищевых цепях наглядно можно представить в виде пирамиды. *Экологическая пирамида* — графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами различных порядков, выраженное в заключенной в особях энергии (пирамида энергии); в единицах массы (пирамида биомасс); числе особей (пирамида чисел).

Согласно правилу пирамиды биомасс, количество растительного вещества (масса продуцентов), служащего основой цепи питания, примерно в 10 раз больше, чем масса растительноядных животных (консументов 1-го порядка), а масса плотоядных животных (консументов 2-го порядка)

примерно в 10 раз меньше, чем растительноядных. Другими словами, каждый последующий пищевой уровень имеет массу, в 10 раз меньшую, чем предыдущий.

Биологический круговорот веществ. В отличие от энергии вещество в биогеоценозе может использоваться вторично. После смерти организмов химические элементы их тел возвращаются в окружающую среду и вновь по цепям питания используются живыми организмами. Таким образом в биогеоценозах поддерживается круговорот химических элементов.

Биологический круговорот веществ — это циклический процесс превращения и перемещения химических веществ с участием живых организмов. Движущими силами данного процесса являются поток энергии солнечных лучей и деятельность живых организмов. В воздушный путь круговорота включаются 98,3 % веществ, в водный — 1,7 %. Через воздушный путь осуществляется круговорот газообразного кислорода, углекислого газа, газообразных водорода, азота и других веществ, через водный — круговорот ионов Na, Mg, F, S, Cl, K и др.

Биологический круговорот веществ представляет собой совокупность двух противоположных процессов: *аккумуляции* (накопления) элементов в живых организмах и *минерализации* элементов в процессе разложения мертвых организмов. Энергия солнечного света поддерживает этот циклический процесс и компенсирует потери энергии в системе, возникающие в результате теплового излучения.

Гомеостаз биогеоценоза. Сбалансированность потока веществ и энергии определяет относительную устойчивость биогеоценоза во времени и пространстве, т. е. его *гомеостаз* (от греч. homoios — подобный и stasis — неподвижность).

Гомеостаз биогеоценоза поддерживается устойчивыми связями между его компонентами (трофическими и энергетическими взаимоотношениями). В обеспечение гомеостаза вовлекаются не только организмы и продукты их жизнедеятельности, но и неорганические компоненты.

Абиотические факторы влияют на живые организмы, в свою очередь, и организмы различными способами влияют на компоненты неживой природы. Жизнедеятельность организмов постоянно приводит к физическим и химическим изменениям веществ, поставляя в среду новые вещества и источники энергии.

Нарушенные природные экосистемы до известного предела способны к *самоочищению*. Например, самоочищение водоемов осуществляется благодаря действию физических, химических и биологических факторов.

Физические факторы самоочищения содействуют оседанию взвесей в виде нерастворимых осадков, отстаиванию загрязненных вод. К важным

физическим факторам самоочищения относится ультрафиолетовое излучение Солнца, которое убивает многие болезнетворные бактерии, некоторые низшие грибы и вирусы.

Химические факторы самоочищения представляют собой реакции окисления органических и неорганических веществ-загрязнителей.

В качестве биологических факторов самоочищения водоемов могут выступать планктонные и бентосные (от греч. benthos — глубина) фильтраторы и микроорганизмы. Прибрежная растительность «перехватывает» сточные воды, поступающие в водоем с суши, и накапливает загрязняющие вещества в своих тканях. В роли фильтраторов выступают планктонные рачки — циклопы и дафнии, а также двустворчатые моллюски, которые питаются детритом. Микроорганизмы разлагают органические загрязняющие соединения до простых неорганических веществ.

Самоочищающая способность зависит от типа экосистемы. Тундры, например, — наименее устойчивые, хрупкие экосистемы, так как в условиях низких температур и низкой продуктивности растительных сообществ процессы самоочищения проходят крайне медленно.

Функционирование и устойчивость биогеоценоза зависят от сложности его внутренней организации: видового разнообразия (количества видов), от характера пищевых связей.

Вопросы и задания

1. Почему в биогеоценозах невозможны очень длинные цепи питания?
2. Что понимают под биологическим круговоротом веществ в экосистеме?
3. В чем проявляется гомеостаз экосистемы (биогеоценоза)?
4. В чем проявляется способность биогеоценозов к самовосстановлению? Приведите примеры самовосстановления какого-либо биогеоценоза.
5. Докажите, что биогеоценоз — открытая система.

§ 32. Развитие биогеоценозов

Почему сообщества растений и животных в биогеоценозах непрерывно изменяются?
Какие причины могут вызывать изменение биогеоценоза в целом?

Динамизм биогеоценозов. Одно из основных свойств экосистем — развитие. Сообщества живых организмов постоянно изменяются. Одни из них умирают, другие приходят им на смену. Энергия проходит через биогеоценоз непрерывным потоком. Вместе с тем внешний вид и состав биогеоценозов может не изменяться в течение длительного времени. Однако

при лесном пожаре, пожаре в степи или уничтожении кораллового рифа ураганом устойчивое сообщество организмов разрушается и очень медленно восстанавливается. Вначале на месте разрушенных биогеоценозов поселяются виды-пионеры, т. е. виды, которые первыми приспособились к нарушенному местообитанию. Например, мать-и-мачеха, ромашка лекарственная первыми селятся на городских пустырях, практически лишенных почвенного покрова; лишайники поселяются на голых камнях. Постепенно виды-пионеры замещаются другими видами. Таким образом, в биогеоценозе в ходе его развития накапливается масса живого вещества и усложняется структура.

Одновременно с этим биогеоценозам присуща определенная устойчивость во времени — гомеостаз, что является результатом длительной адаптации биотических компонентов друг к другу и компонентам абиотической среды.

Сукцессия. Последовательную смену сообществ, преемственно и последовательно возникающих на одной и той же территории, называют *сукцессией* (от лат. successio — преемственность, наследование).

Сукцессия может проходить под влиянием внешних причин: геофизических факторов, наводнений, ураганов, пожаров и т. д. Причиной сукцессий могут быть и противоречия, возникающие внутри самого сообщества: резкое увеличение численности одного вида, появление новых адаптаций и др.

Смену биогеоценозов могут вызвать антропогенные факторы: заселение чужого для данного биогеоценоза вида, опустынивание, засоление или заболачивание территорий и др.

Если экосистема развивается на местах, прежде не заселенных (например, на новых песчаных дюнах, застывших потоках лавы, породах, обнажившихся в результате отступления ледников), то отмечается *первичная сукцессия*. Примером первичной сукцессии может служить заселение острова Кракатау (Индонезия) после вулканического извержения, покрывшего часть острова слоем пепла толщиной до 60 м. Через год после извержения вулкана там обитало несколько видов травянистых растений и всего лишь один вид пауков. Через 25 лет — уже 202 вида животных, а через 36 лет — 621 вид, через 51 год уже в настоящем молодом лесу обитало 880 видов животных.

Вторичная сукцессия начинается при повреждении сообщества или изменении условий среды. Примером вторичной сукцессии является восстановление леса после пожара или вырубки, когда на месте бывшего ельника условия настолько сильно изменились, что ель не может снова заселить данную территорию. Первые два года на месте вырубки и гарях буйно развиваются травянистые растения: кипрей, вейник и др. Затем

появляются многочисленные всходы березы, осины, а иногда сосны, семена которых легко разносятся ветром. Постепенно образуется мелколиственный или сосновый лес. Только тогда возникают условия, благоприятные для возобновления роста ели. Теневыносливые всходы ели успешно конкурируют с подростом светолюбивых берез и других лиственных пород. Когда ель достигает верхнего яруса, она полностью вытесняет лиственные деревья, поскольку им не хватает света.

Закономерности развития биогеоценозов. Смена сообществ в ходе сукцессии подчиняется определенным закономерностям, а потому в некоторой степени предсказуема (рис. 45). На ранних стадиях сукцессии биогеоценоз неустойчив, так как в сообщества входит небольшое количество видов и межпопуляционные взаимодействия слабые. В биогеоценозе преобладают

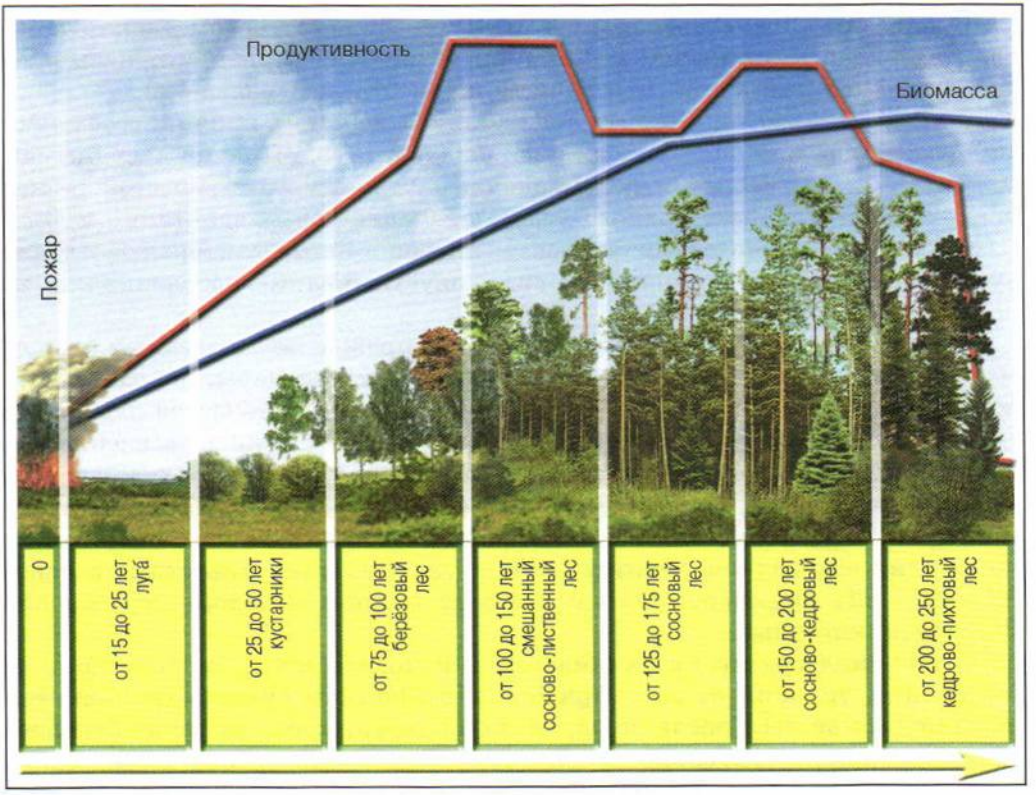


Рис. 45. Сукцессия тайги после опустошительного пожара

пастбищные цепи питания, идет накопление детрита, происходит формирование почвы. Продуцирование органического вещества в молодых биогеоценозах преобладает над его утилизацией. По мере развития биогеоценоза виды-пионеры вытесняются более конкурентоспособными видами.

Зрелые биогеоценозы характеризуются высоким видовым разнообразием, которое определяет усложнение связей внутри экосистемы, развитием детритных цепей питания. В таких биогеоценозах продуцирование органического вещества уравновешивается его разложением.

Пройдя различные стадии развития, экосистема вступает в завершающую, относительно устойчивую стадию — *климакс* (от греч. klimax — лестница), образуя стабильное сообщество, которое может сохраняться неопределенно долго. Некоторые биогеоценозы средней полосы нашей страны существуют, судя по возрасту ископаемой пыльцы растений, десятки тысяч лет. Типичные тундровые биогеоценозы, биогеоценозы тайги, ковыльно-злаковые степи — климаксные сообщества. Вывести их из стабильного состояния может лишь изменение климата либо какие-то антропогенные факторы, например истребление определенных видов растений, животных или вселение новых видов.

Вопросы и задания

1. Какие механизмы лежат в основе динамики любого биогеоценоза?
2. Что такое сукцессия? Каковы возможные причины сукцессий?
3. Как могут различаться сукцессии по скорости? Приведите примеры.
4. Приведите примеры сукцессий, причинами которых стала деятельность человека.
5. Каковы особенности биогеоценозов на ранних стадиях сукцессии?

§ 33. Антропогенные экосистемы

Как деятельность человека влияет на природные экосистемы?

Человечество в процессе своего исторического развития влияет на природные биогеоценозы, создавая *антропогенные* экосистемы различного типа: агробиоценозы, урбоценозы и др.

Агробиоценоз (агроценоз). *Агробиоценоз*, или *агроценоз* (от греч. agros — поле), — неустойчивая экосистема, созданная и поддерживаемая человеком с целью производства сельскохозяйственной продукции. Примеры агробиоценозов — поля, культивируемые луга, огороды, сады, виноградники и др. (рис. 46).

Рис. 46. Агроценозы: поля, пастбища, огороды

Агроценозы — это автотрофные экосистемы, использующие энергию Солнца. Человек вносит в агроценозы дополнительную энергию (в результате обработки почвы, использования удобрений, полива и т. п.), доля которой не превышает 1 % от энергии солнечного излучения, усваиваемой растениями агробиоценоза.

По сравнению с естественными биогеоценозами в агроценозах резко снижено разнообразие видов, а те виды, которые культивируются человеком, обладают слабо выраженными механизмами саморегуляции и поддерживаются благодаря искусственному отбору. Популяции культурных растений «изнежены» уходом в течение многих поколений. Нередко они утрачивают свойства, обеспечивающие их выносливость, поскольку селекцию этих растений проводят на повышение урожайности в ущерб другим особенностям.

В агроценозах заметно снижен возврат в почву минеральных и органических веществ, что объясняется выносом веществ при уборке урожая, а поэтому в них нарушаются природные круговороты веществ, резко укорачиваются цепи питания.

В настоящее время агробиоценозы занимают более 30 % земельных ресурсов мира. Распашка и освоение новых земель приводят не только к резкому снижению числа обитающих видов, но и к существенному увеличению количества особей культурных растений на 1 м^2 пахотного горизонта.

Упрощенная маловидовая экосистема, поддерживаемая человеком, какой является агробиоценоз, утрачивает естественную устойчивость по отношению к меняющимся условиям среды. А это заставляет человека вкладывать все больше сил для защиты посевов: он вносит удобрения, возделывает пахотный слой, борется с сорняками и вредителями растений. Дальнейший рост площадей, занятых агроценозами, может привести к существенному нарушению устойчивости биосферы в целом.

Для снижения негативных последствий монокультурного сельского хозяйства необходимо применять природоохранные методы агротехники, щадящие приемы обработки земли (например, безотвальная вспашка), осуществлять севооборот культурных растений, использовать биологические способы борьбы с вредителями растений, совершенствовать технологии и способы внесения удобрений и т. д.

Урбоценоз. Урбоценозы (от лат. urban — городской) — наиболее измененные человеком экосистемы. Город — искусственно созданная неустойчивая антропогенная экосистема (рис. 47). Он состоит из архитектурно-строительных объектов (промышленных и жилых зданий, различных коммуникаций и т. д.), искусственных ландшафтов и резко нарушенных природных экосистем (парков, садов).

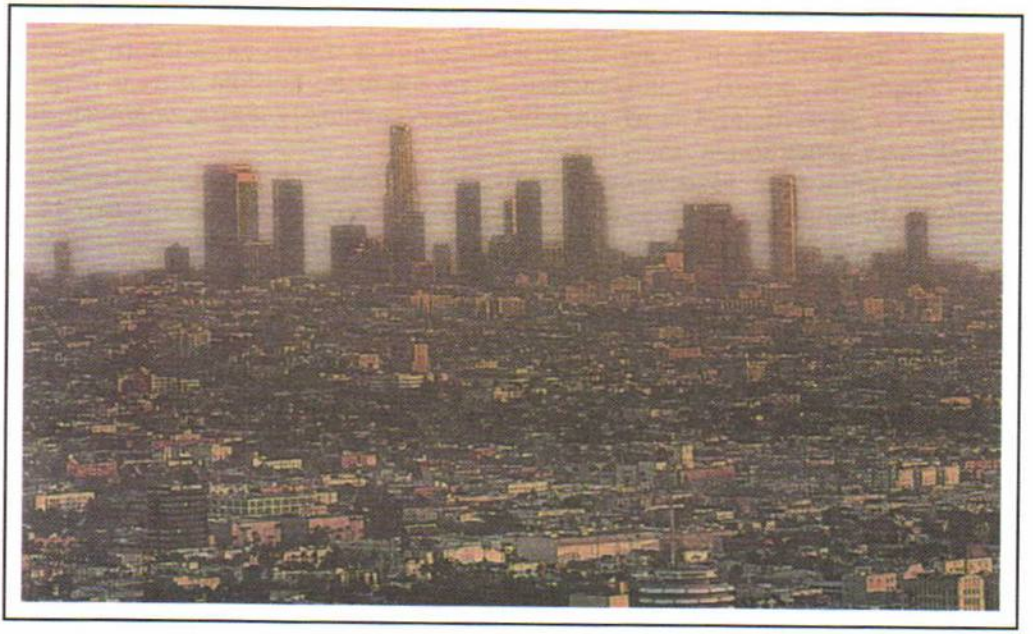


Рис. 47. Город — искусственно созданная экосистема

Главная особенность урбоценозов заключается в том, что потоки веществ и энергии в них регулируются деятельностью человека. Доля солнечной энергии, потребляемой городскими растениями или иногда фиксируемой солнечными батареями, очень незначительна. Главные источники тепловой и электрической энергии, потребляемой в городе, — это газ, нефть, уголь, атомная энергия.

Основное назначение растений в городских экосистемах — обогащение атмосферного воздуха кислородом, его очищение от пыли и избытка углекислого газа, выделяющегося при сжигании топлива, понижение шумового загрязнения и др. Растения в городе имеют большое эстетическое значение.

Городские животные представлены не только обычными в естественных биогеоценозах видами птиц, насекомых и других позвоночных и беспозвоночных, но и особой группой животных, называемых *спутниками человека*. В эту группу входят некоторые виды птиц (воробьи, голуби, вороны), грызуны (крысы и мыши), насекомые (клопы, тараканы, мухи).

Жители города содержат домашних животных, жизнь которых полностью зависит от человека. Проблема бездомных кошек и собак и жестокого к ним отношения в условиях города имеет серьезные экологические и морально-нравственные аспекты.

Одна из особенностей города — потребление большого количества воды. Использованная вода в виде промышленных и бытовых стоков возвращается в природу в загрязненном состоянии. В ней содержатся тяжелые металлы, остатки нефтепродуктов, ядовитые органические вещества (фенолы, бензпирен и др.). В сточных водах, кроме того, могут содержаться болезнетворные микроорганизмы, поэтому требуется серьезная очистка воды.

В атмосферном воздухе городской среды накапливаются ядовитые газы, пыль, источниками которых являются промышленные предприятия и разные виды транспорта, особенно автотранспорт.

Все названные факторы становятся причинами роста числа заболеваний городского населения.

К мерам оптимизации городской среды следует отнести: увеличение площади зеленых насаждений, совершенствование способов утилизации городских отходов, регулирование потоков автотранспорта, экологически целесообразную застройку территорий, переход на экологически чистые источники энергии (геотермальная и солнечная энергия, энергия ветра, приливов и отливов) и т. д.

Во многих городах России в рамках молодежных экологических проектов проводится работа по охране и оптимизации городской среды («Букет из Красной книги» (Москва), «Прозрачные воды Невы» (Санкт-Петербург)). В соответствии с некоторыми экологическими программами детей и взрослых обучают правильно выбирать породы деревьев и высаживать их в условиях города. Так, в соответствии с программой «Trees — people» («Деревья — люди») за последние 20 лет было высажено более 200 млн деревьев (США, штат Калифорния).

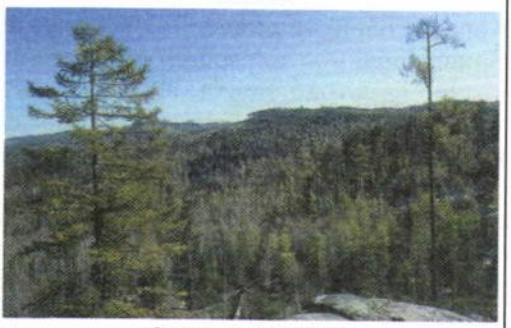
Вопросы и задания

1. Какие экосистемы называют антропогенными?
2. Почему агробиоценозы — неустойчивые экосистемы? Какие отличительные черты характеризуют агробиоценозы?
3. Назовите и обоснуйте меры, способствующие уменьшению негативных последствий роста площадей, занятых агробиоценозами.
4. Почему урбоценозы — наиболее измененные экосистемы?
5. Почему в урбоценозах невозможно равновесие потоков вещества и энергии?

§ 34. Охрана биогеоценозов как путь сохранения биоразнообразия

Какие причины определяют необходимость охраны биогеоценозов?

Болото



Северотаежный лес

Альпийский луг

Рис. 48. Биогеоценозы, нуждающиеся в охране

Охрана биогеоценозов. Современная цивилизация по своей сущности потребительская: люди используют природные ресурсы с максимальной нагрузкой, не заботясь о последствиях. В настоящее время поддержание биогеоценозов в здоровом состоянии и восстановление нарушенных сообществ — важная задача по сохранению и увеличению биоразнообразия (рис. 48). Наряду с практическими природоохранными мероприятиями для этого требуются детальные экологические и биологические исследования.

В комплекс мер по восстановлению биогеоценозов входит поддержание в естественном состоянии болот, страдающих от непродуманной мелиорации, осушения, загрязнения и нерационального использования их ресурсов.

Верховые сфагновые болота обладают огромными запасами ягод и потому представляют собой прекрасные кормовые участки для серого журавля и многих видов перелетных птиц.

Другая важная задача многих регионов России — это восстановление и уход за старовозрастными лесами. Вопреки своему названию эти леса не исчерпали своих ресурсов: они полны жизни, богаты

видами млекопитающих, птиц и насекомых, поддерживают высокий уровень продуктивности. Старейшие в Европе северотаежные леса произрастают, в частности, на территории Кольского полуострова.

Ценность северотаежных лесов значительно превосходит стоимость добываемых здесь полезных ископаемых и вполне заслуживает организации на этих территориях национальных парков и заказников.

Особое значение имеет сохранение таких биотопов, которые служат местом обитания многих характерных для данной местности видов живых организмов.

Массовое нарушение и даже уничтожение природных экосистем приводит к обеднению биоразнообразия — необходимого условия устойчивости жизни на Земле.

Фактически проблема сохранения биоразнообразия приобрела глобальное значение — с научными аспектами тесно переплетаются экономические и политические.

После подписания в 1992 г. многими государствами Конвенции о биологическом разнообразии на Конференции ООН по окружающей среде и развитию в Рио-де-Жанейро (Бразилия) эта проблема приобрела широкое международное звучание. С тех пор концепцию биоразнообразия в своих целях используют правительства разных стран, государственные и общественные организации. Без ссылок на необходимость сохранения биоразнообразия не остается ни одна крупная политическая и экономическая акция.

Контроль состояния природной среды. Только биологическое разнообразие — условие развития и устойчивости живой природы. Чтобы замедлить скорость сокращения биоразнообразия, необходима своевременная и надежная научная информация о тех процессах, которые происходят в природе. Для этого проводят системные наблюдения и контроль состояния природной среды — *мониторинг* (от лат. monitor — предупреждение).

Биомониторинг выполняет только информационную функцию, он не включает управления качеством окружающей среды.

В целях сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и животных издаются международные Красные книги (Красная книга Международного союза охраны природы (МСОП)), Красная книга Российской Федерации, а также национальные и региональные Красные книги. Красные книги содержат краткие сведения о биологии и распространении исчезающих и редких видов растений и животных.

Важную роль в сохранении биологических видов и биоразнообразия в целом играют специальные охраняемые территории.

Охраняемые природные территории. Сохранение отдельных видов живых организмов обеспечивается принятием специальных мер. Так, образцы или семена редких и исчезающих видов живых организмов хранятся в биологических музеях и банках семян, а ботанические сады и зоопарки иногда служат их последним пристанищем.

В задачи ботанических садов и зоопарков наряду с показом разнообразия живого мира входит сохранение его *генофонда*, т. е. совокупности генов всех видов живых организмов.

Наиболее эффективной формой сохранения биоразнообразия служат *особо охраняемые природные территории*. Это природные комплексы и объекты, имеющие особое природоохранное, научное, культурное, эстетическое значение, полностью или частично изъятые из хозяйственного использования с установлением режима особой охраны.

Особую роль в сохранении биоразнообразия и восстановлении численности популяций играют *заповедники*. Природные заповедники — особо охраняемые территории, исключенные из любой хозяйственной деятельности ради сохранения в нетронутом виде природных комплексов, охраны животного и растительного мира, а также наблюдения и изучения природных процессов.

На природные заповедники возложены важные задачи: охрана природных территорий в целях сохранения биоразнообразия, поддержание в естественном состоянии охраняемых природных комплексов, проведение научных исследований, осуществление экологического мониторинга, пропаганда основ заповедного дела, охраны природы и рационального природопользования.

Первые заповедники в России возникли в 1916 г. — Баргузинский и Кедровая Падь; в 1919 г. был организован Астраханский заповедник, вслед за ним появился Ильменский заповедник (1920). Благодаря деятельности заповедников сохранены многие ценные виды животных: зубр, калан, выхухоль, уссурийский тигр, бобр и др.

В заповедниках сохраняются кедровые леса Сибири и Дальнего Востока, буковые леса Кавказа, ценные лекарственные и технические растения: женьшень, аралия, тисс, бархатное дерево и др.

Однако наилучший путь сохранения биоразнообразия — создание *биосферных* заповедников. Это строго охраняемые территории с эталонными участками биомов. *Биомы* представляют собой совокупность различных групп организмов и среды их обитания в определенной ландшафтно-географической зоне. В некоторых природных зонах (тайга, тундра, степь и др.) зональная растительность сохранилась лишь в биосферных заповедниках, например: горные тундры и березовое криволесье на скло-

нах гор — в Лапландском заповеднике, пихтовая и кедровая тайга — в Центрально-Сибирском, типичные еловые леса — в Центрально-Лесном, ковыльные степи — в Аскания-Нова.

Помимо вышеназванных биосферных заповедников, на территории Российской Федерации функционируют Байкальский, Воронежский, Кавказский, Приокско-Террасный, Центрально-Черноземный и другие биосферные заповедники (рис. 49).

Для восстановления или сохранения биоразнообразия большое значение имеют *заказники* — природные территории, которые служат для сохранения или восстановления природных комплексов или их компонентов. С их помощью обеспечивается сохранение флоры и фауны нашей страны: ценные участки лесов, участки обитания охотничье-промысловых животных, нерестилища и места нагула рыб, гнездовья и места зимовки птиц и т. д. В зависимости от предназначения заказники подразделяют на категории: ландшафтные, биологические, гидрологические, геологические, палеонтологические, почвенные и болотные. Хозяйственная деятельность в заказниках ограниченна, она осуществляется лишь в той мере, в какой не наносит вреда охраняемым объектам.

Хозяйственная деятельность не допускается и в *национальных парках*, т. е. особо охраняемых природных комплексах, имеющих научную, экологическую и эстетическую ценность. Национальные парки создают в целях организации регулируемого туризма и отдыха, осуществления экологического просвещения и проведения мониторинга.

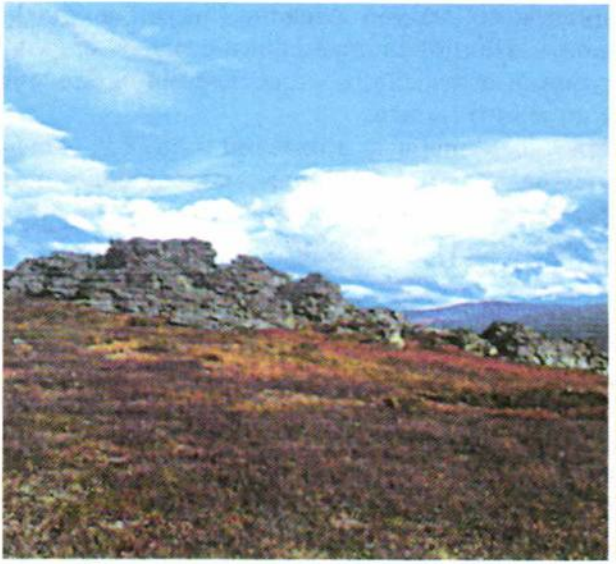
Термин «национальный парк» был впервые применен в 1872 г., когда Конгресс США принял закон о передаче американскому народу обширной живописной территории в Скалистых горах, названной Йеллоустонским национальным парком. С тех пор национальные парки стали возникать во всех районах Земли (рис. 50).

Национальные парки занимают большие территории и представляют собой редкие ландшафты, естественную среду обитания растений и животных. В отличие от заповедников и заказников в национальных парках возможны отдых населения, экскурсии, туризм.

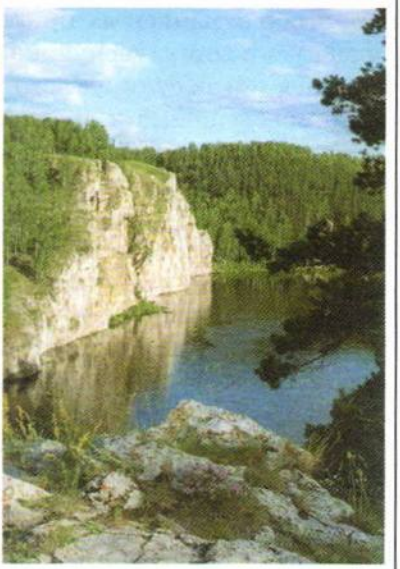
В национальных парках, так же как и в заповедниках, заказниках, ботанических садах, зоопарках, ведутся научные исследования и просветительская деятельность: выявляются связи между отдельными элементами природного комплекса, изучается экология различных видов организмов, идут работы по восстановлению редких ландшафтов и др. Важное направление их деятельности — международное сотрудничество в области сохранения биоразнообразия.

Центрально-Лесной заповедник

Байкальский заповедник



Государственный природный заповедник «Денежкин камень»



Приокско-Террасный заповедник

Рис. 49. Природные заповедники России

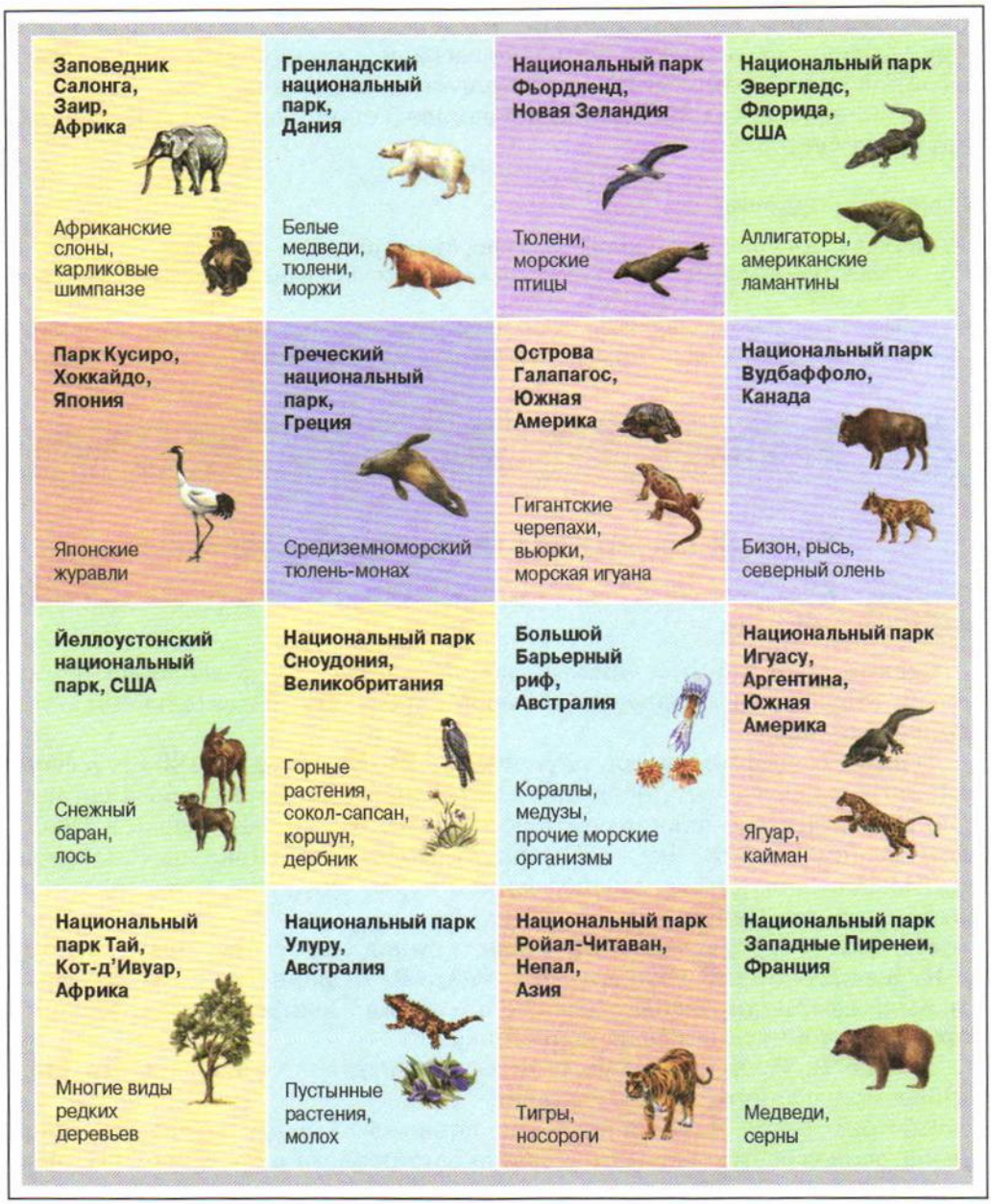


Рис. 50. Национальные парки и заповедники мира

К сожалению, нужно отметить, что и самим особо охраняемым территориям угрожает опасность не только загрязнения, но и гибели вследствие нерациональной хозяйственной деятельности человека.

Более века назад писатель-натуралист Генри Торо сказал: «Только в природе спасение мира».

Вопросы и задания

1. Каковы возможные меры сохранения биоразнообразия?
2. Как вы думаете, почему в охране нуждаются не только виды организмов, но и биогеоценозы?
3. Почему наиболее эффективной формой сохранения разнообразия видов растений и животных служат особо охраняемые природные территории?

БИОСФЕРНЫЙ УРОВЕНЬ

§ 35. Биосфера как глобальная экосистема

Почему биосферу можно рассматривать как уровень организации живой природы?

Становление понятия «биосфера». *Биосфера* — это оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются деятельностью живых организмов.

Термин «биосфера» впервые употребил Ж. Б. Ламарк в 1803 г. в своей работе по гидрогеологии Франции для обозначения совокупности организмов, обитающих на планете, — как «область жизни». И только в 1875 г. австрийский геолог Э. Зюсс ввел в науку этот термин. Понятие «биосфера» он объяснял как тонкую пленку земной коры, охваченную жизнью, в основном определяющую «лик Земли».

Но целостное учение о биосфере принадлежит русскому ученому В. И. Вернадскому. В 1926 г. вышла книга В. И. Вернадского «Биосфера», где были сформулированы основные положения концепции биосферы, которая общепринята и в современной науке.

Учение В. И. Вернадского о биосфере заставило ученых всего мира по-новому взглянуть на нашу планету.

Под биосферой В. И. Вернадский понимал *область распространения жизни*, включающую наряду с живыми организмами и среду их обитания.

Биосфера — глобальный уровень организации живой природы. Биосфера объединяет в себе все биогеоценозы планеты. Она представляет собой

открытую систему со своим «входом» и «выходом». Ее «вход» — это поток энергии солнечных лучей, «выход» — вещества биогенного происхождения (т. е. произведенные с участием живых организмов).

Обычно в биосфере выделяют три взаимосвязанные геологические оболочки: газовую — атмосферу, водную — гидросферу и твердую — литосферу.

Газовая оболочка Земли — атмосфера (от греч. atmos — пар) состоит из азота (78 %), кислорода (21 %), аргона (0,9 %), углекислого газа (0,03 %). Ближе к поверхности Земли (20—30 км) в атмосферном воздухе содержатся пары воды. Жизнь охватывает только нижнюю часть атмосферы. Атмосфера оказывает огромное влияние на физико-химические и биологические процессы на поверхности суши и в водной среде. Для дыхания организмам-аэробам необходим кислород, для фотосинтеза и хемосинтеза требуется источник углерода — углекислый газ, для жизнедеятельности азотфиксирующих бактерий нужен газообразный азот.

Водная оболочка — гидросфера занимает 71 % площади нашей планеты. Гидросфера заселена организмами, начиная с самого поверхностного слоя воды и до максимальных глубин (11 км) Мирового океана. Гидросфера практически полностью входит в состав биосферы.

Твердая оболочка — литосфера, ее верхний слой образован осадочными породами и гранитом, нижний слой — базальтом. Живые организмы в литосфере в основном сконцентрированы в ее верхнем слое. Особенно богато насыщена живыми организмами почва — поверхностный тонкий, рыхлый слой суши, контактирующий с воздушной средой.

Границы биосферы. Границы биосферы определяются условиями, при которых возможно существование живых организмов.

В атмосфере верхнюю границу биосферы определяет озоновый слой, расположенный на высоте около 16 км на полюсах и до 25 км над экватором. Выше озонового слоя мощный поток ультрафиолетового излучения убивает все живое.

Границы распространения организмов в литосфере определяет высокая температура. Подавляющее большинство организмов не могут существовать при температуре выше 100 °С. Стойкие к высоким температурам бактерии (термофильные) живут в горячих источниках при 90 °С, хотя в последние годы найдены бактерии, выдерживающие температуру 115 °С. Эти бактерии живут в струях горячих так называемых «черных гейзеров», бьющих на дне океана.

Не до конца выяснен вопрос о средовых границах биосферы. Уже давно известны живые организмы, освоившие не только кислородную среду обитания, но и бескислородную. Открыты водородные, метиловые, мета-

новые бактерии, железобактерии, живущие в соответствующих средах. Обитание радиорезистентных бактерий в охладителях ядерных реакторов свидетельствует о способности живого существовать в условиях высокой радиоактивности. Какие среды не могут быть подвергнуты «атаке» живых организмов? Этот вопрос пока остается открытым.

Распространение организмов в биосфере. Живое вещество распределено в биосфере крайне неравномерно. Поскольку источник энергии на Земле — Солнце, то все живые организмы сосредоточены в верхних слоях литосферы и гидросферы.

Чем лучше та или иная земная оболочка пропускает солнечные лучи, тем больше она заселена живыми организмами. Однако распространение живых организмов не кончается там, куда не доходит свет. Благодаря силе тяжести из освещенных слоев в глубину моря непрестанно опускаются отмершие водоросли и трупы животных, экскременты, которые служат основой детритных цепей питания для глубинных гетеротрофных организмов.

В литосфере живые организмы встречаются на относительно небольшой глубине. Основная масса живого вещества сосредоточена в верхнем слое почвы мощностью от нескольких десятков сантиметров до нескольких метров и редко — до нескольких десятков метров (например, корни растений, бактерии). По трещинам земной коры, колодцам, шахтам и буровым скважинам животные могут опускаться на большую глубину — до 2,5—3 км. Различные бактерии встречаются на очень большой глубине и при отсутствии кислорода. С продвижением в недра Земли температура возрастает и на глубине 3 км достигает 100 °С. Можно считать, что высокая температура — это ограничивающий фактор для расселения организмов в литосфере.

С поверхности литосферы живые организмы проникают в нижние слои атмосферы. Кроны деревьев иногда поднимаются на высоту до нескольких десятков метров. На сотни и тысячи метров в атмосферу проникают некоторые виды насекомых и птиц. Восходящие потоки воздуха могут поднимать на километры мелкие семена и споры.

Вещественный состав биосферы. Согласно взглядам В. И. Вернадского, вещество биосферы состоит из нескольких основных типов: живое вещество; биокосное вещество; косное вещество; биогенное вещество; вещество космического происхождения; вещество в радиоактивном распаде (рис. 51).

Главное место в концепции В. И. Вернадского о биосфере занимает представление о *живом веществе*. Он писал: «Живые организмы являются функцией биосферы и теснейшим образом материально и энергетически с ней связаны, являются огромной геологической силой...»

Рис. 51. Биосфера — глобальный уровень организации живой природы

Косное вещество образуется процессами, в которых живое вещество не принимает участия. К нему относятся горные породы (гранит, базальт и др.), а также породы вулканического происхождения.

Биокосное вещество создается одновременно косными процессами и живыми организмами. Например, почва, все природные воды, известняки, природный ил — примеры биокосного вещества.

Биогенное вещество создается и перерабатывается живыми организмами в процессе их жизнедеятельности. Биогенное вещество представляет собой источник мощной потенциальной энергии (уголь, битумы, природный газ, нефть).

Вопросы и задания

1. Что включает в себя понятие «биосфера»?
2. Назовите основные геологические оболочки биосферы. Чем они характеризуются с точки зрения возможностей заселения живыми организмами?
3. Какими факторами определяются границы биосферы?
4. Как характеризуется живое вещество?
5. Как вы думаете, почему жизнь не проникает за пределы озонового экрана?

§ 36. Биосферные функции живого вещества

В чем проявляются функции живого вещества?

Геохимическая функция живого вещества. Рассматривая живое вещество в качестве носителя энергии в биосфере, В. И. Вернадский сформулировал представление о геохимической функции живого вещества в структуре Земли. Ученый считал, что живые организмы производят на Земле непрерывную работу по переработке и изменению своего окружения. Живое вещество порождает всеобщий планетарный процесс — миграцию химических элементов.

Живые существа играют ведущую роль в геохимических процессах на Земле. Деятельность живых организмов обеспечивает круговорот веществ в природе.

Геохимическая функция живого вещества осуществляется через питание, дыхание и размножение особей всех видов живых организмов.

Процесс преобразования окружающей среды живыми организмами начинается с превращения энергии солнечных лучей в энергию химических связей органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза. Этот процесс усиливается на основе разнообразия пищевых взаимодействий между живыми организмами (продуцентами — консументами — редуцентами) и регулируется размножением организмов (численностью видов). Ежегодная продукция живого вещества в биосфере составляет около 232 млрд тонн сухого органического вещества. Оно постоянно преобразуется в цепях питания, поставляя вещество и энергию, необходимые для обмена веществ всех живых организмов.

Геохимическая функция основная и единая для всех живых организмов. Она проявляется в совокупности частных функций живого вещества, таких, как концентрационная, газовая, транспортная и др.

Концентрационная функция живого вещества заключается в избирательном поглощении организмами из окружающей среды определенных химических элементов. Живые организмы поглощают преимущественно те химические элементы, соединения, которые встречаются во всех организмах. К ним относятся водород, углерод, азот, кислород, натрий, магний, кремний, фосфор, сера, хлор, калий, кальций, железо.

У отдельных групп живых организмов сильно выражена концентрация определенных химических элементов. Наибольшая концентрация химических элементов свойственна примитивным организмам — представителям древних форм. Например, тропические губки и красные водоросли концентрируют только до 1 % железа, в то время как железобактерии — до 20 %.

Содержание некоторых элементов в живых организмах во много раз превышает их содержание в земной коре. Так, в растениях углерода содержится в 200 раз, а азота в 30 раз больше, чем в земной коре.

Газовая функция живого вещества. Глобальные следствия жизнедеятельности живых организмов проявляются в газовой функции.

Газовый состав атмосферы (особенно ее нижней части) тесно связан с деятельностью живого вещества. Кислородный состав современной атмосферы — это результат процесса фотосинтеза, протекающего в зеленых растениях.

Анализ данных по содержанию и изотопному составу кислорода в вулканических извержениях в морской воде позволил ученым установить, что вторым источником кислорода является кислород, выделяемый при извержении магмы. Расчеты показывают, что поступление кислорода в атмосферу при извержении магмы по мощности не уступает его поступлению за счет фотосинтеза. Океан выступает как промежуточный накопитель магматического кислорода.

Газовая функция живого вещества проявляется при выделении и поглощении живыми организмами не только газообразного кислорода и углекислого газа, но и азота, сероводорода, метана и других газов.

Транспортная функция живого вещества. В. И. Вернадский сформулировал основные обобщения, касающиеся размножения и расселения организмов на Земле: 1. Размножение организмов осуществляется в геометрической прогрессии. 2. Появление множества потомков обусловливает их расселение (растекание) по поверхности Земли. 3. Внутривидовые конкурентные отношения при этом ослабляются, но зато проявляется «агрессия жизни» (заселение организмами новых пространств).

Процесс размножения живого, а следовательно, скорость его растекания ограничивается внешними условиями среды: наличием пищи, света, температурой и т. д.

Темп размножения организмов зависит от их размеров. У мелких организмов скорость размножения более высокая, чем у крупных. Глобальное следствие такого положения заключается в том, что основной вклад в переработку среды обитания вносят мелкие организмы.

Человек, являясь частью живого вещества, также участвует в реализации его биосферных функций.

Разнообразие природных условий, создаваемое внешними (космическими) и внутренними процессами на Земле, обусловливает неравномерность распределения живых организмов на планете. Наибольшее разнообразие форм жизни сосредоточено в зонах контакта геологических сфер Земли: на береговых линиях различных водоемов, рек, озер, морей, — так как там встречаются виды, освоившие наземно-воздушную, почвенную и водную среду.

Некоторые ученые дополнительно выделяют деструктивную, средообразующую и информационную функции живого вещества.

Деструктивная функция проявляется в том, что живое вещество активно участвует в процессах разрушения как органического вещества, так и неорганического (минералы, горные породы). Благодаря этим процессам атомы, связанные в минералах, горных породах и организмах, в противоположность концентрационной функции возвращаются в круговороты веществ.

Средообразующая функция связана с тем, что живые организмы активно участвуют в формировании химического состава атмосферы, гидросферы и в образовании почвы. Так, почва — это продукт жизнедеятельности живых организмов.

Информационная функция заключается в том, что только живому веществу присуща способность воспринимать, хранить и перерабатывать информацию.

Итак, живое вещество биосферы разрушается и вновь создается преимущественно благодаря размножению организмов. Главное условие жизни определяется пространством существования зеленых растений, т. е. областью планеты, пронизанной солнечным светом.

Вопросы и задания

1. В чем заключается геохимическая функция живого вещества?
2. Какие физиологические процессы лежат в основе геохимической функции живого вещества?
3. В чем состоит концентрационная функция живого вещества? Приведите примеры, иллюстрирующие концентрационную функцию живого вещества.
4. Какое значение имеет деструктивная функция живого вещества?

§ 37. Гомеостаз биосферы

В чем заключается гомеостаз биосферы?

Устойчивость биосферы. Биосфера как саморегулирующаяся система обладает устойчивым динамическим равновесием, т. е. *гомеостазом*.

Как открытая система биосфера только тогда устойчива, когда имеет достаточное внутреннее разнообразие. Ее разнообразие проявляется в неоднородности климатических зон, сложном рельефе Земли, многообразии биогеоценозов и видов организмов.

Устойчивость биосферы обусловливается одновременно постоянством и изменчивостью живого вещества и его окружения. Согласно палеонтологическим данным, живое вещество существует на Земле около 3,8 млрд лет, что свидетельствует об устойчивости (гомеостазе) биосферы.

Особенности биологического круговорота в биосфере. Потоки энергии не могут быть повторно использованы на Земле, так как в конечном итоге все виды энергии превращаются в тепловую энергию и уходят в космическое пространство.

Земля, в силу своих размеров, не способна удерживать гравитационными силами только водород и гелий. Остальные элементы задерживаются на Земле благодаря постоянным круговоротам, происходящим в том числе с участием живых организмов.

С образованием на Земле живого вещества химические элементы непрерывно циркулируют в биосфере, переходя из внешней среды в организмы, из них — вновь во внешнюю среду.

Круговорот углерода. Миграция углерода в биосфере протекает двумя путями. Один путь включает поглощение углекислого газа наземными растениями и некоторыми бактериями в процессе фотосинтеза и хемосинтеза, выделение в атмосферу в процессе дыхания или последующее «захоронение» в виде торфа, угля, нефти и осадочных пород. Ископаемое топливо возвращается в атмосферу при горении (рис. 52).

Другой путь миграции углерода заключается в растворении углекислого газа в водах Мирового океана. Здесь углекислый газ переходит в угольную кислоту (H_2CO_3) и ее анионы: HCO_3^-, CO_3^{2-}, а затем биогенным способом или на основе химических реакций соединяется с кальцием, образуя огромные массы карбоната кальция ($CaCO_3$). В результате этого появляются мощные по толщине карбонатные породы. Накоплению карбоната кальция способствуют диатомовые водоросли, одноклеточные животные с известковым скелетом.

Круговорот азота. Несмотря на то что в атмосферном воздухе много газообразного азота (78 %), для растений и животных он не доступен. Растениям энергетически более выгодно использовать азот, входящий в состав минеральных солей, а животным — получать азот в составе белков.

Процесс связывания газообразного азота осуществляют бактерии — азотфиксаторы, живущие в почве и на корнях бобовых растений (клубеньковые бактерии). Азот почвы потребляют растения, всасывая корнями растворы минеральных солей. Животные потребляют азот в составе растительных белков. Белки мертвых животных и растений разлагают бактерии до минерального состояния. Возврат азота происходит в результате вымывания его из почвы и выделения в атмосферу в виде чистого азота или его оксидов в основном благодаря деятельности микроорганизмов (см. рис. 52).

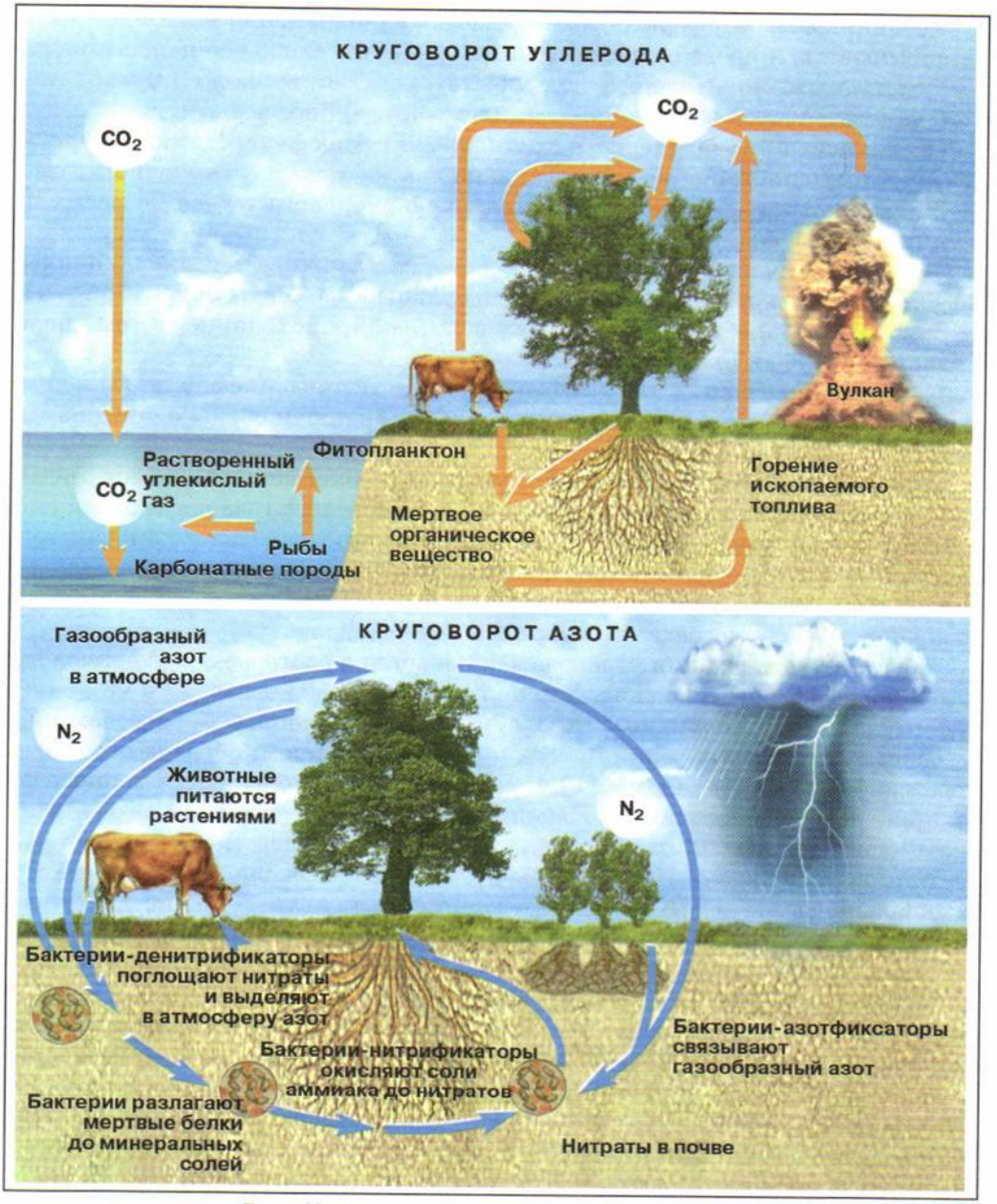


Рис. 52. Схемы биологического круговорота

Минеральные соли азота, попадающие в водоемы, проходят по пищевым цепям: водное растение — водное животное — микроорганизмы. Затем они возвращается в атмосферу. Таким образом, круговорот азота включает процессы, которые осуществляются благодаря деятельности бактерий.

К таким процессам относятся аммонификация, нитрификация, денитрификация, азотфиксация.

Аммонификация — процесс разложения белков (гниение) с образованием аммиака, осуществляемый редуцентами. При этом происходит минерализация органического вещества.

Нитрификация — окисление солей аммиака в соли азотной кислоты. Этот процесс идет поэтапно: первый этап — соли аммиака превращаются в соли азотистой кислоты (нитриты); второй этап — нитриты превращаются в нитраты (соли азотной кислоты). Осуществляется нитрификация почвенными нитрифицирующими бактериями.

Денитрификация — процесс разложения солей азотной кислоты до газообразного азота, осуществляемый денитрифицирующими бактериями.

Азотфиксация — процессы образования азотистых соединений путем фиксации (усвоения) атмосферного азота свободноживущими почвенными бактериями или клубеньковыми бактериями, живущими в симбиозе с корнями бобовых растений.

Человек своей хозяйственной деятельностью может существенно нарушать равновесие цикла круговорота азота. Например, при распашке земель резко (примерно в 5 раз) снижается активность процесса фиксации азота микроорганизмами и, наоборот, активизируются процессы денитрификации (разложения). В результате в почве значительно уменьшается содержание азота, что ведет к снижению почвенного плодородия.

Круговорот фосфора. Основная масса фосфора сосредоточена в минеральной части литосферы.

Круговорот фосфора состоит из двух частей — наземной и морской. В горных породах фосфор находится в апатитах. В процессе выветривания горных пород фосфор в составе минеральных соединений переносится природными водами в Мировой океан. Здесь он переходит в состав фитопланктона (главным образом одноклеточных зеленых водорослей), который служит пищей водным животным. Фосфор в виде солей накапливается в тканях морских животных (в скелете), часть его уходит в глубокие слои и накапливается в илах.

Возврат фосфора на сушу может происходить при поднятии земной коры. Определенное количество фосфора переносится из водной среды на сушу морскими птицами и частично — при промысле морепродуктов.

Из почвы фосфор извлекается наземными растениями и преобразуется ими в фосфорсодержащие органические вещества. С мертвыми остатками организмов фосфор вновь возвращается в почву.

Вопросы и задания

1. Как вы думаете, почему биосфера представляет собой открытую саморегулирующуюся систему?
2. Чем обеспечивается устойчивость биосферы?
3. В чем состоят особенности биологического круговорота?
4. Каким образом в биосфере происходит круговорот углерода?
5. Какие организмы участвуют в круговороте азота?
6. Составьте схему круговорота фосфора в биосфере.

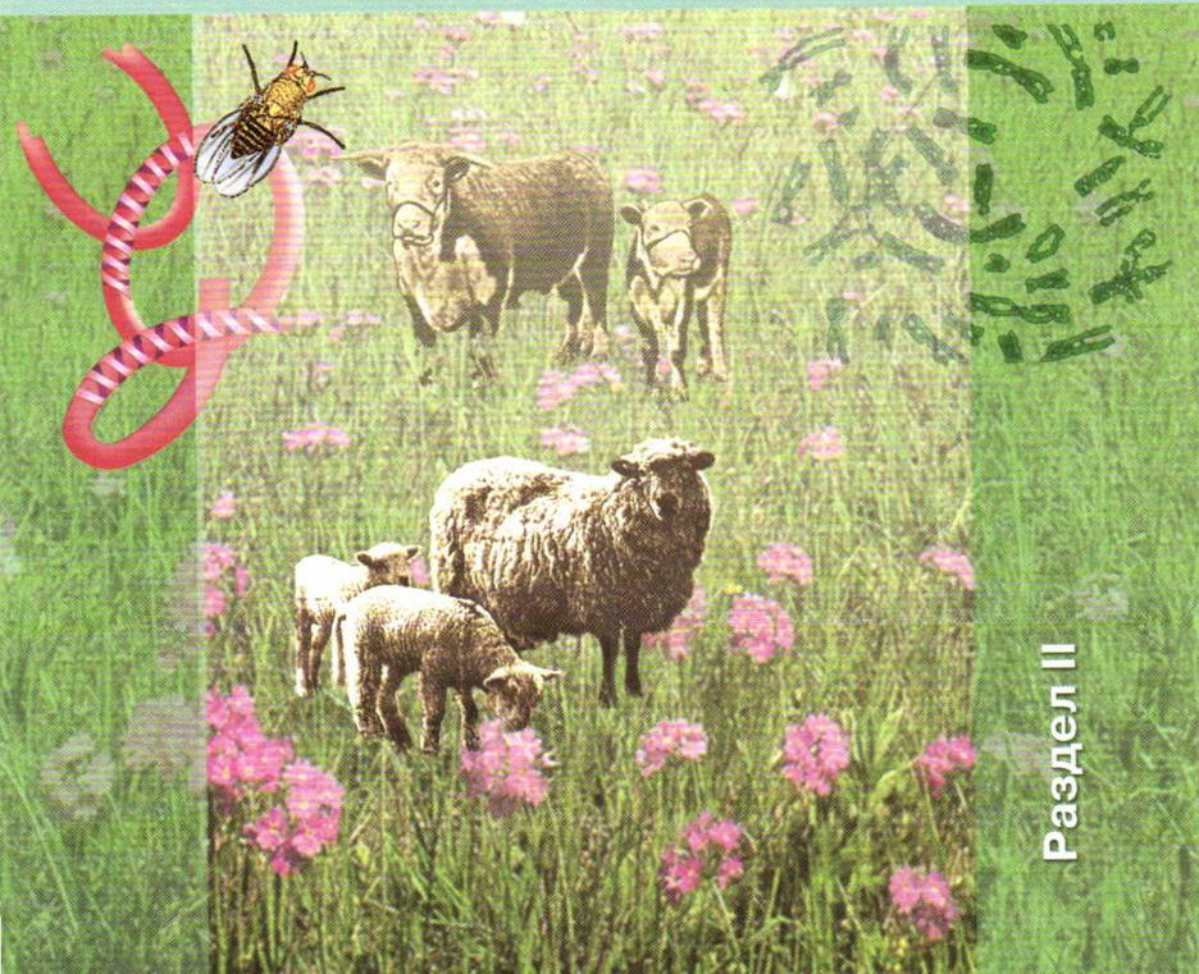
НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Закономерности наследственности 174

Закономерности изменчивости 201

Генетика человека 211

Генетика и селекция 222



ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

§ 38. Генетика как наука

Что такое наследственность?
Что такое изменчивость?

Велик и многообразен мир живых организмов, населяющих Землю. Разнообразие и одновременно сходство живых существ — фундаментальная особенность жизни. Чем обеспечивается такая особенность?

Многообразие органического мира обусловлено свойствами живой природы — наследственностью и изменчивостью. Эти фундаментальные свойства изучает генетика.

Предмет изучения генетики. *Генетика* (от греч. genesis — происхождение) — это наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости. Генетические исследования и методы генетики имеют важное значение для развития биологической науки в целом. Именно поэтому XVI Всемирный генетический конгресс в Канаде (1988) проходил под девизом «Генетика и единство биологии».

Наследственность обеспечивает материальную (морфологическую и анатомическую) и функциональную преемственность организмов, обусловливая их сходство. Наследственность реализуется в ходе *наследования* при размножении организмов, т. е. в процессе передачи информации о признаках и особенностях развития.

Наследственность неразрывно связана с *изменчивостью* — способностью организмов в ряду поколений приобретать новые признаки и свойства и утрачивать прежние. Изменчивость позволяет организмам быстро и эффективно приспосабливаться к изменяющимся условиям среды.

Свойства наследственности и изменчивости прослеживаются в пределах отдельных организмов и видов. Это, в частности, можно проследить на примере человека. Различия людей очевидны практически по любым признакам. Неодинаковы морфологические признаки (цвет волос, глаз, форма ушной раковины, носа и т. д.) и физиологические (обмен веществ, восприимчивость к болезням и др.). В то же время каждый человек в большей или меньшей степени похож на своих родителей, дедушек, бабушек или других кровных родственников.

Научные достижения генетики способствуют решению многих проблем, касающихся сущности жизни. Генетика занимает центральное место в

системе биологических и медицинских наук. Она сыграла ведущую роль в разработке современной теории эволюции, стала основой для возникновения и развития молекулярной биологии.

Велико практическое значение генетики, поскольку она представляет собой теоретическую основу селекции полезных для человека микроорганизмов, сортов культурных растений и пород домашних животных, способствует успехам практической медицины. Помимо этого, генетические знания имеют важное мировоззренческое значение, поскольку позволяют человеку правильно понимать сущность природных процессов и явлений.

Основные этапы развития генетики. До начала XX в. попытки ученых объяснить явления, связанные с наследственностью и изменчивостью, имели в основном умозрительный характер. Постепенно было накоплено множество сведений относительно передачи различных признаков от родителей потомкам. Однако четких представлений о закономерностях наследования у биологов того времени не было. Исключением стали работы австрийского естествоиспытателя Г. Менделя.

Г. Мендель в своих опытах с различными сортами гороха установил важнейшие закономерности наследования признаков, которые легли в основу современной генетики. Результаты своих исследований Г. Мендель изложил в статье, опубликованной в 1865 г. в «Трудах Общества естествоиспытателей» в г. Брно. Однако опыты Г. Менделя опережали уровень исследований того времени, поэтому данная статья не привлекла внимания современников и оставалась невостребованной в течение 35 лет, вплоть до 1900 г. В этом году три ботаника — Г. Де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. Чермак в Австрии, независимо проводившие опыты по гибридизации растений, натолкнулись на забытую статью Г. Менделя и обнаружили сходство результатов своих исследований с результатами, полученными Г. Менделем. 1900 год считается годом рождения генетики.

Первый этап развития генетики (с 1900 примерно до 1912 г.) характеризуется утверждением законов наследственности в гибридологических опытах, проведенных на разных видах растений и животных. В 1906 г. английский ученый В. Бэтсон предложил важные генетические термины «ген», «генетика». В 1909 г. датский генетик В. Иоганнсен ввел в науку понятия «генотип», «фенотип».

Второй этап развития генетики (приблизительно с 1912 до 1925 г.) связан с созданием и утверждением *хромосомной теории наследственности*, в создании которой ведущая роль принадлежит американскому ученому Т. Моргану и его ученикам. (Подробно о хромосомной теории наследственности см. § 42.)

Третий этап развития генетики (1925—1940) связан с искусственным получением мутаций — наследуемых изменений генов или хромосом (см. § 46). В 1925 г. русские ученые Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов впервые открыли, что проникающее излучение вызывает мутации генов и хромосом. В это же время были заложены генетико-математические методы изучения процессов, происходящих в популяциях. Фундаментальный вклад в генетику популяций внес С. С. Четвериков.

Для *современного этапа развития генетики*, начавшегося с середины 50-х годов XX в., характерны исследования генетических явлений на молекулярном уровне. Этот этап ознаменован выдающимися открытиями: созданием модели ДНК, определением сущности гена, расшифровкой генетического кода. В 1969 г. химическим путем вне организма был синтезирован первый относительно небольшой и простой ген. Спустя некоторое время ученым удалось осуществить введение в клетку нужного гена и тем самым изменить в желаемую сторону ее наследственность.

Основные задачи современной генетики заключаются в познании новых закономерностей наследственности и изменчивости и в изыскании путей их практического использования.

Методы генетики. Основным методом исследования наследственности и изменчивости организмов является *гибридологический анализ*. В основу своих исследований этот метод впервые положил Мендель. Суть метода состоит в скрещивании (гибридизации) организмов, отличающихся друг от друга *контрастными (альтернативными)* признаками, и в детальном анализе данных признаков у полученных потомков гибридов.

Процесс материальной наследственности в поколениях отдельных клеток и организмов изучают на основе *цитогенетического метода*. Можно сказать, что этот метод служит для исследования количества, формы, размеров хромосом. В целях изучения функционирования хромосом и механизмов их самовоспроизведения при клеточном делении все чаще привлекают биохимические, биофизические и физиологические методы.

Действие гена и его проявление в индивидуальном развитии организма изучают с помощью *феногенетического метода*. В его основу входят такие приемы, как трансплантация наследственно различных тканей, пересадка ядер из одной клетки в другую, методы культуры тканей с получением клонов из одиночных соматических живых клеток и др.

Методы генетических исследований часто включают элементы математической статистики.

Исследования частоты распространения отдельных генов, генотипов, хромосомных аномалий в относительно обособленных человеческих популяциях осуществляют на основе *популяционного метода*. Этот метод

позволяет предсказать распространение наследственных болезней, определить отрицательные последствия родственных браков, выявить генетическую историю человеческих популяций.

Генетика, как всякая наука, имеет свой предмет и методы исследования, обладает собственным терминологическим аппаратом (совокупностью понятий), теоретической базой: теориями, законами, закономерностями, правилами.

Вопросы и задания

1. Что является предметом изучения генетики?
2. Что такое наследственность и изменчивость?
3. Как взаимосвязаны явления наследственности и изменчивости?
4. Назовите существенные научные достижения, характерные для отдельных периодов развития генетики.

§ 39. Закономерности наследования. Моногибридное скрещивание

Как вы думаете, почему Г. Менделю удалось установить закономерности наследования задолго до становления генетики как науки?

План эксперимента. Закономерности наследования признаков организма были установлены Г. Менделем. Этому способствовал правильно выстроенный план эксперимента: подбор материала для опытов, продуманная схема скрещиваний, математический анализ полученных результатов. Именно количественный подсчет гибридов дал Менделю аргументы для обоснования идеи *дискретности наследственных факторов* (позднее названных *генами*). Наследственные факторы (гены) дискретны, т. е. они не сливаются, не смешиваются.

Гениальное объединение биологического эксперимента и математического анализа позволило Менделю открыть новый мир многообразных и сложных явлений. Разработанный им метод получил название *гибридологического анализа*.

Мендель (в отличие от своих предшественников) брал во внимание не весь комплекс разнообразных признаков у родителей и их потомков, а учитывал и анализировал наследование только отдельных парных, *альтернативных* признаков.

Успех работы был также обеспечен тем, что он выбрал весьма удачный объект исследования — горох, имеющий много разновидностей, отличающихся альтернативными признаками (рис. 53).

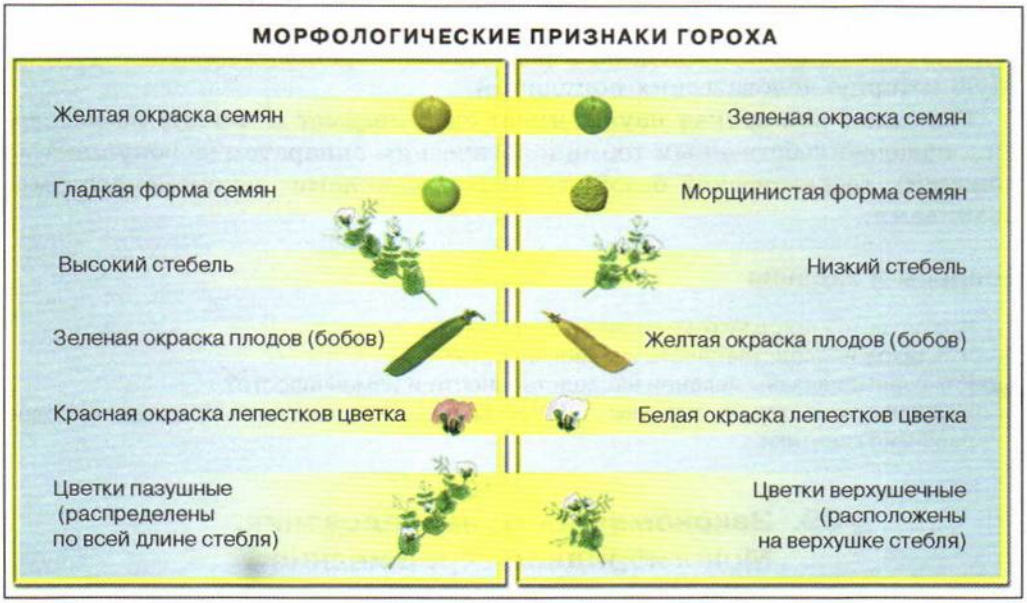


Рис. 53. Пары альтернативных признаков у гороха

Прежде чем начать опыты, Г. Мендель тщательно проверил чистосортность — *гомозиготность* материала. Для этого он все сорта гороха высевал в течение нескольких лет и, убедившись в однородности материала, приступил к экспериментам. В своей работе Г. Мендель применил метод *гибридизации* (от лат. hibrida — помесь) — скрещивание особей, относящихся к разным сортам (породам, видам, родам) растений (или животных). Он использовал разные расы гороха, которые отличались по одной или двум парам признаков (например, по окраске или форме семян), и получал *гибриды* — потомство от скрещивания двух генетически различающихся организмов.

Для обозначения родительских форм и наследственных признаков при гибридизации Г. Мендель разработал свою особую символику:

P (от лат. parentes — родитель) — родительские организмы, взятые для скрещивания, отличающиеся наследственными признаками;

F (от лат. fillius — поколение) — гибридное потомство;

F_1 — первое поколение; F_2 — второе поколение и т. д.

Символом ♂ (щит Марса) Мендель обозначил мужские организмы, символом ♀ (зеркало Венеры) — женские организмы.

Закономерности наследования при моногибридном скрещивании. Скрещивание особей, отличающихся друг от друга по двум вариантам одного и того же признака, называется *моногибридным скрещиванием*. Для моногибридного скрещивания Г. Мендель выбирал растения гороха, четко различающиеся по какому-либо признаку, например по окраске семян (желтой или зеленой). Семена этих растений ученый высевал на протяжении ряда поколений и убедился, что они размножаются «в чистоте», т. е. без расщепления потомства: растения, выращенные из желтых семян, давали только желтые семена, а растения, выращенные из зеленых семян — зеленые. Затем он скрещивал растения этих чистых линий между собой, и во всех случаях полученные гибриды первого поколения (F_1) имели лишь желтые семена. Признак, проявляющийся у гибридов первого поколения (F_1), Мендель назвал *доминантным*, а не проявляющийся — *рецессивным*.

На основе анализа гибридов первого поколения Г. Мендель сформулировал *правило единообразия гибридов первого поколения: в первом поколении гибридов проявляется только доминантный признак.*

Моногибридное скрещивание схематично проиллюстрировано на рис. 54.

Из схемы видно, что родительские особи гороха в результате мейоза образовали гаметы. У одной из родительских особей по интересующему нас признаку — окраске семян — образовались гаметы, несущие ген *A*, у другой особи — гаметы с геном *a*. Слияние разнополых гамет при оплодотворении обусловило появление зигот с генотипом *Aa*. *Генотип* (от греч. typos — форма) — совокупность всех генов, локализованных в хромосомах данного организма. Все растения (гибриды первого поколения — F_1) имели только желтые семена. Иными словами, у гибридов первого поколения был одинаковый *фенотип* (от греч. phaino — являю, typos — форма) — совокупность всех признаков и свойств организма, сложившихся в процессе индивидуального развития генотипа во взаимодействии с условиями окружающей среды.

Затем Г. Мендель дал возможность гибридам первого поколения (F_1) самоопылиться и получил второе поколение гибридов (F_2), у которого обнаружилось расщепление по окраске семян: три части гибридов имели желтые семена, одна часть — зеленые.

Г. Мендель по анализу полученных результатов сформулировал *закон расщепления: в потомстве, полученном при самоопылении гибридов первого поколения, наблюдается расщепление — $^1/_4$ особей из гибридов второго поколения* (F_2) *имеет рецессивный признак, $^3/_4$ — доминантный.*

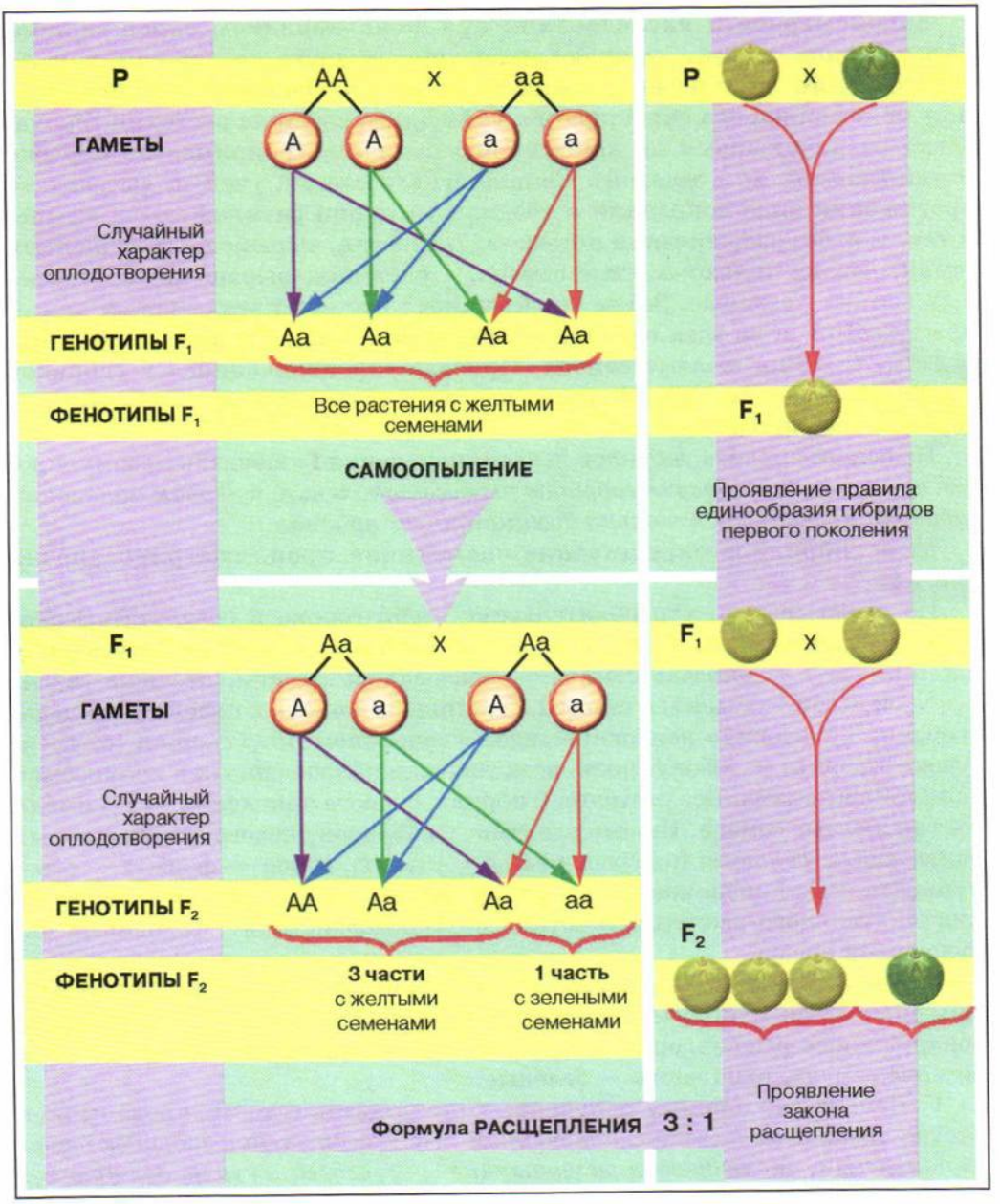


Рис. 54. Схема, отражающая закономерности наследования при моногибридном скрещивании

Цитологические основы закона расщепления. Чтобы понять цитологические основы закона расщепления, нужно иметь в виду, что гомологичные хромосомы (см. § 10) имеют идентичные участки — гены, которые определяют развитие одного и того же признака (рис. 55). Такие гены называются *аллельными генами (аллелями)*.

В клетке или организме, точнее, в их гомологичных хромосомах, может быть пара аллельных генов, определяющих развитие только доминантного признака *(АА)* или развитие только рецессивного признака *(аа)*, а могут быть и разные аллельные гены *(Аа)*.

Клетка или организм, гомологичные хромосомы которых несут одинаковые аллели данного гена, называется *гомозиготой* (по данному признаку). Гомозиготы *(АА* и *аа)* по данному гену образуют только один вид (сорт) гамет: $АА \rightarrow А$.

Клетка или организм, гомологичные хромосомы которых несут разные аллели данного гена *(Аа)*, называется *гетерозиготой*. Гетерозиготы по данному гену образуют разные виды (сорта) гамет: $Аа \rightarrow А; а$.

Цитологические основы закона расщепления можно проиллюстрировать схемой (см. рис. 54).

Гипотеза чистоты гамет. Для объяснения полученного расщепления Г. Мендель предложил *гипотезу чистоты гамет*, согласно которой *половые клетки (гаметы) несут только по одному аллелю каждого из признаков и свободны (чисты) от других аллелей этого признака*. Гибрид дает разные виды «чистых» гамет. Напомним, что они несут только один ген из каждой пары аллельных генов. Случайное слияние при оплодотворении разных видов гамет приводит к появлению комбинаций генов у гибридов второго поколения (F_2) и, следовательно, расщеплению признаков.

Цитологическое обоснование гипотеза чистоты гамет получила в XX в. Оно базируется на анализе поведения гомологичных хромосом во время мейоза (см. § 18). В гомологичных хромосомах находятся аллельные гены (рис. 55). Поскольку гомологичные хромосомы в анафазе первого деления мейоза расходятся и попадают в разные клетки, то и аллельные гены оказываются в разных гаметах, т. е. гаметы действительно «чистые», так как не содержат парных аллелей. Вероятность встреч при оплодотворении мужских и женских половых клеток с доминантными и рецессивными аллелями равная. Поэтому случайный характер соединения гамет при оплодотворении в результате оказывается закономерным.

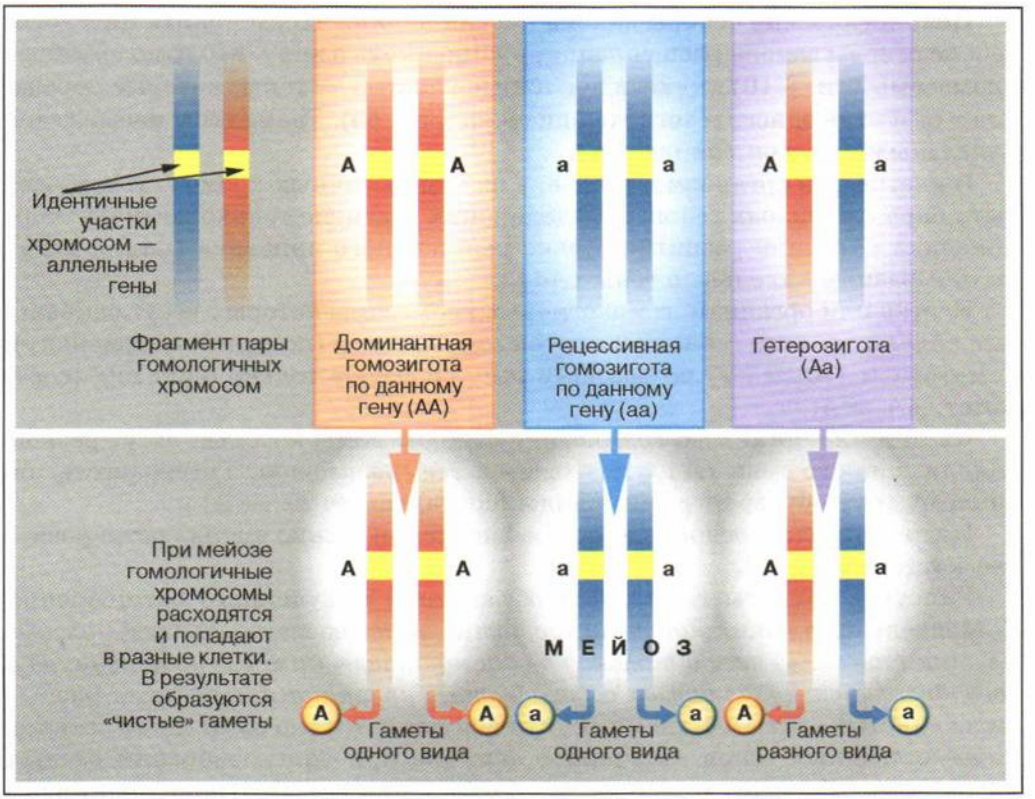


Рис. 55. Схема, отражающая гипотезу чистоты гамет

Вопросы и задания

1. В чем особенности метода гибридологического анализа?
2. Почему выбор гороха в качестве объекта обусловил успех опытов Г. Менделя?
3. Какое значение для исследований Г. Менделя имел количественный анализ?
4. Сформулируйте правило единообразия гибридов первого поколения.
5. Дайте цитологическое обоснование правилу единообразия гибридов первого поколения.
6. В чем суть закона расщепления? В каком соотношении происходит расщепление у гибридов второго поколения по генотипу; по фенотипу?
7. Возможно ли существование гетерозиготных особей, если у них доминантный фенотип?
8. Возможно ли существование гетерозиготных особей, если у них рецессивный фенотип?

§ 40. Дигибридное скрещивание

Чем отличаются условия и результаты дигибридного скрещивания от моногибридного скрещивания?

Дигибридное скрещивание. После выявления закономерностей наследования одной пары альтернативных признаков (при моногибридном скрещивании) Г. Мендель приступил к скрещиванию форм, различающихся по двум парам признаков, т. е. к *дигибридному скрещиванию*, для которого использовал растения гороха, различающиеся по форме и окраске семян. Он скрещивал между собой гомозиготные (чистосортные) растения с гладкими желтыми семенами и чистосортные растения с морщинистыми зелеными семенами. У всех гибридов первого поколения семена были гладкими и желтыми, следовательно, проявилось *правило единообразия гибридов первого поколения* (рис. 56).

Затем Г. Мендель провел скрещивание особей первого поколения, гетерозиготных по двум парам альтернативных признаков — по форме и окраске семян. В результате такого скрещивания во втором поколении гибридов (F_2) было обнаружено расщепление. Мендель подсчитал, что желтых гладких семян оказалось 315, желтых морщинистых — 101, зеленых гладких — 108, зеленых морщинистых — 32. Проанализировав характер расщепления, Мендель сделал вывод, что при скрещивании особей, гетерозиготных по двум признакам, т. е. *дигетерозиготных* гибридов первого поколения, в F_2 проявляется расщепление в отношении 9 : 3 : 3 : 1. Девять частей приходится на желтые гладкие семена, три части — на желтые морщинистые, три — на зеленые гладкие и одна часть — на зеленые морщинистые. Г. Мендель обратил внимание на то, что в F_2 появились не только признаки исходных форм, но и новые комбинации: желтые морщинистые и зеленые гладкие.

Мендель сделал вывод, что форма семян наследуется независимо от окраски. Объяснение этого заключается в том, что каждая пара аллельных генов распределяется у гибридов независимо друг от друга, т. е. аллели из различных пар могут комбинироваться в любых сочетаниях (рис. 57). В нашем примере у дигетерозиготной особи *(AaBb)* при формировании гамет аллель *A* может оказаться в одной гамете как с аллелем *B*, так и с аллелем *b*. Точно такой же аллель *a* может попасть в одну гамету либо с аллелем *B*, либо с аллелем *b*.

Таким образом, у гетерозиготной особи образуются четыре возможные комбинации генов в гаметах: *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Всех гамет образуется поровну, по 25 %. Естественно, что при скрещивании этих гетерозиготных особей любая из четырех типов гамет одной родительской особи может

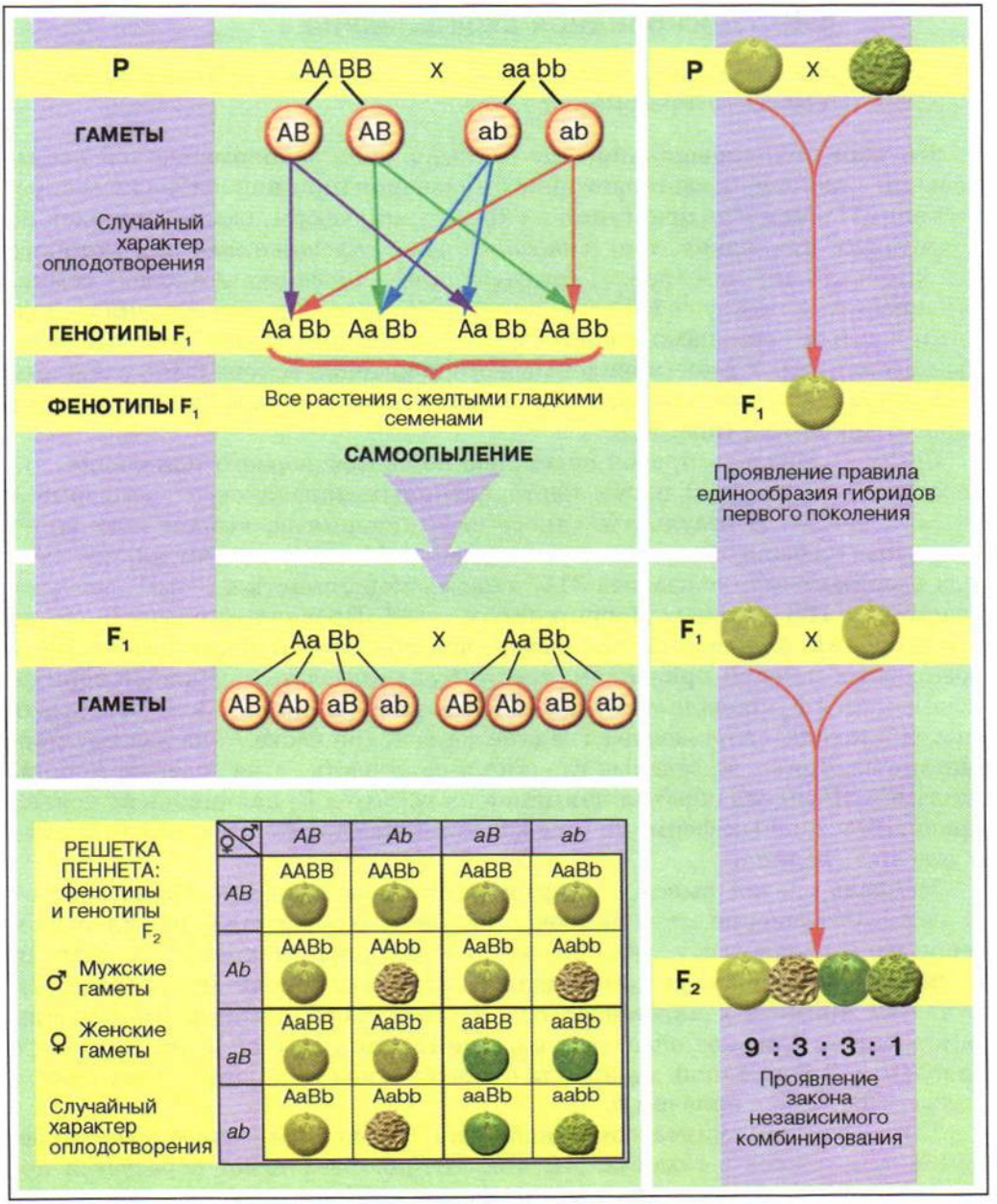


Рис. 56. Схема дигибридного скрещивания, отражающая закон независимого комбинирования

быть оплодотворена любой из четырех типов гамет, образованных другой родительской особью, т. е. возможно 16 комбинаций.

Используя решетку Пеннета (она названа по имени ученого, предложившего удобную форму записи, позволяющую учесть все категории зигот потомков по гаметам родительских форм), рассмотрим все возможные сочетания гамет при образовании генотипов гибридов второго поколения F_2 (см. рис. 56).

При подсчете фенотипов, записанных на решетке Пеннета, оказывается, что у гибридов F_2 произошло расщепление по фенотипу в отношении 9 : 3 : 3 : 1. Если подсчитать полученные особи по каждому признаку (отдельно по окраске и отдельно по форме), то результат окажется 12 + 4, т. е. такой же, как при моногибридном скрещивании — в отношении 3 : 1.

Итогом проведенной Г. Менделем работы стал *закон независимого комбинирования признаков (независимого наследования): при дигибридном скрещивании расщепление по каждой паре признаков у гибридов второго поколения идет независимо от других пар признаков и равно 3 : 1, как при моногибридном скрещивании.*

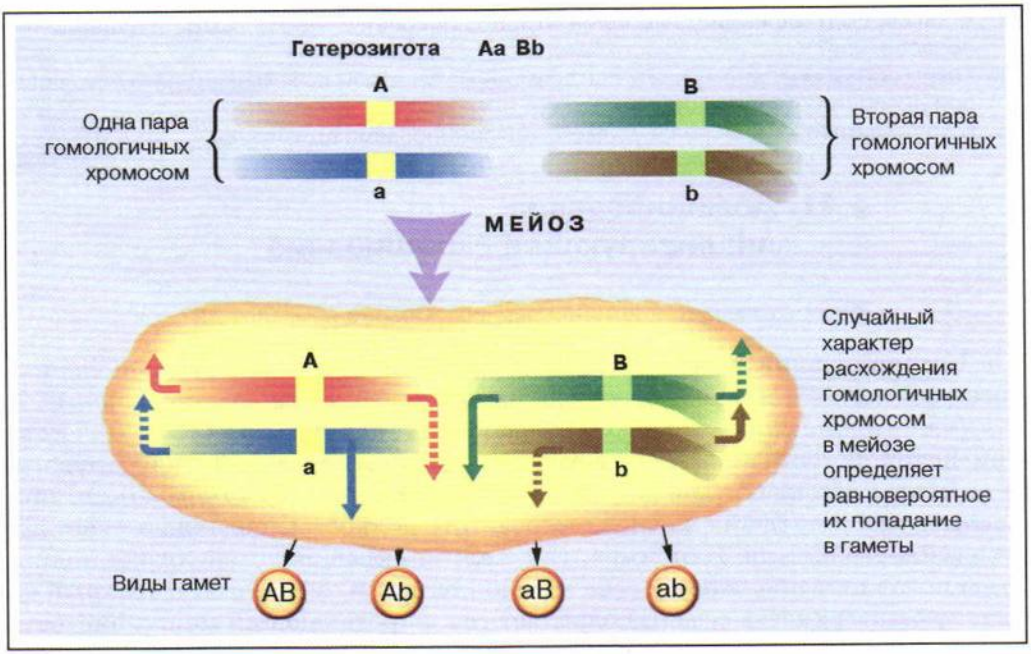


Рис. 57. Схема образования гамет при дигибридном скрещивании на основе свободного расхождения хромосом в метафазе

В XX в. генетики установили, что закон независимого комбинирования признаков справедлив только для тех случаев, когда гены, отвечающие за развитие непарных признаков (например, окраска и форма семян у гороха), находятся в разных *негомологичных* хромосомах (см. рис. 57).

Полигибридное скрещивание. В практике количество пар генов, по которым могут быть гетерозиготны скрещивающиеся организмы, чаще всего бывает более двух. В этом случае скрещивание называют *полигибридным*. Полигибридное скрещивание подчиняется тем же закономерностям, что и моногибридное, и дигибридное. При полигибридном скрещивании разнообразие ожидаемых комбинаций и генотипов, и фенотипов у гибридов второго поколения заметно возрастает. Например, при тригибридном скрещивании гетерозиготы образуют по 8 типов гамет, дающих 64 комбинации. В более общей форме расщепление по фенотипу происходит по формуле 3^n, где n — число пар признаков, взятых для скрещивания.

Вопросы и задания

1. Почему у гибридов второго поколения появляются новые, отличные от исходных форм, комбинации признаков?
2. Сколько типов гамет образуют дигетерозиготы?
3. В каком соотношении у гибридов второго поколения проявляется расщепление по фенотипу?
4. Каким образом можно выявить все возможные генотипы гибридов второго поколения при дигибридном скрещивании?
5. Сформулируйте закон независимого комбинирования признаков.

§ 41. Доминирование. Анализирующее скрещивание

В чем заключается доминирование? Как оно проявляется?

Доминирование. Правило единообразия гибридов первого поколения, установленное Г. Менделем, иногда называют *законом доминирования*.

Доминирование — это форма взаимодействия аллельных генов, при котором один из них в гетерозиготе подавляет действие другого. В опытах Г. Менделя наблюдалось явление *полного доминирования*, при котором доминантный аллель в гетерозиготе полностью подавляет действие рецессивного аллеля. Например, ген желтой окраски семян гороха полностью подавляет проявление гена зеленой окраски, а ген, ответственный за гладкую поверхность семян, подавляет ген, определяющий морщинистость семян. Именно поэтому гетерозиготные особи *(AaBb, AaBB, AABb)* фенотипически неотличимы от доминантных гомозигот *(AABB)* — и те и другие имеют желтые гладкие семена.

Неполное доминирование. Наряду с полным доминированием в природе часто наблюдается *неполное доминирование*. Неполное доминирование — один из видов взаимодействия аллельных генов, при котором доминантный аллель в гетерозиготе не полностью подавляет проявление рецессивного аллеля, и у гибридов первого поколения (F_1) выраженность признака имеет промежуточный характер. Так, у львиного зева, ночной красавицы известны две расы — с красными и белыми цветками. Гибриды, полученные при скрещивании этих двух рас, имеют цветки розовой окраски (рис. 58).

При дальнейшем скрещивании гибридов с розовой окраской цветков между собой в F_2 происходит расщепление, отличающееся от типичного для моногибридного скрещивания соотношения 3:1. В случае неполного доминирования соотношение фенотипов у гибридов F_2 равно 1:2:1, т. е. расщепление по фенотипу совпадает с расщеплением по генотипу. Это происходит потому, что гетерозиготные особи *(Aa)* отличаются по фенотипу от доминантных гомозигот *(AA)*.

Неполное доминирование представляет собой исключение из установленных Менделем закономерностей моногибридного скрещивания. Большой удачей Г. Менделя было то, что он выбрал для своих опытов с горохом признаки, наследование которых не имеет промежуточного доминирования.

Неполное доминирование достаточно широко распространено в природе. Оно наблюдается как у растений, так и у животных. Например, при скрещивании крупного рогатого скота красной и белой мастей получаются гибриды чалой масти, у них белые и красные волосы, более или менее равномерно перемешанные.

Анализирующее скрещивание. Г. Мендель впервые установил факт, что растения, сходные по внешнему виду, могут отличаться по наследственным свойствам. О генотипе организма, имеющего рецессивный признак, можно судить по его фенотипу. Например, растения гороха с зелеными семенами по данному признаку могут быть только рецессивными гомозиготами *(aa)*.

При полном доминировании гомозиготы *(AA)* и гетерозиготы *(Aa)* имеют одинаковый фенотип (например, семена желтой окраски). Для того чтобы определить генотипы таких особей, проводят *анализирующее скрещивание*, т. е. скрещивание особи, имеющей фенотипически доминантные признаки и неизвестный генотип, с особью, гомозиготной по рецессивным аллелям.

Например, у плодовой мушки дрозофилы длинные крылья доминируют над редуцированными (зачаточными) крыльями. Особь с длинными крыльями может быть гомозиготной *(BB)* или гетерозиготной *(Bb)*. Для установления ее генотипа следует провести анализирующее скрещивание, т. е. скрестить муху с неизвестным генотипом с мухой, гомозиготной по рецессивным аллелям *(bb)*, имеющей зачаточные крылья. Если у всех

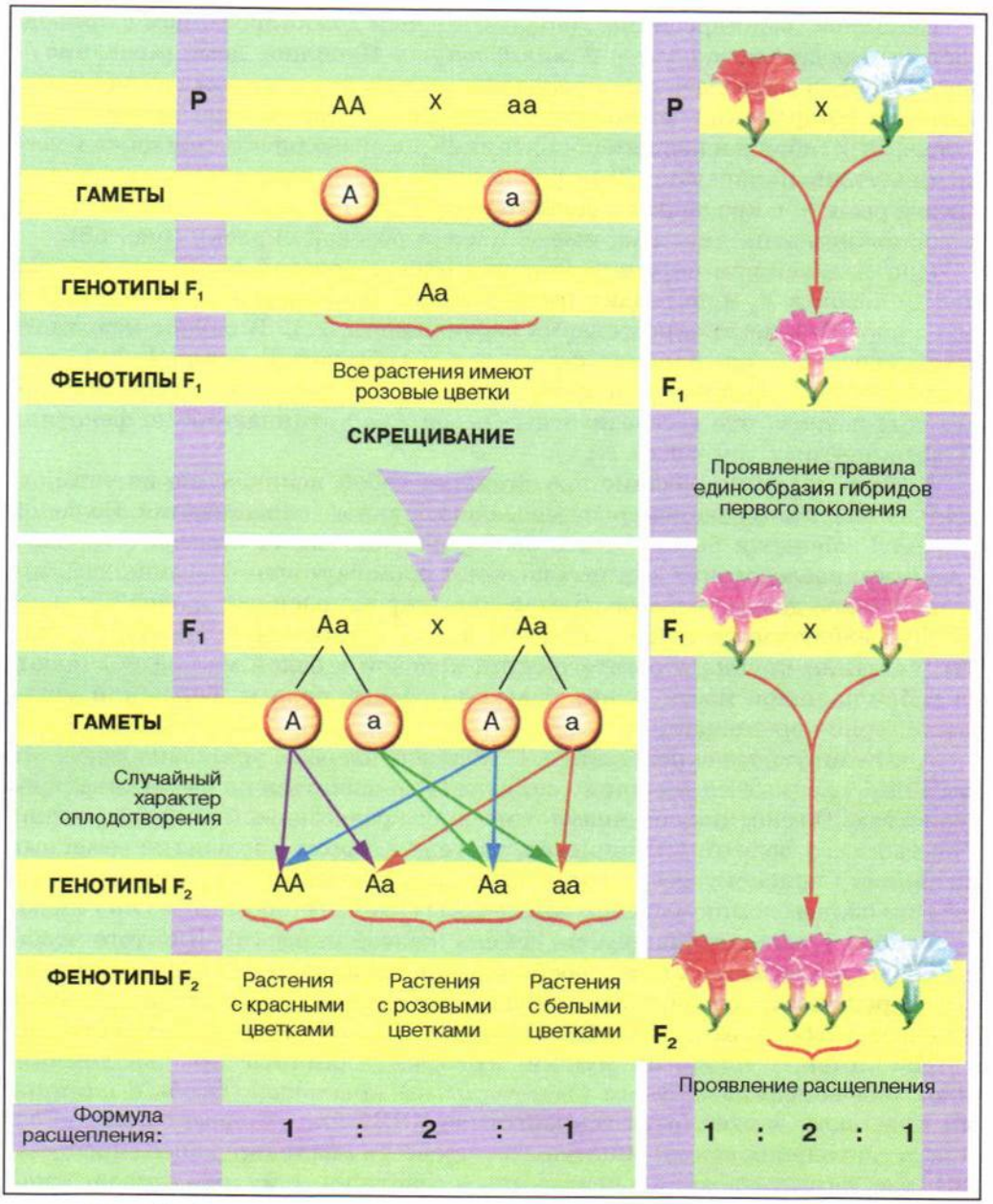


Рис. 58. Схема наследования признаков при неполном доминировании

потомков от этого скрещивания будут длинные крылья, то особь с неизвестным генотипом — доминантная гомозигота — *BB* (рис. 59).

Если же в потомстве численное соотношение особей с длинными и редуцированными крыльями будет равно 1:1, то особь с неизвестным генотипом — гетерозиготна *(Bb)*.

Определение генотипов имеет большое значение при селекционной работе в животноводстве и растениеводстве. Анализирующее скрещивание важно и для медицинской генетики, и генетики человека. Но в отличие от селекционеров и исследователей, которые могут ставить эксперименты

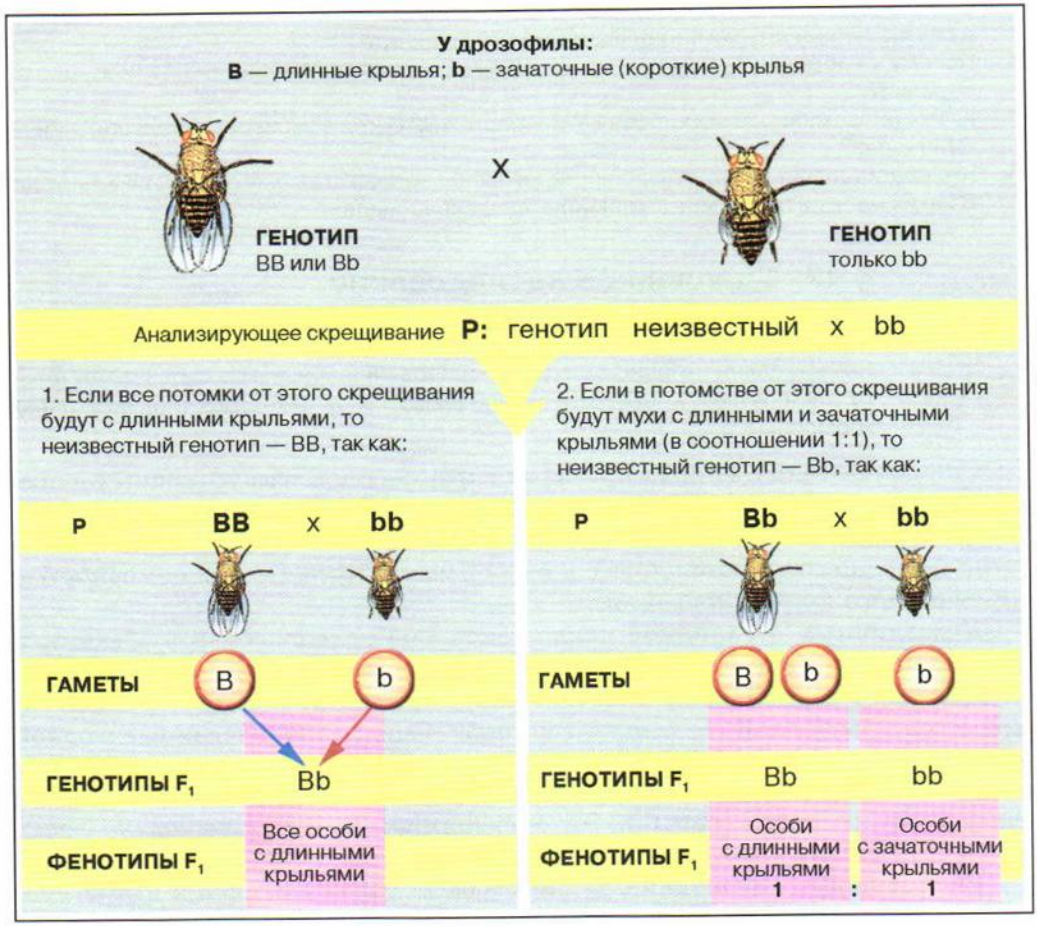


Рис. 59. Схема анализирующего скрещивания (на примере дрозофилы)

по скрещиванию организмов, ученые в области генетики человека и врачи, лишенные такой возможности, прибегают к изучению и анализу родословных. По числовым соотношениям потомков в родословных ищут браки, которые по ряду признаков являются анализирующими.

Вопросы и задания

1. Что представляет собой полное доминирование? Приведите примеры полного доминирования.
2. Чем характеризуется неполное доминирование? Приведите его примеры.
3. Соблюдаются ли закономерности наследования, установленные Г. Менделем, в случае неполного доминирования? Ответ поясните.
4. Почему у гибридов F_1 при неполном доминировании соблюдается правило единообразия?
5. Какой тип доминирования проявлялся у растений гороха в экспериментальной работе Г. Менделя?
6. Что представляет собой анализирующее скрещивание? Почему оно так называется? В каких целях используют анализирующее скрещивание?

§ 42. Сцепленное наследование. Хромосомная теория наследственности

Почему закон независимого комбинирования признаков справедлив только для случаев, когда пары неаллельных генов находятся в разных парах хромосом?

Сцепление генов. Во всех примерах скрещивания, рассмотренных в предыдущих параграфах, имело место независимое комбинирование, поскольку интересующие нас пары генов находились в разных парах хромосом. Такие гены свободно сочетаются друг с другом в соответствии с закономерностью независимого комбинирования.

У различных организмов число генов может насчитывать десятки и сотни тысяч, число же хромосом весьма ограниченно, другими словами, число генов значительно превосходит число хромосом. Вот почему в каждой хромосоме располагается множество генов. Гены, локализованные в одной хромосоме, образуют *группы сцепления*; обычно они попадают в гамету вместе. Число групп сцепления равно числу пар хромосом, или гаплоидному числу хромосом (рис. 60). Это экспериментально подтверждено у всех хорошо изученных в этом отношении организмов.

Сцепленное наследование. В случае расположения генов в одной хромосоме отмечается их *сцепленное наследование* — явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме (рис. 61).

Сцепленное наследование изучал американский генетик Т. Морган на примере наследования признаков у плодовой мушки дрозофилы. (В XX в. дрозофила стала основным объектом генетических исследований.) Были проведены эксперименты по скрещиванию гомозиготных по доминантным аллелям мух *(AABB)* с серым телом и длинными крыльями и гомозиготных мух по рецессивным аллелям *(aabb)* с темным телом и редуцированными крыльями.

У гибридов F_1 проявились только доминантные признаки — серая окраска тела и длинные крылья (согласно правилу единообразия гибридов первого поколения).

Затем гибриды F_1 вновь скрестили с мухами, гомозиготными по рецессивным аллелям *(aabb)*, т. е. провели анализирующее скрещивание.

Полученные результаты отличались от результатов дигибридного скрещивания. Ученые предположили, что пара неаллельных генов, т. е. генов, контролирующих развитие признаков окраски тела и длины крыльев, локализованы в одной хромосоме. В этом случае у дигетерозиготы возможно образование двух типов гамет *(AB* и *ab)* и появление двух типов потомков: с серым телом, длинными крыльями *(AaBb)* и темным телом с редуцированными крыльями *(aabb)*. Причем таких гибридов должно быть поровну (по 50 %),

Вид организмов	Число найденных групп сцепления	Гаплоидное число хромосом
Человек	23	23
Мышь	20	20
Тутовый шелкопряд	28	28
Дрозофила	4	4
Томат	12	12
Кукуруза	10	10
Ячмень	7	7
Горох	7	7

Рис. 60. Группы сцепления у разных видов организмов

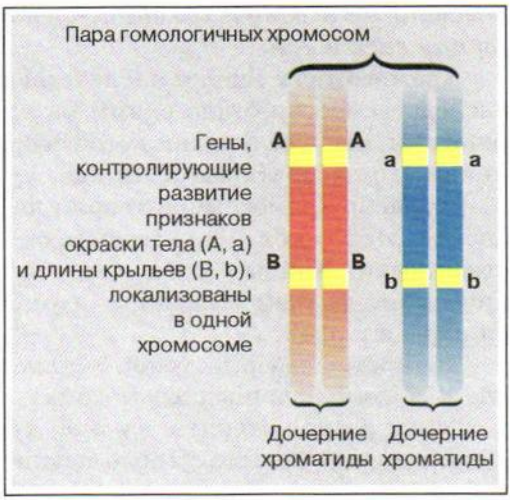


Рис. 61. Схема сцепления генов у дрозофилы

а формула расщепления — 1 : 1. Однако такого соотношения в эксперименте Моргана также не наблюдалось. Результаты анализирующего скрещивания были следующими: 41,5 % серых длиннокрылых мух; 41,5 % темных с редуцированными крыльями; 8,5 % темных длиннокрылых; 8,5 % серых с редуцированными крыльями.

Преобладание серых длиннокрылых и темных с редуцированными крыльями мух свидетельствовало о том, что гены *A* и *B* и *a* и *b* сцеплены, но не абсолютно. На это указывало появление мух с перекомбинированными признаками (серое тело, редуцированные крылья и темное тело, длинные крылья). Перекомбинация генов явилась следствием кроссинговера гомологичных хромосом у некоторых гамет (17 %) во время мейоза (см. § 18). Гаметы с перекомбинированными аллелями получили название *кроссоверных гамет*. Возникновение потомков с перекомбинированными признаками в экспериментах Т. Моргана — свидетельство нарушения сцепления генов.

В ходе исследований ученые убедились в том, что сцепление генов не всегда бывает полным. Оно может быть нарушено кроссинговером, приводящим к возникновению качественно новых (рекомбинантных) хромосом, вследствие чего образуются новые типы гамет. В итоге у потомков появляются новые комбинации признаков, отсутствующие у родительских особей.

Результаты экспериментов с мухой дрозофилой позволили сформулировать *закон сцепленного наследования (или закон Моргана): гены, локализованные в одной хромосоме, часто наследуются совместно, образуя группу сцепления.*

Хромосомная теория наследственности. Создание хромосомной теории наследственности стало одним из крупнейших теоретических обобщений генетики. Заслуга создания этой теории принадлежит Т. Моргану и сотрудникам его лаборатории К. Бриджесу, А. Стертеванту и Г. Мёллеру.

Согласно хромосомной теории наследственности, хромосомы являются носителями генов и представляют собой материальную основу наследственности. Каждая пара аллелей локализована в паре гомологичных хромосом, причем каждая из гомологичных хромосом несет по одному из пары аллелей.

Конкретные формы генов — аллели занимают одно и то же место — *локус* — в гомологичных хромосомах.

Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом.

Нарушение сцепления — следствие кроссинговера в мейозе. Частота кроссинговера (процент кроссинговера) между двумя неаллельными генами,

расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними: чем ближе расположены гены в хромосоме, тем теснее сцепление между ними и тем реже они разделяются при кроссинговере, и наоборот.

Закономерности, открытые научной школой Т. Моргана, были позднее подтверждены многочисленными исследованиями, проведенными на разных объектах.

Основные положения хромосомной теории наследственности заключаются в следующем.

- Гены расположены в хромосомах линейно.
- Каждый ген в хромосоме занимает определенное место (локус).
- Каждая хромосома представляет собой группу сцепления генов. Число групп сцепления у каждого вида организмов равно гаплоидному числу хромосом.
- Между гомологичными хромосомами может происходить обмен аллельными генами — кроссинговер.
- Расстояние между генами в хромосоме прямо пропорционально проценту кроссинговера. Это означает, что кроссинговер чаще может происходить между более удаленными друг от друга генами и реже — между близко расположенными генами.

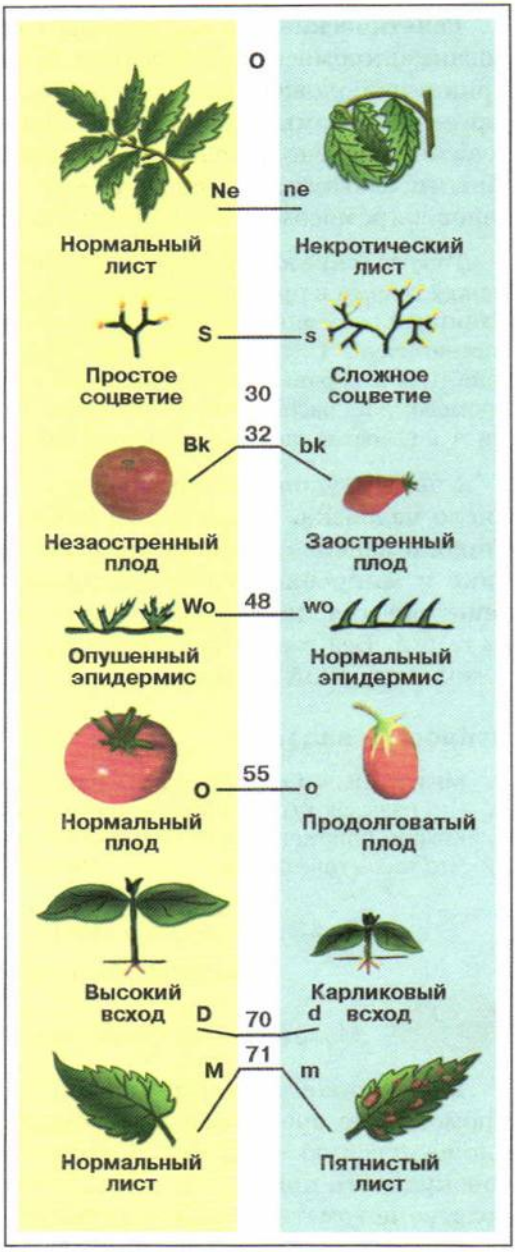


Рис. 62. Генетическая карта томата

Генетические карты. Принцип построения генетических карт (картирование) хромосом разработали Т. Морган и его ученики. В основу этого принципа положено представление о линейном расположении генов по всей длине хромосомы. Генетические карты хромосом представляют собой схему взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Иными словами, на генетических картах указан порядок расположения генов в хромосоме и относительные расстояния их друг от друга (рис. 62).

Генетические карты строятся на основе прямого перевода частоты кроссинговера между генами в предполагаемые (условные) расстояния между ними в хромосоме. Единицей расстояния на генетической карте является *морганида*. Одна морганида соответствует 1 % кроссинговера. Например, если частота кроссинговера между генами *A* и *B* равна 5 %, то это означает, что они расположены в одной и той же хромосоме на расстоянии 5 морганид. Если же частота кроссинговера между генами *A* и *C* составляет 17 %, то они разделены расстоянием в 17 морганид и т. д.

Ученым удалось картировать хромосомы многих организмов, в том числе человека. В настоящее время хромосомные и генетические карты широко используются на практике. Их применяют в селекционной практике и микробиологической промышленности, а также в медицинской генетике для диагностики ряда наследственных болезней и выявления мутаций. Без генетических карт невозможно развитие генной инженерии и молекулярной биологии.

Вопросы и задания

1. Между какими хромосомами чаще происходит кроссинговер?
2. Что называют группой сцепления? Чему равно число групп сцепления?
3. Каковы положения хромосомной теории наследственности?
4. Что такое генетическая карта? Какое значение имеет генетическое картирование?

§ 43. Генетика пола. Наследование, сцепленное с полом

Может ли наследование признаков быть связано с полом?

Первичные и вторичные половые признаки. Изучение поведения хромосом во время мейоза и оплодотворения позволило решить важную биологическую проблему — *определение пола*. Пол представляет собой совокупность признаков и свойств организма, обеспечивающих воспроизводство потомства и передачу наследственной информации.

Обычно различают первичные и вторичные половые признаки. К *первичным половым признакам* относят морфологические и физиологические

особенности организма, которые обеспечивают образование гамет и слияние их в процессе оплодотворения. Первичные половые признаки определяют также различия в строении внутренних и наружных половых органов.

К *вторичным половым признакам* относят такие признаки и свойства организма, которые непосредственно не обеспечивают процесса гаметогенеза, спаривания и оплодотворения, но играют определенную роль в половом размножении. Развитие вторичных половых признаков, например, у человека проявляется в следующем: у мальчиков — в росте волос на лице и теле, увеличении размеров кадыка, «ломке» голоса; у девочек — в округлении контуров тела, отложении жира в подкожной клетчатке, увеличении грудных желез, расширении костей таза. Такое подразделение признаков следует считать условным, так как вторичные половые признаки, контролируемые гормональной деятельностью, непосредственно связаны с нормальной работой первичнополовых органов — половых желез.

Признаки пола, как и любые другие признаки, определяются генами. Как известно, гены лежат в хромосомах. Еще Г. Мендель предполагал, что пол особи наследуется так же, как и любой другой признак при анализирующем скрещивании гетерозиготного *(Aa)* и гомозиготного рецессивного *(aa)* родителей.

Половые хромосомы. Рассмотрим половые различия хромосомных наборов на примере плодовой мухи дрозофилы (рис. 63).

В соматических клетках самцов дрозофилы имеются четыре пары хромосом. В трех этих парах гомологичные хромосомы одинаковы, а в четвертой паре — одна из хромосом палочковидная (*X*-хромосома), другая имеет вид крючка (*Y*-хромосома). У самок соматические клетки содержат также четыре пары хромосом, причем три пары точно такие же, как у самца, а четвертая пара представлена двумя *X*-хромосомами.

Напомним, что хромосомы, по которым особи разного пола отличаются друг от друга, называются *половыми хромосомами*. Хромосомы, одинаковые у особей обоих полов, носят название *аутосом* (см. § 10). Аутосомы обычно обозначают буквой *A*. Хромосомные формулы самцов и самок дрозофилы можно обозначить следующим образом:

Самец (♂) = $6A$ (аутосомы) + XY (половые хромосомы). Самка (♀) = = $6A$ (аутосомы) + XX (половые хромосомы).

Определение пола. Поскольку у самок дрозофилы в каждой из четырех пар хромосом обе хромосомы сходные, то после мейоза у нее образуются однотипные гаметы, содержащие по четыре хромосомы ($3A + X$) (см. рис. 62). У самцов вследствие различий в строении половых хромосом равновероятно образуются сперматозоиды с *X*-хромосомой ($3A + X$) и с *Y*-хромосомой ($3A + Y$).

Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, содержащим *X*-хромосому, то образуется зигота со следующей хромосомной формулой: $6A + XX$, а если

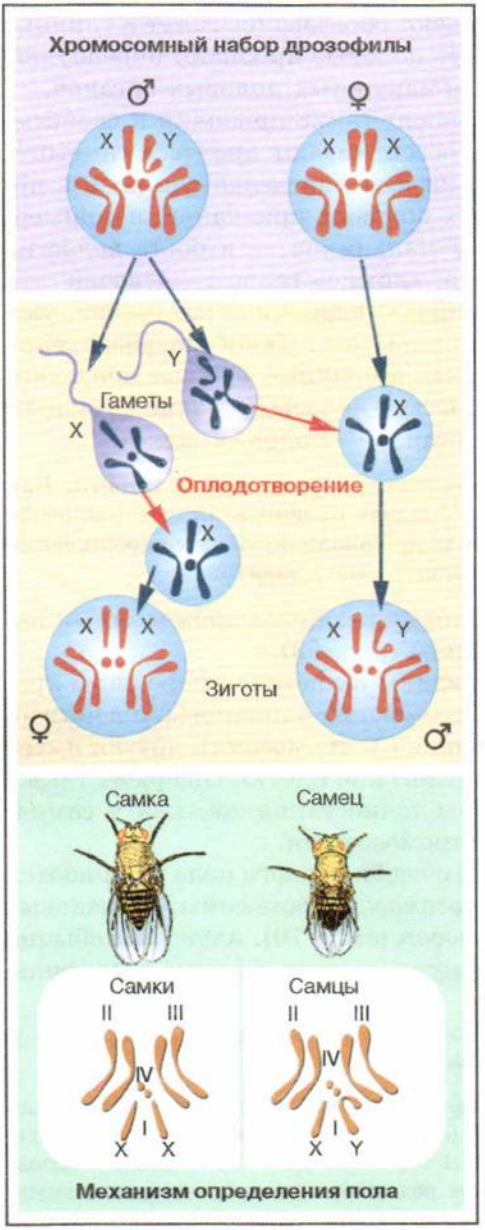


Рис. 63. Определение пола у дрозофилы

сперматозоидом с *Y*-хромосомой, то зигота имеет хромосомную формулу: $6A + XY$. В первом случае образуется самка *(XX)*, а во втором — самец *(XY)*.

Соотношение самцов и самок в потомстве мушки дрозофилы равновероятно.

Аналогично определяется пол у многих других животных, в том числе у человека. В соматических клетках женщины имеется 22 пары аутосом и две *X*-хромосомы, а в соматических клетках мужчин — 22 пары аутосом, одна *X*-хромосома и одна *Y*-хромосома. Яйцеклетки человека имеют одинаковые по форме хромосомы (хромосомная формула $22A + X$), а сперматозоиды бывают двух типов — с *X*-хромосомой (формула $22A + X$) и с *Y*-хромосомой (формула $22A + Y$). Если при оплодотворении участвует сперматозоид с *X*-хромосомой, то из зиготы развивается женская особь, если же яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом с *Y*-хромосомой, то из зиготы развивается мужская особь. Оба события равновероятны. Такой вариант определения пола, когда самки имеют две *X*-хромосомы, а самцы — одну *X*-хромосому и одну *Y*-хромосому, характерен для всех млекопитающих, нематод, моллюсков, иглокожих, большинства членистоногих, в том числе дрозофилы. В этом случае женский пол гомогаметный, а мужской — гетерогаметный.

У других животных, например у птиц, пресмыкающихся, многих видов рыб, некоторых земноводных и насекомых, в частности у бабочек, существует иной вариант определения пола. У них гомогаметен мужской пол (половые хромосомы *XX*), а гетерогаметен — женский *(XY)*.

Иногда встречаются виды организмов (пчелы, клопы), у которых гомогаметен женский пол *(XX)*, гетерогаметен мужской пол, но особи мужского пола имеют лишь одну половую хромосому *(X0)*.

Наследование, сцепленное с полом. Признаки, наследуемые с половыми хромосомами, получили название *признаков, сцепленных с полом.*

У человека наследование признаков, сцепленных с *Y*-хромосомой, может быть только у мужчин, а наследование признаков, сцепленных с *X*-хромосомой, — как у мужчин, так и у женщин. По генам, локализованным в *X*-хромосоме, женщина может быть как гомозиготной, так и гетерозиготной. Рецессивные аллели у нее фенотипически проявляются только в гомозиготном состоянии. Поскольку у мужчин одна *X*-хромосома, то все локализованные в ней гены, даже рецессивные, проявляются в фенотипе.

У человека сцепленно с полом наследуются некоторые заболевания, например гемофилия (медленная свертываемость крови, повышенная кровоточивость). Аллель гена, контролирующий нормальную свертываемость крови *(H)*, и его аллельная пара «ген гемофилии» *(h)* находятся в *X*-хромосоме. Аллель *H* — доминантный, аллель *h* — рецессивный. Если женщина гетерозиготна $(X^H X^h)$, то она — носительница гемофилии, признаки болезни у нее не проявляются. Если у мужчины имеется доминантный аллель $(X^H Y)$, он здоров, если рецессивный аллель $(X^h Y)$, то болен гемофилией.

Наследование гемофилии можно изобразить в виде следующих схем:

1. У матери нормально свертывается кровь, она гомозиготна по этому признаку $(X^H X^H)$, отец страдает гемофилией $(X^h Y)$:

P	$X^H X^H \times X^h Y$
Гаметы	(X^H) ; (X^h) ; (Y)
F_1	$X^H X^h$; $X^H Y$.

Все дети фенотипически здоровы, но дочери гетерозиготны по гену гемофилии и являются носителями этого гена.

2. Мать — носитель аллеля гемофилии $(X^H X^h)$, отец здоров $(X^H Y)$:

P	$X^H X^h$	×	$X^H Y$	
Гаметы	(X^H);	(X^h);	(X^H);	(Y)
F_1	$X^H X^H$;	$X^H X^h$;	$X^H Y$;	$X^h Y$.

В этом случае все дочери фенотипически здоровы, хотя 50 % из них носители аллеля гемофилии; 50 % сыновей здоровы, 50 % — страдают гемофилией.

Естественно, что рецессивный аллель гемофилии в гетерозиготном состоянии находится у женщин в ряду поколений, пока снова не проявится у потомков мужского пола.

Аналогичным образом наследуется дальтонизм, т. е. такая аномалия зрения, когда человек не различает цвета, чаще всего красный и зеленый (рис. 64).

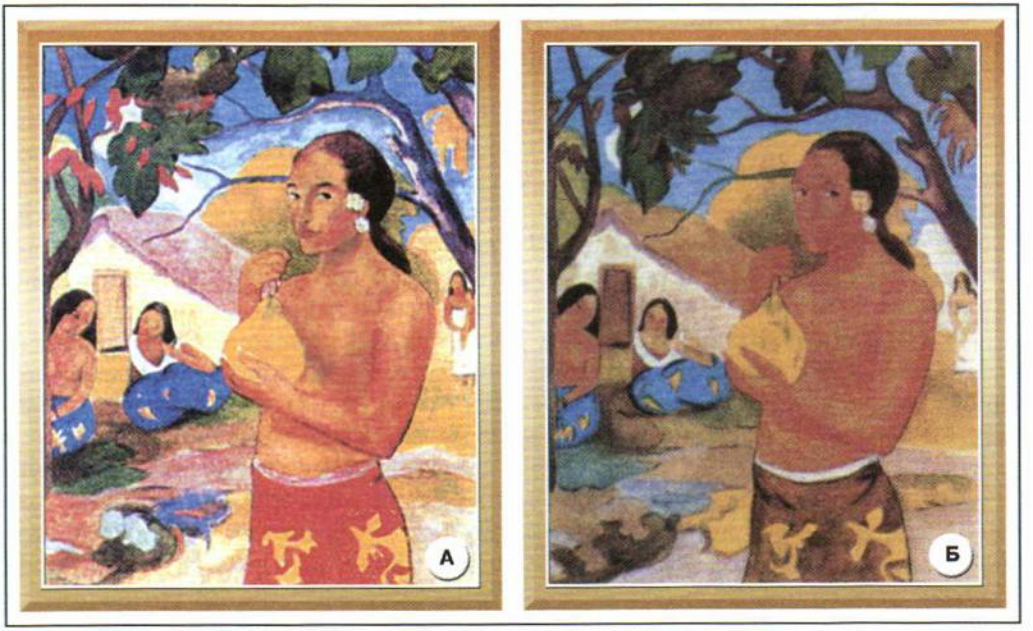


Рис. 64. Цветовое восприятие здорового человека (А) и больного дальтонизмом (Б)

Нормальное цветовосприятие обусловлено доминантным аллелем, локализованным в *X*-хромосоме. Дальтонизм гораздо чаще встречается у мужчин, чем у женщин. Люди, страдающие дальтонизмом, не допускаются к управлению транспортными средствами.

Наследование, сцепленное с полом, доказывает локализацию генов в хромосомах. Оно осуществляется в строгом соответствии с поведением хромосом при мейозе и оплодотворении.

Вопросы и задания

1. Определите понятие «пол». Какие признаки организмов относят к первичнополовым и вторичнополовым? Приведите примеры.
2. Какие клетки называют соматическими, какие — половыми?
3. Чем различаются соматические клетки особей женского и мужского полов (по строению, хромосомному набору)?
4. Какие хромосомы называют половыми; какие — аутосомами? Что означает хромосомная формула?
5. Посчитайте, сколько в соматической клетке дрозофилы содержится: пар хромосом; пар аутосом, пар половых хромосом.
6. Какие признаки организмов наследуются сцепленно с полом?

§ 44. Генотип — целостная система

Как вы считаете, генотип — это просто совокупность генов или целостная система?

Взаимодействие генов в генотипе. *Генотип* представляет собой совокупность всех генов, локализованных в хромосомах данного организма. Генотип — это целостная система, элементы которой (гены) постоянно взаимодействуют. В результате такого взаимодействия у организмов формируются те или иные признаки.

Примером взаимодействия аллельных генов может служить явление доминирования (см. § 41). Однако активно взаимодействовать между собой могут и гены, расположенные в разных локусах (участках) гомологичных хромосом, и гены, находящиеся в негомологичных хромосомах, т. е. неаллельные гены. Один ген может контролировать развитие одного или нескольких различных признаков. В то же время большинство признаков организмов представляют собой результат совместного действия многих генов.

Взаимодействие генов изучено у многих видов живых организмов. Явление взаимодействия обусловливает отклонения от закономерностей, установленных Г. Менделем для гибридного скрещивания. Основные типы взаимодействия неаллельных генов — комплементарное взаимодействие, эпистаз и полимерия.

Комплементарное взаимодействие происходит между *комплементарными генами*. Комплементарными генами называют такие неаллельные гены, которые при совместном действии обусловливают развитие нового признака. Возникает так называемое «новообразование при скрещивании». Например, у душистого горошка окраска цветков (белая или красная) зависит от двух пар неаллельных генов.

Красная окраска цветков душистого горошка возникает только в том случае, когда имеется хотя бы один доминантный аллель в каждой из двух разных пар неаллельных генов (возможные генотипы: *AABB*, *AaBb*, *AABb*, *AaBb*). В остальных случаях цветок будет иметь белую окраску (возможные генотипы: *AAbb*, *Aabb*, *aaBb*, *aaBB*, *aabb*). При скрещивании разных сортов душистого горошка с белыми цветками можно получить потомство только с красными цветками:

Фенотипы родителей	Белые цветки		Белые цветки
Генотипы родителей	*AAbb*	×	*aaBB*
Гаметы	(*Ab*)		(*aB*)
Генотип F_1		*AaBb*	
Фенотип F_1	Все растения с красными цветками		

Все потомки гибридов первого поколения гетерозиготны, они имеют по одному доминантному аллелю *A* и *B*. Присутствие этих аллелей обусловливает формирование нового признака у гибридов — красной окраски цветков.

Эпистаз. Значительные отклонения от численных соотношений фенотипов могут возникать в тех случаях, когда две или более пар генов действуют на развитие одного и того же признака. В этом случае проявляется взаимодействие генов, называемое *эпистазом*. Это такое взаимодействие неаллельных генов, при котором аллели одного гена подавляют проявление аллелей других генов. В определенном смысле эпистаз противоположен комплементарному взаимодействию. Например, окраска шерсти у кроликов определяется двумя парами генов, локализованных в разных парах гомологичных хромосом.

Полимерия. Различные неаллельные гены могут оказывать действие на один и тот же признак, усиливая его проявление. Такие гены получили название *полимерных*.

Полимерия наблюдается в том случае, когда проявление признака зависит от количества доминантных аллелей, вносящих вклад в его развитие. Многие из самых заметных признаков организмов (например, масса и размеры тела, плодовитость) представляют собой результат совместного действия комплекса генов.

Факты, свидетельствующие о взаимодействии генов, доказывают, что генотип обладает целостностью и не может рассматриваться как сумма отдельных генов. Вместе с этим факт расщепления в потомстве гибридов позволяет утверждать, что генотип, представляя собой систему, слагается из отдельных элементов — генов.

Вопросы и задания

1. Каковы возможные типы взаимодействия генов?
2. В чем заключается комплементарное взаимодействие? Приведите пример.
3. Исходя из понимания системы как совокупности взаимодействующих между собой элементов, докажите, что генотип — это целостная система.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

§ 45. Модификационная изменчивость

Какое значение для организмов имеет изменчивость?

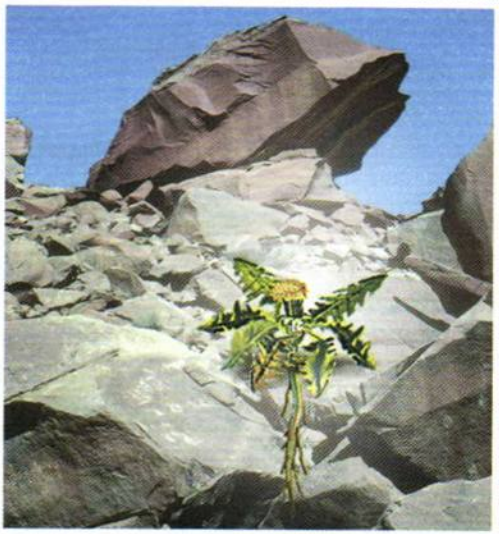
Сущность модификационной изменчивости. Различают наследственную и фенотипическую изменчивость. Наследственная изменчивость связана с изменением генотипа. Фенотипическая изменчивость выражается в изменении фенотипа. Ее принято называть *модификационной изменчивостью* (от лат. modificatio — видоизменение, характеризующееся появлением новых свойств). Модификационные изменения не передаются по наследству, а возникают как реакция организма на изменение условий среды. Иногда модификационную изменчивость называют ненаследственной, что нельзя считать правильным, так как в данном случае наследуется не само изменение признака, а способность к изменению.

Фенотип организма формируется в результате взаимодействия генотипа и среды. Генотип организма определяется в момент оплодотворения, но степень его последующей реализации во многом зависит от внешних факторов, воздействующих на организм во время его развития. Один и тот же генотип в разных условиях среды может давать различное проявление признака.

Влияние условий окружающей среды на индивидуальное развитие организмов было доказано французским ботаником Г. Боннье. Корни нескольких экземпляров растений одуванчика ученый разрезал на две равные части. Затем одну из этих частей высаживали в долине, другую — в высокогорных условиях Альп. Результаты опытов показали, что данные растения имели значительные различия по многим признакам. Одуванчик, выросший в горных условиях, был приземистый, листья прикорневые, корни глубокие. Одуванчик, выросший в долине, имел высокие цветоносы, более крупные листья, поверхностную корневую систему (рис. 65).

Такое изменение формы стебля — результат приспособления к суровым условиям высокогорья. Опыт продолжили: семена обоих растений высеяли в однотипных условиях среды. Из семян выросли растения с одинаковым фенотипом независимо от того, каким был фенотип родительских форм. Ученый сделал вывод о том, что изменение фенотипа под влиянием условий окружающей среды не вызывает изменения генотипа. В этом и заключается одна из особенностей модификационной изменчивости. Однако степень изменчивости под действием внешних факторов неодинакова для разных признаков.

Растение, выросшее в низине



Растение, выросшее в горах

Рис. 65. Модификационная изменчивость у одуванчика

Качественные и количественные признаки. Некоторые признаки организмов представлены в пределах вида ограниченным числом вариантов. В этих случаях различия между особями четко выражены, а промежуточные формы отсутствуют. К таким признакам, например, относятся группа крови у человека, пол у животных и растений, окраска и форма у семян гороха. Признаки, для которых характерна подобная дискретность (прерывистость), и условия среды практически не влияют на их формирование, называют *качественными*. Как правило, наследование этих признаков подчиняется закономерностям, установленным Г. Менделем.

По ряду других признаков в пределах вида наблюдается множество вариантов перехода от минимального до максимального значения. Примерами таких признаков может служить молочность коров, яйценоскость кур и др. Эти признаки называют *количественными*. Их устанавливают измерением.

Примером модификации у птиц может быть изменение яйценоскости под влиянием длины светового дня. Молодые птицы позднего выводка — плохие несушки, но их яйценоскость удается значительно повысить, искусственно удлиняя световой день до 13—14 ч. К числу самых обычных модификаций у млекопитающих принадлежат изменения фенотипа,

связанные с питанием. Особенно сильно различия в питании отражаются на развитии молодых особей (рис. 66).

Рис. 66. Влияние питания на развитие одновозрастных бычков

Закономерности модификационной изменчивости. И для качественных, и для количественных признаков пределы изменчивости определяются генотипом и называются *нормой реакции*.

Норма реакции — это пределы, в которых возможно изменение фенотипических признаков у данного генотипа. Организм наследует не признак как таковой, а норму реакции. Норма реакции может быть широкой (признак под влиянием среды изменяется в значительной степени) и узкой (признак мало подвержен влиянию условий среды). Как правило, широкую норму реакции имеют количественные признаки, а узкую — качественные признаки.

Единичное выражение развития признака (степень его проявления) в пределах нормы реакции называют *вариантой*. Варианты, расположенные в определенной последовательности, например от минимального до максимального значения, образуют *вариационный ряд*.

Примером вариационного ряда может служить ряд изменчивости, отражающий количество колосков в сложном колосе пшеницы:

Варианты (количество колосков)	14	15	16	17	18	19	20
Частота встречаемости вариант	2	7	22	32	24	8	5

Графическое выражение изменчивости признака, отражающее все варианты и частоту их встречаемости, называют *вариационной кривой*. В данном случае вариационная кривая будет выглядеть следующим образом (рис. 67).

Вариационная кривая демонстрирует *статистическую закономерность модификационной изменчивости: в пределах нормы реакции чаще всего встречается среднее развитие признака*.

Для того чтобы большинство особей имели максимальное или минимальное выражение значения признака, необходимо, чтобы различные факторы среды (влажность, температура, свет, минеральные соли и др.) действовали в одном направлении. Для образования колоса с большим количеством колосков нужно, чтобы сочетание всех факторов среды оказалось самым благоприятным; для формирования колоса с минимальным числом колосков — наоборот. В природных условиях большинство организмов испытывают

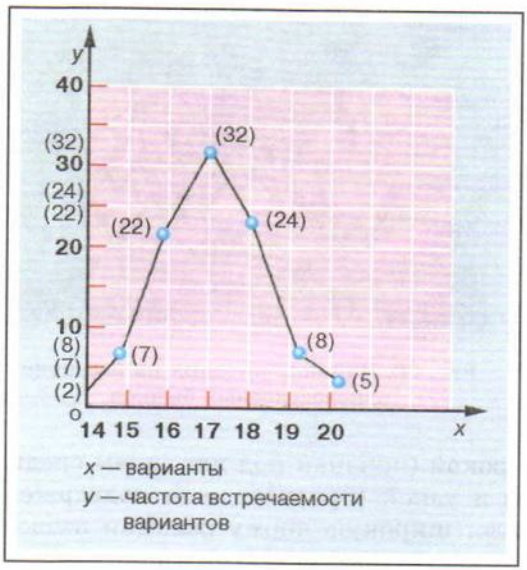


Рис. 67. Вариационная кривая модификационной изменчивости признака (количество колосков в сложном колосе пшеницы)

разнонаправленное действие факторов среды — и благоприятное, и неблагоприятное. При этом фенотип большинства особей оказывается чаще всего в пределах средних вариант вариационного ряда.

Важнейшая черта модификационной изменчивости — ее предсказуемость. Например, урожайность растений можно существенно повысить на основе внесения в почву удобрений, своевременных полива и прополки. Также известно, что количество и качество кормов определяют скорость увеличения массы тела у сельскохозяйственных животных. Эти примеры показывают, что интенсивность модификационных изменений в значительной степени зависит от силы и продолжительности воздействия на организм факторов среды.

Однако следует помнить, что пределы модификационной изменчивости ограничиваются нормой реакции. Например, норма реакции по молочности у малопродуктивных по данному признаку пород колеблется от 1000 до 2500 л в год. У элитных молочных пород показатели нормы реакции по этому признаку гораздо выше — до 12 000 л в год.

Модификации признаков не наследуются, поскольку модификационная изменчивость не связана с изменением генов. Модификационная изменчивость проявляется массово, это означает, что особи одного вида реагируют на изменения условий среды одинаково.

Вопросы и задания

1. В какой зависимости находятся между собой фенотип и генотип?
2. Каким образом было доказано влияние условий окружающей среды на развитие фенотипа?
3. Какими опытами было доказано, что изменение фенотипа под влиянием внешних условий не вызывает изменения генотипа?
4. Какие признаки организмов называют количественными, какие — качественными?
5. Что понимают под нормой реакции?
6. В чем проявляются закономерности модификационной изменчивости?

§ 46. Наследственная изменчивость. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости

Могут ли изменяться гены и хромосомы?

Наследственная изменчивость связана с изменением генетического материала особей. Она затрагивает генотип организма, может проявляться как *мутация*, т. е. в виде *мутационной изменчивости*. Мутационная изменчивость (от лат. mutatio — перемена) представляет собой редкие, случайно возникшие стойкие изменения генотипа, затрагивающие весь хромосомный набор, отдельные хромосомы, их части или отдельные гены. Мутации связаны с внутренними и внешними причинами, т. е. с влиянием факторов среды. Мутации могут быть вредными, полезными или нейтральными для организма в данных условиях среды. Мутации имеют большое значение для существования природных популяций и являются материалом для естественного отбора.

По характеру изменения генетического аппарата различают геномные, хромосомные и генные мутации.

Геномные мутации. Геномные мутации приводят к изменению числа хромосом. *Геном* — это совокупность всей наследственной информации в гаплоидном наборе хромосом данного организма.

В качестве примера геномной мутации можно привести явление *полиплоидии* (от греч. poly — много, haplos — одиночный, eidos — вид). В результате полиплоидии увеличивается диплоидное число хромосом путем добавления целых хромосомных наборов вследствие нарушения мейоза. Иначе говоря, причина полиплоидии заключается в нерасхождении гомологичных хромосом в мейозе, в результате чего образуются диплоидные гаметы. Если такая гамета при оплодотворении сливается с обычной гаплоидной гаметой, то образуется триплоид ($3n$), если сливаются две диплоидные гаметы, получается тетраплоид ($4n$) и т. д.

Растения, имеющие нечетное количество наборов хромосом, — триплоиды ($3n$), пентаплоиды ($5n$) — характеризуются резким снижением плодовитости. Причина этого явления заключается в нарушении нормального протекания мейоза, так как при конъюгации хромосом в профазе первого деления каждая хромосома должна иметь парную себе, т. е. гомологичную, хромосому.

У растений с четным числом хромосомных наборов ($4n$, $6n$, $8n$ и т. д.) мейоз чаще всего не нарушается. Наибольшее число полиплоидных видов отмечено у хризантем. Исходная форма в гаплоидном наборе имеет

9 хромосом. Встречаются формы с 18 ($2n$), 36 ($4n$) хромосомами, вплоть до формы с 198 хромосомами ($22n$). Полиплоиды часто наблюдаются у пшеницы, проса, ячменя, яблони, груши, рябины, некоторых сортов винограда, тутового дерева, ананаса, банана, льна, арахиса, горчицы, хлопчатника, картофеля и многих других растений.

Полиплоидные формы фенотипически отличаются от диплоидных. Обычно они имеют более крупные клетки, увеличенные вегетативные и генеративные органы.

Избыток хромосом у полиплоидов повышает устойчивость растений к болезням и многим повреждающим воздействиям, например к радиации. Полиплоидные особи жизнеспособнее диплоидных организмов.

У животных редко встречаются полиплоидные формы. Предполагают, что эволюция инфузорий шла путем полиплоидизации. У некоторых многоклеточных животных удалось искусственным путем получить полиплоидные формы (например, тутового шелкопряда). Недавно ученые обнаружили полиплоидные ряды видов, родов и даже семейств рыб, земноводных и пресмыкающихся.

Иногда у животных встречается видоизмененная форма полиплоидии, при которой образуются отдельные полиплоидные клетки и ткани. Так, у млекопитающих много полиплоидных клеток в печени и сердце.

Хромосомные мутации (хромосомные перестройки). Хромосомные мутации заключаются в изменении структуры отдельных хромосом. Различают хромосомные мутации в виде *дупликации* (удвоение участка хромосомы), *делеции* (выпадение участка хромосомы), *инверсии* (поворот участка хромосомы на 180°), *транслокации* (прикрепление участка хромосомы из одной пары хромосом к негомологичной хромосоме) (рис. 68).

Причинами хромосомных мутаций могут быть нарушения механизма деления клеток, которые приводят к разрыву хромосом или хроматид и воссоединению их в новых сочетаниях. Хромосомные перестройки изменяют функционирование генов. Так, большинство транслокаций, затрагивающих крупные участки хромосом, приводят к нежизнеспособности организма.

Генные (точковые) мутации. Генные мутации связаны с изменениями последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Причинами этих мутаций являются «ошибки» в процессе репликации ДНК. Существуют различные типы генных мутаций: выпадение, добавление или перестройка нуклеотидов в молекуле ДНК.

Мелкие генные мутации фенотипически проявляются нечасто. Это связано с тем, что чаще всего они имеют рецессивный характер (доминантные мутации встречаются редко), а также с тем, что изменение в структуре гена не всегда приводит к изменению в синтезе белка, что обусловлено вырож-

денностью генетического кода (см. § 15). Однако известны случаи, когда изменение всего лишь одного нуклеотида в определенном гене обусловливает значительные изменения в фенотипе. Типичный пример генной мутации — альбинизм животных.

По месту возникновения мутации подразделяют на генеративные и соматические.

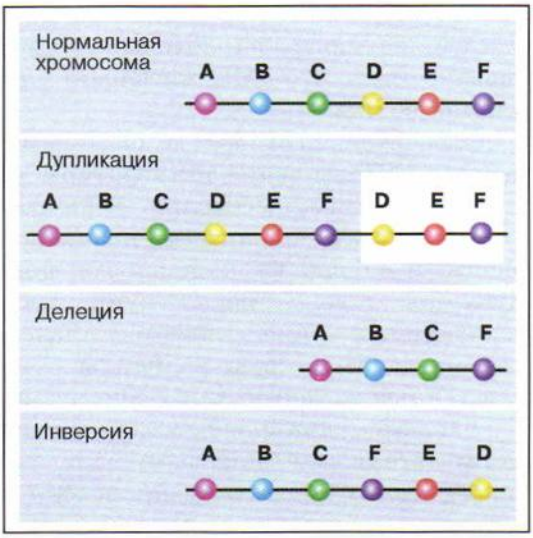


Рис. 68. Виды хромосомных мутаций

Генеративные мутации возникают в половых клетках. Они передаются по наследству при половом размножении.

Соматические мутации происходят в соматических клетках. Они наследуются только в случае бесполого размножения, которое осуществляется с участием мутантных соматических клеток. Соматические генные мутации, происходящие в многоклеточном организме, наследуются теми клетками, которые образуются из мутантной клетки путем ее деления. В некоторых случаях при этом образуются клетки, имеющие повышенную скорость деления и роста. Эти клетки могут дать начало опухолям — либо доброкачественным, не оказывающим особого влияния на весь организм, либо злокачественным, что приводит к раковым заболеваниям.

Мутагенез. Процесс возникновения мутаций называют *мутагенезом* (от лат. mutatio — перемена, genesis — происхождение). Мутации могут появляться случайно, но могут быть получены искусственно с помощью различных факторов — *мутагенов*. В генетике работы по выявлению и изучению различных мутагенов широко развернулись в 30-е годы XX в.

Было выяснено, что среди *физических мутагенов* наибольшее значение имеют ионизирующие излучения, в частности волновые лучи (электромагнитные, в том числе рентгеновские, гамма-лучи, космические) и корпускулярные лучи (бета-частицы, протоны, нейтроны и др.). Физические мутагены вызывают многочисленные генные мутации и перестройки хромосом.

Кроме ионизирующих излучений, сильным мутагеном являются ультрафиолетовые лучи. Проницающая способность ультрафиолетовых лучей мала, они задерживаются поверхностными тканями и не могут действовать

на половые клетки большинства многоклеточных организмов. Наиболее мутагенны ультрафиолетовые лучи с длиной волны около 260 нм, это связано с тем, что ДНК поглощает ультрафиолетовые лучи именно с такой длиной волны.

Относительно слабым мутагенным действием обладает повышенная температура. Повышение температуры на каждые 10 °С увеличивает частоту мутаций (преимущественно генных) примерно в 3—5 раз.

Химические мутагены насчитывают множество разнообразных веществ, и список их каждый год пополняется. Сильнейшие химические мутагены — вещества из группы алкилирующих соединений, азотистые основания, а также азотистая кислота, разные перекиси, формальдегид, колхицин, бензпирен, радикалы. Химические мутагены могут вызывать как генные мутации, так и хромосомные перестройки.

Биологические мутагены обнаружены относительно недавно. Оказалось, что мутагенными свойствами обладают вирусы. В результате изучения патологических изменений, происходящих в зараженных вирусами клетках животных, в том числе человека, выявлено, что в таких случаях отмечаются разрывы хромосом.

Работы по экспериментальному мутагенезу пролили свет на причины спонтанных (самопроизвольных) мутаций. К числу факторов, вызывающих спонтанные мутации, относится естественный радиационный фон Земли, образуемый доходящими до поверхности планеты космическими лучами, гамма-излучениями Земли и радиоактивными веществами. Определенный вклад в возникновение спонтанных мутаций у человека, животных, растений и микроорганизмов, как уже было сказано, вносят вирусы.

Однако главная причина спонтанных мутаций — случайные повреждения хромосом и генов в ходе нормальных обменных процессов, происходящих в клетке. Частота мутационных процессов увеличивается при старении организма. Многочисленные данные, полученные при изучении мутаций у бактерий, низших растений, дрозофилы и в клетках млекопитающих, свидетельствуют, что спонтанные мутации представляют собой следствие случайных ошибок в механизмах расхождения хромосом и репликации ДНК. Многие физические и химические мутагены повреждают митотический аппарат клетки, что приводит либо к нерасхождению хромосом, либо к неправильному их распределению между дочерними клетками.

Хромосомные и генные мутации вызывают многочисленные врожденные уродства и наследственные болезни человека.

Важнейшая современная проблема — защитить людей от действия мутагенов: от радиации атомной промышленности при использовании радиоактивных изотопов, рентгеновских лучей и др. Необходимо изучать возможность мутагенного действия новых лекарственных препаратов, новых строительных материалов, пестицидов, пищевых добавок, красителей,

эмульгаторов, консервантов, широко применяемых в промышленности и сельском хозяйстве.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Мутационную изменчивость у культурных растений из семейства злаков и их диких предков в течение многих лет изучал выдающийся биолог Н. И. Вавилов.

Ученый установил *закон гомологических рядов наследственной изменчивости*, суть которого сводится к тому, что *близкие виды и роды благодаря сходству их генотипов обладают сходной наследственной изменчивостью.*

Н. И. Вавилов подчеркивал, что целые семейства растений характеризуются определенной изменчивостью, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство (рис. 69).

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости устанавливает параллелизм в изменчивости организмов, т. е. наличие у разных форм сходных мутаций, или гомологических рядов. Н. И. Вавилов писал: «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...»

Закон, сформулированный Н. И. Вавиловым, касается изменчивости у растений, однако он применим и к животным. Например, в семействе грызунов существуют гомологические ряды по окраске шерсти. Этот закон имеет важное практическое значение, так как позволяет предсказать возникновение определенных сходных мутаций у близкородственных видов и родов. Знание закона гомологических рядов значительно облегчает и направляет работу селекционеров.

Вопросы и задания

1. Чем отличается наследственная изменчивость от модификационной?
2. Какое явление называют мутацией? Какими бывают мутации по характеру изменения генетического материала?
3. Какие мутации относятся к геномным?
4. Какие мутации называют хромосомными? Какие виды хромосомных мутаций встречаются в клетках?
5. Что такое мутагенез? Какие факторы относят к мутагенам? Предложите возможные меры защиты человека от воздействия мутагенов.
6. В чем суть закона гомологических рядов наследственной изменчивости? Каково практическое значение этого закона?

Наследственно варьирующие признаки растения	Рожь	Пшеница	Ячмень	Овес	Просо	Сорго	Кукуруза	Рис	Пырей
Соцветие									
Пленчатость									
пленчатое	+	+	+	+	+	+	+	+	+
голое	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Остистость									
остистое	+	+	+	+	+	+		+	+
безостое	+	+	+	+	+	+	+	+	+
короткоостистое	+	+	+	+		+		+	+
с деформированными остями	+	+	+						
с остевидными придатками на чешуе	+	+	+						
Зерно									
Окраска									
белая	+	+	+	+	+	+	+	+	
красная	+	+	+			+	+	+	+
зеленая (серо-зеленая)	+	+	+	+	+		+	+	+
черная (темно-серая)	+	+	+			+	+	+	
фиолетовая (антоциановая)	+	+	+				+	+	+
Форма									
округлая	+	+	+	+	+	+	+	+	
удлиненная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Консистенция									
стекловидная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
мучнистая (крахмалистая)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
восковидная	(+)		+		+	+	+	+	

Рис. 69. Гомологические ряды в наследственной изменчивости у злаков

ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА

§ 47. Генетика человека как наука

Подчиняется ли наследование признаков у человека генетическим закономерностям, установленным у других организмов?

История генетики человека как науки. Каждый человек обладает биологическими особенностями, обусловленными его генотипом. Генетическая неоднородность людей проявляется как в морфологических признаках (цвет кожи, волос, глаз, рост, пропорции тела и др.), так и в особенностях темперамента, способностях, склонностях.

Значение генетики для медицины ученые поняли давно. Однако лишь в 1930-е годы биологам и врачам стало ясно, что у человека наследование признаков и их изменчивость подчиняются тем же закономерностям, что и у всех других организмов. С этого времени начала развиваться *генетика человека* как наука и такой ее важный раздел, как *медицинская генетика*.

Впервые хромосомы человека на цитологических препаратах были описаны в конце XIX в. Вплоть до середины XX в. хромосомы человека изучали на срезах ткани. На микропрепаратах хромосомы образовывали клубки, накладывались одна на другую и плохо поддавались изучению.

В 50-х годах XX в. в качестве препаратов хромосом стали использовать клетки, выращенные вне организма на питательной среде. Такой метод позволил установить, что диплоидное число хромосом в соматических клетках человека равно 46. Как уже было сказано (см. § 10), кариотип человека состоит из 22 пар аутосом и одной пары половых хромосом (рис. 70).

В генетике на основе молекулярно-генетических методов стали создавать генетические карты хромосом человека, что позволило понять природу многих наследственных заболеваний.

Картирование хромосом человека — очень сложная трудоемкая работа, которая потребовала создания библиотек отдельных хромосом из кариотипа. В результате многолетних исследований, проводимых учеными разных стран, в хромосомах человека идентифицировали множество генов. В 1989 г. была принята международная программа «Геном человека». Ученые разных стран, работающие в рамках названного проекта, поставили перед собой задачи к началу XXI в. картировать геном, т. е. найти место каждого гена на хромосоме и расшифровать всю последовательность ДНК. В 2000 г. поставленные задачи были решены.

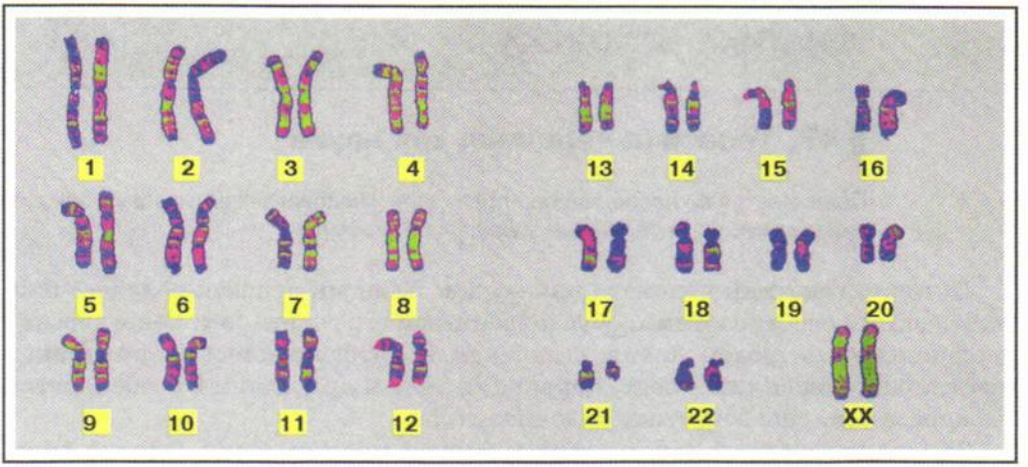


Рис. 70. Кариотип женщины

Геном человека. Геном — это совокупность генов, содержащихся в гаплоидном наборе хромосом данного организма. В отличие от генотипа геном характерен для всего вида, а не для отдельной особи. В современной генетике термин «геном» употребляют по отношению ко всей наследственной системе клетки.

Суммарная последовательность нуклеотидов генома человека составляет около 5 млрд, она содержит около 30 тыс. генов. В генах имеется информация о структурах молекул м-РНК, р-РНК, т-РНК.

Самые короткие гены, например гены эндорфинов (белков, вызывающих ощущение покоя), содержат всего два десятка нуклеотидов. Другие гены, например гены интерферонов (белков, защищающих организм от вирусных инфекций), имеют размер около 700 нуклеотидов. Самый длинный ген, кодирующий один из белков мышц — миодистрофин, включает 2,5 млн нуклеотидов.

У человека на гены приходится не более 5% нуклеотидных последовательностей. Остальную часть ДНК раньше считали *избыточной*, но со временем стало ясно, что она выполняет важные функции, в частности, содержит информацию о том, как и в каком порядке должны включаться гены. Так называемая избыточная ДНК представлена повторяющимися нуклеотидными последовательностями. У разных людей одни и те же последовательности нуклеотидов могут повторяться в большей или меньшей степени, но это не приводит к изменению синтезируемых белков.

В начале и конце гена находятся *регуляторные* последовательности нуклеотидов, которые определяют, в каких тканях, на каких этапах индивидуального развития и при каких внешних или внутренних (например, гормональных) сигналах будет работать ген.

Большинство генов в каждой клетке «молчит». Набор активных, действующих генов различается в зависимости от типа ткани, периода индивидуального развития организма, воздействия внешних или внутренних факторов.

Исследования генома человека направлены на решение фундаментальных научных проблем, связанных с происхождением человека, с выяснением генных различий, определяющих чувствительность или устойчивость человека к различным заболеваниям и воздействиям среды.

Методы генетики человека. В генетике человека и в медицинской генетике, изучающей наследственные заболевания людей, в качестве основных применяют генеалогический, близнецовый, цитогенетический, биохимические и молекулярно-генетические методы.

Генеалогический метод основан на отслеживании какого-либо нормального или патологического признака в ряду поколений с указанием родственных связей между членами родословной. После составления родословной проводится ее генеалогический анализ, который позволяет установить характер признака (наследственный или ненаследственный), тип наследования (доминантный или рецессивный, аутосомный или сцепленный с полом).

На основе генеалогического метода выяснили, что гемофилия и дальтонизм контролируются рецессивными генами, локализованными в *X*-хромосоме. Цвет волос зависит от нескольких генов, находящихся в аутосомах; темный цвет волос доминирует над светлым цветом. Цвет глаз обусловлен несколькими генами, контролирующими количество и характер расположения пигмента в радужной оболочке глаза.

Значение генеалогического метода заключается и в обосновании вреда родственных браков, приводящих к накоплению отрицательных мутаций в потомстве и увеличению случаев наследственных заболеваний.

К методам генетики человека относится *близнецовый метод*. Его суть заключается в сравнении проявления признаков у однояйцевых близнецов (они развиваются из одной зиготы) и однополых разнояйцевых близнецов (развиваются из разных зигот).

Данный метод используется в целях оценки степени влияния наследственности и среды на развитие какого-либо нормального или патологического признака.

Как правило, у человека рождается один ребенок, но в среднем один случай на 84 новорожденных составляют двойни. Около $^1/_3$ из них — однояйцевые близнецы, которые развиваются из разъединившихся бластомеров одной оплодотворенной яйцеклетки. Следовательно, однояйцевые близнецы имеют одинаковый генотип. Выявление несходства между ними позволяет судить о влиянии условий среды на формирование и развитие фенотипа,

определять риск развития наследственных болезней. Близнецовый метод дает возможность получить сведения о наследственной природе заболеваний, о зависимости умственного развития, способностей, поведения человека от материальных основ наследственности.

Цитогенетический метод основан на микроскопическом исследовании хромосом. Этот метод дает ценный материал для понимания причин наследственных заболеваний человека. В генетике разработаны методы окраски хромосом особыми красителями, которые позволяют не только провести количественный учет хромосом, но и проанализировать изменения их структуры, выявить геномные и хромосомные мутации.

Молекулярно-генетические методы позволяют размножать (клонировать) следовые (ничтожно малые) количества ДНК или РНК, клонировать крупные фрагменты генома.

На основе *биохимических методов* можно выявить нарушения обмена веществ. Этими методами установлено около 500 болезней обмена веществ организма: белкового, углеводного, жирового, минерального. Биохимические методы трудоемки и требуют специального оборудования, потому не могут широко применяться для массовых исследований с целью раннего выявления больных с наследственной патологией обмена веществ.

Использование молекулярно-генетических и биохимических методов в генетике человека позволяет значительно ускорить исследования генов и накопить информацию о них. Активно расширяется представление о генах, повреждение которых приводит к возникновению раковых опухолей, онкогенов (т. е. генов, способствующих образованию рака), о генах клеточной смерти и *апоптозах* (программируемая гибель клеток).

Исследования геномов организмов легли в основу новой науки — *геномики*. С XXI в. генетика передала свою «эстафету» геномике. Два термина «генетика» и «геномика» нужно различать. Генетические исследования традиционно проводятся от изучения наследуемого признака к изучению хромосом, генов, молекул. В геномике, наоборот, исследования проводят от изучения структуры генома к изучению его свойств.

Вопросы и задания

1. Чем кариотип отличается от генотипа?
2. Какие методы используют при изучении генетики человека? В чем сущность генеалогического метода?
3. Когда и в каких целях применяют близнецовый метод?
4. Какие возможности появились в генетике в связи с применением молекулярно-генетических методов?

§ 48. Наследственные болезни человека

К каким последствиям приводят мутации у человека?

Наследственные болезни всегда связаны с нарушениями в геноме человека: с генными мутациями или с изменением числа хромосом. На сегодняшний день известно около 5 тыс. наследственных заболеваний. Значительные успехи достигнуты в изучении молекулярных причин наследственных заболеваний. В медицинской генетике наследственные заболевания подразделяют на три группы: генные, хромосомные и тератогенные.

Генные болезни. Они составляют большую часть всех наследственных заболеваний и проявляются у 1,5—2,0 % новорожденных. Причинами генных болезней могут быть генные мутации, т. е. изменения последовательности нуклеотидов в генах.

Многие из наследственных болезней встречаются в нескольких поколениях, например фенилкетонурия. Она характеризуется тяжелыми поражениями высшей нервной деятельности, слабоумием, расстройством регуляции двигательных функций. Причина названной болезни — нарушение синтеза фермента, нужного для нормального обмена веществ. Вследствие дефекта фермента организмом не усваивается аминокислота фенилаланин, в результате чего нарушается образование необходимых для организма гормонов: адреналина, норадреналина, тирозина.

Мутация, нарушающая синтез фенилаланина, на протяжении десятков тысяч лет передается из поколения в поколение, сохраняясь в популяции. Генетический груз данной мутации в популяциях людей не уменьшился даже вследствие таких жестоких мер, как уничтожение больных (это происходило в античной Спарте) и принудительная стерилизация в первой половине XX в. в США.

Иногда болезнетворные мутации могут возникать в клетках во время эмбрионального развития организма. Например, один из видов карликовости — ахондроплазия — встречается с частотой 1 новорожденный на 100 000 родившихся. В 80 % случаев ахондроплазия вызывается вновь возникшей доминантной мутацией, приводящей к замене в белке (гормоне роста) аминокислоты глицин на аргинин. При этом ни у кого из родственников ахондроплазия никогда не проявлялась. Эмбрионы, гомозиготные по данной мутации, погибают. Гетерозиготы выживают, но имеют непропорциональное телосложение, их рост не превышает 120—130 см.

Другой пример генной мутации — накопление из поколения в поколение повторяющихся фрагментов ДНК в некоторых генах. К такому заболеванию относится синдром ломкой *X*-хромосомы (на хромосомных препаратах

X-хромосома больных выглядит «сломанной»). Это заболевание проявляется уже в детстве и сопровождается задержкой роста и умственного развития, уходом ребенка «в себя» (аутизм). Частота его встречаемости — один мальчик на 2000 новорожденных. Одной из причин аутизма является то, что в определенном гене *X*-хромосомы увеличено число повторов триплета ЦГГ. В норме число повторов не превышает 50, тогда как у больных их больше 90.

Большинство вредных мутаций проявляется на ранних этапах послезародышевого развития и даже в эмбриональном периоде. Однако некоторые «сбои» генов могут обнаружиться только в старости (например, болезни Альцгеймера, Паркинсона).

Наиболее часто встречается болезнь Альцгеймера, которая проявляется у людей в возрасте 60—80 лет в виде утраты памяти на недавние события и потери способности выполнять привычные действия (одеваться, причесываться, принимать пищу). Больной постепенно забывает свое имя, перестает узнавать своих близких и становится совершенно беспомощным. Эта болезнь встречается почти у 50 % людей старше 80 лет. Мутация в генах приводит к гибели нейронов и нарастающему слабоумию. Изучение мутировавших генов помогает понять причины изменений работы мозга на молекулярном уровне и найти способы лечения данной болезни.

Хромосомные заболевания. Эти заболевания связаны с изменением числа или строения хромосом, т. е. с геномными и хромосомными мутациями. Они часто возникают при образовании половых клеток. Как правило, хромосомные мутации приводят либо к гибели несущих их клеток, либо к гибели зародышей на ранних стадиях развития, либо к мертворождению.

По оценке ученых, 25 % непроизвольных (спонтанных) выкидышей и случаев мертворождения обусловлены значительными нарушениями хромосомного набора плода. В некоторых случаях хромосомные мутации совместимы с жизнью: плод не погибает, но рождается больной ребенок.

Хромосомные болезни могут быть связаны с аномалиями аутосом или половых хромосом. Обычно хромосомные болезни (синдромы) называют по имени тех ученых, которые их описали или выяснили причину возникновения.

Среди *аутосомных хромосомных болезней* часто встречается синдром Дауна (в среднем один новорожденный на 500—600 рождений). Значительно выше риск рождения больного ребенка у матери старше 40 лет (большая часть зародышей с мутацией погибает внутриутробно). Страдающий этой болезнью имеет непропорционально маленькую голову, короткое коренастое туловище, короткую шею, плоское лицо, узкие глазные щели, аномалии в развитии многих внутренних органов (рис. 71).

Рис. 71. Изменение числа хромосом в кариотипе — причина синдрома Дауна

У таких людей понижена сопротивляемость болезням, отмечается умственная отсталость. Эту болезнь впервые описал английский врач Л. Даун (1866), но ее природа почти 100 лет оставалась неясной. В 1959 г. французские генетики обнаружили в хромосомном наборе больных лишнюю хромосому в 21-й паре.

В качестве примеров *аномалий половых хромосом* можно назвать синдромы Шерешевского — Тернера и Клайнфельтера.

Синдром Шерешевского — Тернера обусловлен отсутствием одной *X*-хромосомы у женщин. У них в кариотипе имеется всего 45 хромосом — из половых хромосом присутствует только одна *X*-хромосома.

Частота встречаемости названного заболевания среди новорожденных — одна больная девочка на 5000 рождений. Впервые синдром Шерешевского—Тернера был описан в 1925 г., однако причина этой аномалии (отсутствие одной *X*-хромосомы) стала понятна только после применения цитогенетического метода. Основной патологический признак описываемого синдрома — недоразвитие яичников, что приводит к формированию организма с женским фенотипом, но половые особенности сильно сглажены. У больных выражена диспропорция тела: широкие плечи, узкий таз, укороченные ноги, короткая шея со складками кожи, идущими от затылка. Умственное развитие не страдает, но отмечается неустойчивость эмоций и поведения.

Синдром Клайнфельтера наблюдается у мужчин с кариотипом 47 хромосом (половые хромосомы — *XXY*). Частота встречаемости среди новорожденных

Рис. 72. Влияние алкоголя на хромосомы человека

1:1000 (0,1 %). Такое соотношение сохраняется среди взрослых мужчин, так как больные с синдромом Клайнфельтера достаточно жизнеспособны. Характерная особенность — недоразвитие семенников и отсутствие сперматогенеза. У таких мужчин узкие плечи, широкий таз, жироотложение идет по женскому типу, отмечается слабое развитие мускулатуры. При синдроме Клайнфельтера обычно выражена умственная отсталость.

Тератогенные заболевания. Такие заболевания встречаются у 2,5—3,0 % новорожденных. Они возникают под влиянием так называемых *тератогенных* (от греч. teras — чудовище, урод; genos — происхождение) *факторов*, которые обусловливают повреждение организма в период его эмбрионального развития. К тератогенным факторам относят алкоголь, некоторые лекарственные препараты (рис. 73), вирусы, наркотики и др.

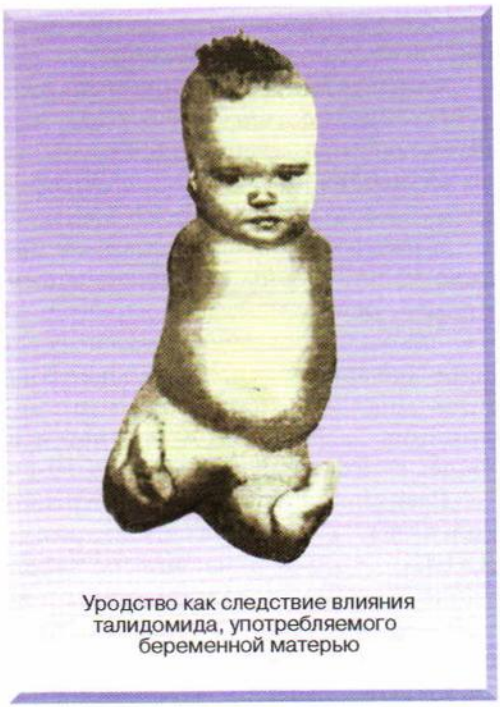
Доказано, что алкоголь и продукты его распада нарушают нормальный ход транскрипции и трансляции биосинтеза белков. Алкоголь способен нарушать целостность хромосом, т. е. вызывать хромосомные мутации (рис. 72). Употребление алкоголя беременными женщинами приводит к мертворождению, недоношенности, гибели новорожденного в первые недели жизни. У систематически употребляющих алкоголь женщин часто рождаются дети, у которых снижена масса тела, деформированы кости черепа, наблюдается задержка умственного развития, полидактилия (добавочные пальцы), врожденные пороки сердца и др.

Для беременной женщины особую опасность представляет бесконтрольное применение лекарств. Даже самые безобидные на первый взгляд лекарства, например аспирин, поражают легочную и печеночную ткани эмбриона. Поэтому решение о применении лекарственных препаратов

беременной женщиной должно приниматься только врачом, знающим механизм действия лекарства и его побочные эффекты.

Серьезную опасность для развития плода представляют вирусные заболевания матери, особенно в первые месяцы беременности, когда происходит закладка тканей и органов плода.

Абсолютно недопустимо употребление будущими матерями наркотиков, вызывающих смертельную опасность и для организма матери, и для плода.



Уродство как следствие влияния талидомида, употребляемого беременной матерью

Рис. 73. Пример влияния тератогенных факторов на развитие плода

Вопросы и задания

1. Какие причины могут лежать в основе наследственных болезней?
2. Какие болезни относятся к генным заболеваниям?
3. Всегда ли генные заболевания передаются по наследству от родителей детям? Ответ обоснуйте.
4. Что такое хромосомные болезни?
5. Что лежит в основе аутосомных болезней? Приведите примеры таких болезней.
6. Чем характеризуются болезни, связанные с аномалиями половых хромосом?
7. Назовите причины возникновения тератогенных болезней.

§ 49. Заболевания, связанные с наследственной предрасположенностью. Медико-генетическое консультирование

Всегда ли врожденные пороки связаны с мутациями?

Болезни с наследственной предрасположенностью. Не только наследственные заболевания, но и предрасположенность к некоторым болезням имеют генетическую основу. По оценке специалистов, предрасположенность проявляется в 60—70 % случаев. Для развития болезни с наследственной

предрасположенностью существенное значение имеют как особенности генотипа, так и факторы среды, провоцирующие болезнь.

Факторами, влияющими на развитие болезней с наследственной предрасположенностью, могут быть химическое загрязнение воздуха и воды, шумовое загрязнение, характер питания (качество и количество пищи, ее разнообразие), особенности профессиональной деятельности человека (напряженный или легкий умственный или физический труд).

К болезням с наследственной предрасположенностью относят сахарный диабет, аллергические заболевания, язва желудка и двенадцатиперстной кишки, ревматизм, шизофрения, туберкулез и др. Наследственную предрасположенность имеют многие сердечно-сосудистые заболевания (ишемическая болезнь сердца, варикозное расширение вен, гипертония, атеросклероз) и др. Доказано, например, что ишемическая болезнь сердца (она главная причина инфарктов) встречается среди родственников больного в 5 раз чаще, а сахарный диабет — в 10 раз чаще, чем в популяции в целом.

Различные люди обладают разной восприимчивостью к инфекционным болезням. «Чума XX в.» — синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД) — пока неизлечимое заболевание. Но некоторые люди (в Европе около 1—2 %) невосприимчивы к вирусу иммунодефицита (ВИЧ) из-за одной генной мутации. Эта мутация определяет отсутствие в организме человека белка, способствующего проникновению вируса внутрь его клеток.

Другой пример. В Англии в связи с изменением технологии приготовления костной муки, используемой в качестве кормовой добавки для крупного рогатого скота, вспыхнула эпидемия «коровьего бешенства» (губчатая болезнь мозга), пик которой пришелся на 1992 г. Заболевание вызывается белком прионом, который обусловливает изменение клеточных белков и нарушение клеток нервной ткани. Несмотря на то что зараженную говядину употребляли в пищу многие люди, заболели только 20 человек. Все заболевшие люди имели одну и ту же мутацию, известную ранее и считавшуюся нейтральной.

В последние годы ученые выявили гены, защищающие от некоторых форм рака. Особенно эффективно они действуют в сочетании с благоприятными факторами среды. Например, вероятность развития рака толстой кишки снижается в присутствии некоторых аллелей генов и при употреблении в пищу капусты брокколи или зеленого чая.

Медико-генетическое консультирование. Информация о генетических особенностях каждого человека дает возможность еще до рождения ребенка предсказать, к каким наследственным заболеваниям он будет предрасположен, какие профилактические меры и методы лечения могут быть приняты.

В России медико-генетические центры имеются в Москве, Санкт-Петербурге, Томске, Уфе, Новосибирске. В них диагностируются свыше 20 наиболее распространенных наследственных заболеваний. Для диагноза некоторых заболеваний бывает достаточно капли крови. В случае необходимости врач-генетик направляет будущих родителей на цитогенетический или биохимический анализ.

Медико-генетическое консультирование необходимо в следующих случаях:

беременные женщины достигли 35—40 лет или возраст отцов будущих детей превышает 44 года;

в семье уже отмечалось рождение детей с наследственными заболеваниями;

один или оба супруга получили повышенную дозу радиации, подвергались воздействию вредных факторов среды, принимали препараты, способные нарушить развитие эмбриона;

будущие родители принадлежат к этническим группам, в которых часты те или иные наследственные заболевания.

Методы лечения направлены на коррекцию наследственных дефектов, на создание условий, в которых развитие организма приближается к норме. В недалеком будущем для лечения наследственных болезней будет применяться *генотерапия*, т. е. введение в генотип больного человека генов, функционально замещающих нарушенные ДНК.

В настоящее время в некоторых странах (например, в США, Эстонии) проводятся исследования, благодаря которым желающие могут получить генетический паспорт — документ, в котором будут указаны существенные для здоровья и выбора профессии наследственные особенности.

Академик Российской академии наук Л. Киселев считает: «Сейчас главная задача — внушить людям, что надо ходить в генетические консультации. Культура общества — это не знание того, что ДНК — двойная спираль, а понимание того, что перед вступлением в брак надо не пожалеть денег и сходить в генетическую консультацию. Это спасет многие семьи от трагедии».

Вопросы и задания

1. Какие заболевания имеют наследственную предрасположенность?
2. Какова роль медико-генетических центров? Почему медико-генетическое консультирование имеет для людей важное практическое значение?
3. Глухонемота передается рецессивными генами. Какова вероятность (в процентах) появления глухонемых детей у здоровых родителей, гетерозиготных по этому признаку?

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

§ 50. Основы селекции как науки

Какое значение генетические знания могут иметь для растениеводства и животноводства?

История развития селекции. Общее знакомство с селекцией начнем с ее определения. *Селекция* (от лат. selectio — отбор, выбор) — наука, разрабатывающая теорию и методы создания сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов. В то же время термин «селекция» означает и сам процесс выведения новых сортов, пород, штаммов.

Селекционная работа началась 10—15 тыс. лет назад, когда человек перешел к оседлому образу жизни, стал осваивать новые территории. Это поставило благополучие человека в зависимость от ограниченного выбора растений и животных, имеющих для него практическое значение. В результате возникла необходимость постоянно улучшать качество выращиваемых растений и одомашненных животных. Постепенно появились многочисленные породы домашних животных и сорта культурных растений.

Все сорта культурных растений и породы домашних животных произошли от диких предков. Другими словами, селекция началась с одомашнивания. На самых ранних этапах одомашнивания животных человек осуществлял *бессознательный отбор* (вплоть до XVI—XVII вв.). Этот отбор прежде всего был направлен на закрепление способности размножаться в условиях искусственного содержания. На потомство оставляли только тех животных, которые могли размножаться в неволе и контактировать с человеком. Таким образом происходил отбор по поведению. Считается, что первыми были одомашнены собака, овца и коза. Немного позднее человек одомашнил тура, лошадь, свинью, ламу, индейку.

Из растений первыми в культуру были введены хлебные злаки: ячмень, просо, рис, пшеница. Среди злаков человек отбирал те, которые могли сохранять семена в колосе, не осыпаясь, в отличие от дикорастущих растений.

Затем отбор стал носить *сознательный* характер. Это было связано с выявлением того факта, что многие признаки организмов передаются из поколения в поколение. Человек, отбирая тех особей, которые обладали какими-либо желательными для него признаками, сохранял и усиливал их путем искусственного разведения через избирательное размножение или опыление. Как свидетельствуют археологические данные, люди еще

в глубокой древности проявляли большое искусство в разведении крупного рогатого скота, свиней, домашней птицы, в выращивании зерновых и овощных культур.

Селекционная практика значительно развилась с середины XIX в. благодаря созданию селекционных станций и племенных хозяйств, а также проведению селекционных выставок. Селекция постепенно превратилась в отрасль производства.

Селекция как наука сформировалась в начале XX в. Теоретическими основами селекции служат эволюционная теория, генетика, молекулярная биология, экология, экономика, география сельского хозяйства.

Задачи селекции заключаются в создании высокопродуктивных сортов, пород и штаммов, обладающих устойчивостью к болезням и воздействию неблагоприятных условий среды, в разработке новых методов генетической селекции.

Основу селекции как науки составляют учения об исходном материале, типах и источниках наследственной изменчивости, роли среды; теория искусственного отбора.

Учение об исходном материале — важнейший раздел селекции как науки. Это учение разработал выдающийся русский ученый Н. И. Вавилов.

Любая селекционная работа начинается с подбора исходного материала: сортов растений, пород животных, штаммов микроорганизмов, так как от этого зависит эффективность результатов селекции. Следует отметить, однако, что любое искусственно полученное многообразие сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов значительно уступает по генетическому разнообразию диким предкам.

Занимаясь поиском полезных для человека сортов растений, т. е. решением проблемы исходного материала, Н. И. Вавилов вместе со своими коллегами в 20—30-х годах XX в. совершил более 60 экспедиций в разные страны мира. Во время экспедиций было изучено огромное число видов растений, собраны тысячи образцов семян культурных растений и их диких предков. Впоследствии была создана самая крупная в мире коллекция сортов растений, которая до сих пор хранится в Институте растениеводства в С.-Петербурге, созданном по инициативе Н. И. Вавилова. Коллекцией широко пользуются отечественные и зарубежные селекционеры.

Изучение мирового разнообразия культурных растений позволило Н. И. Вавилову определить районы земного шара с наибольшим разнообразием генетических форм растений. Это в основном горные районы, характеризующиеся значительным разнообразием условий среды.

Н. И. Вавилов считал, что районы, где обнаруживается наибольшее генетическое разнообразие той или другой культуры, и есть центры их

происхождения. Большинство центров совпадает с древними очагами земледелия. Н. И. Вавилов выделил семь основных центров происхождения культурных растений (рис. 74).

Южно-Азиатский (Индийский) центр. Включает в себя территории Индии, Индокитая, Южной Кореи, острова Юго-Восточной Азии. Из этого центра происходит около 40 % всех известных культурных растений, в том числе рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажан, манго.

Восточно-Азиатский центр. К нему относятся Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, остров Тайвань, откуда произошли 20 % видов культурных растений. Этот центр — родина сои, гречихи, проса, шелковицы, множества плодовых и овощных культур.

Юго-Западно-Азиатский центр. Это территория Северо-Западной Индии, Ирана, Афганистана, Средней и Малой Азии. В данном центре возникло 14 % мировой культурной флоры: мягкая пшеница, рожь, многие бобовые и плодовые культуры (яблоня, груша, абрикос, персик, миндаль, грецкий орех), виноград, а также конопля.

Средиземноморский центр. Он включает в себя часть Северной Африки и Южной Европы. Это побережье Средиземного моря, где существовали величайшие древние цивилизации. Средиземноморский центр — родина 11 % видов культурных растений, в их числе оливковое дерево, капуста, горох, свекла, петрушка и многие другие овощные и кормовые культуры.

Абиссинский центр. Это небольшой район — юг Аравийского полуострова, территория нынешней Эфиопии. Он представляет собой центр происхождения около 4 % культурных растений. Отсюда родом твердая пшеница, ячмень, кофейное дерево.

Центрально-Американский центр. Названный центр включает территорию Южной Мексики, которую считают родиной 6—7 % культурной флоры. Отсюда произошли кукуруза, фасоль, перец, подсолнечник, длинноволокнистый хлопчатник.

Южно-Американский (Андийский) центр. К нему относится территория, расположенная вдоль западного побережья Южной Америки. Отсюда произошли клубненосные растения, в том числе картофель.

Все перечисленные очаги представляют собой территории древних цивилизаций. Так, в Индонезийско-Индокитайском центре впервые были одомашнены собаки, свиньи, утки, гуси, куры. Степи Причерноморья — родина домашней лошади. Здесь обитали ее древние предки — тарпаны, исчезнувшие как вид с лика Земли. Еще один исчезнувший вид — тур был одомашнен, вероятнее всего, в нескольких областях Евразии. В результате одомашнивания и дальнейшей селекции возникли многочисленные породы крупного рогатого скота.

В настоящее время селекция переживает подъем, обусловленный двумя причинами: необходимостью увеличения продуктов питания для растущего населения планеты и развитием самой науки — разработкой высокоэффективных селекционно-генетических методов.

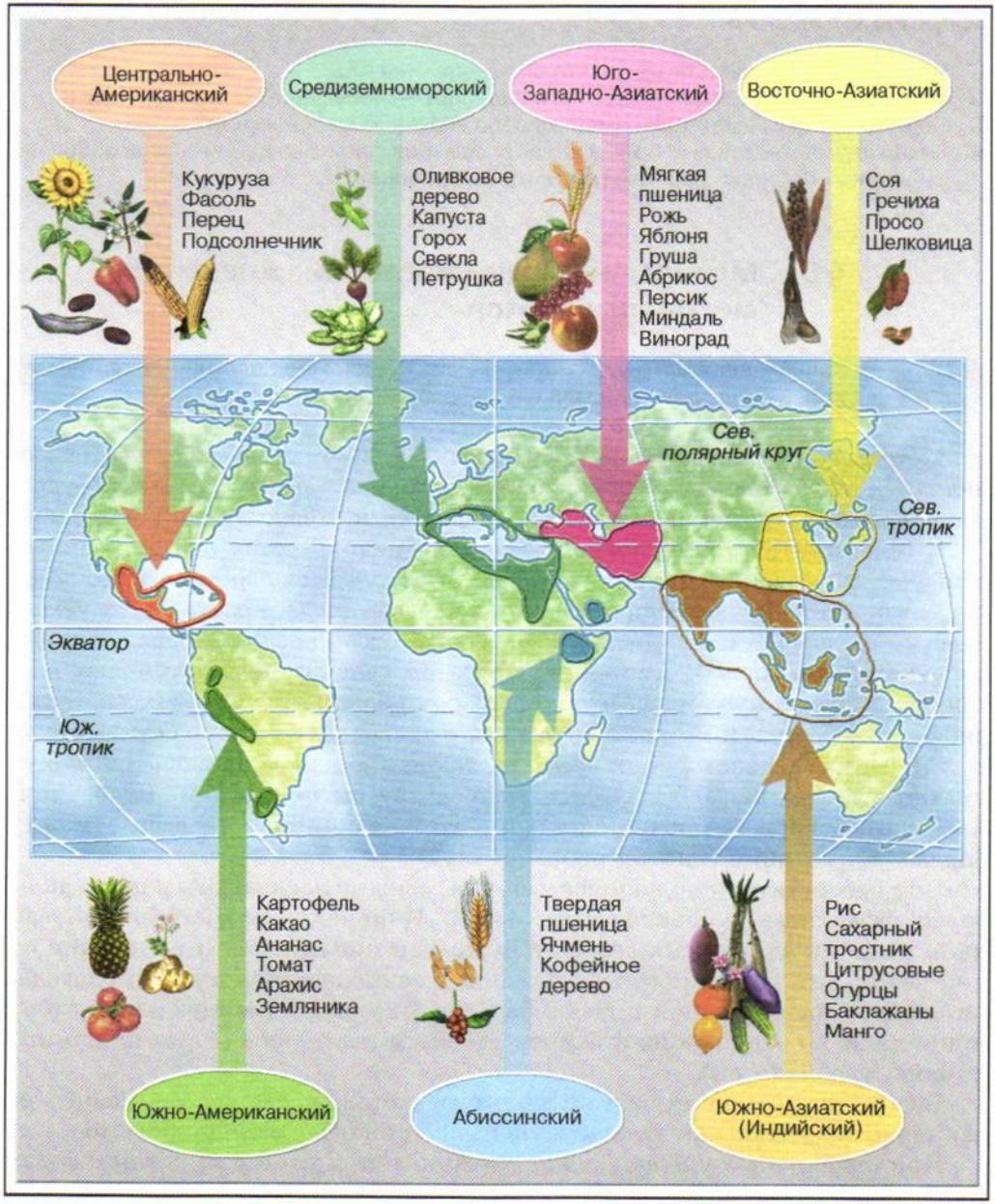


Рис. 74. Основные центры происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову)

Вопросы и задания

1. Что такое селекция? Докажите, что селекция — наука.
2. Можно ли считать, что порода — это вид; сорт — популяция? Ответ обоснуйте.
3. Почему исходный материал имеет особое значение для селекции?
4. Как вы думаете, почему большая часть центров происхождения и многообразия культурных растений расположена в горных районах?

§ 51. Методы селекции растений, животных, микроорганизмов

Как вы понимаете утверждение Н. И. Вавилова: «Селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека»?

Методы селекции растений. Основными методами современной селекции являются искусственный отбор, гибридизация и мутагенез. В последнее время в селекции применяются методы генетики и молекулярной биологии.

В селекции растений наиболее широко используется *искусственный отбор* — массовый и индивидуальный. *Массовый отбор* может быть эффективен в том случае, если отбираются качественные, просто наследуемые и легко определяемые признаки. Массовый отбор обычно проводят среди перекрестноопыляемых растений. При этом селекционеры отбирают растения по фенотипу с интересующими их признаками. От этих растений вновь получают потомство, а из этого потомства опять отбирают растения с лучшими признаками. Как правило, такая процедура проводится многократно в целом ряду следующих друг за другом поколений. Недостаток массового отбора заключается в том, что селекционер не всегда может определить лучший генотип по фенотипу.

При отборе особей по количественным, сложно наследуемым признакам более эффективен *индивидуальный отбор*. Индивидуальный отбор основан на выделении единичных особей с нужными признаками и получении от них потомства. Этот вид отбора позволяет точно оценить генотип благодаря анализу наследования признаков у потомства. Индивидуальный отбор применяют по отношению к самоопыляемым растениям (сорта пшеницы, ячменя, гороха и др.).

В селекции растений часто используют метод *гибридизации*. Разные ее варианты представляют отдаленную и внутривидовую гибридизацию.

При *отдаленной гибридизации* скрещиваются растения разных видов или родов, в результате чего получают гибриды. В качестве примеров межродовых гибридов растений можно назвать гибрид пшеницы и ржи

(тритикале), пшенично-пырейный гибрид, гибрид смородины и крыжовника (йошта), гибрид брюквы и кормовой капусты (куузика), гибриды озимой ржи и житняка, травянистого и древовидного томатов и др. (рис. 75).

В случае *внутривидовой гибридизации* скрещиваются разные формы, линии, сорта в пределах вида. В качестве примера межсортового скрещивания можно назвать работы И. В. Мичурина по созданию сортов яблони бельфлер-китайки. При межлинейном скрещивании вначале самоопылением перекрестноопыляемых растений получают гомозиготные (чистые) линии, а затем скрещивают разные линии между собой, при этом большинство генов переводится в гетерозиготное состояние. Скрещивание между собой чистых доминантных и рецессивных гомозиготных линий часто приводит к резкому подъему урожайности растений. Причина этого состоит в так называемом *эффекте гетерозиса* (от греч. heteroiōsis — изменение, превращение), или «гибридной силе»: ускорении роста, повышении жизнестойкости гибридов первого поколения, у которых большинство генов находится в гетерозиготном состоянии. Межлинейная гибридизация, хотя и дорогостоящий, и трудоемкий метод, позволяет создать высокоурожайные сорта растений, полностью окупающие затраты на их получение. В производственных посевах используют только семена гибридов первого поколения, так как в последующих поколениях эффект гетерозиса снижается. По-видимому, это происходит вследствие снижения числа гетерозиготных организмов и повышения доли гомозигот.

В селекции растений широко используется *полиплоидия*, которая выражается в кратном увеличении набора хромосом. Получение полиплоидов в эксперименте тесно связано с *искусственным мутагенезом*. Искусственный мутагенез как метод селекции растений основан на применении физических и химических мутагенов для получения форм растений с выраженными мутациями. Такие формы в дальнейшем используются для гибридизации или отбора.

Методы селекции животных. Для животных характерно половое размножение и немногочисленное потомство. Выведение новой породы — процесс длительный, требующий больших материальных затрат. Именно в селекции животных особое значение имеет подбор исходных форм, т. е. подбор производителей (родительских пар). С этой целью определяют качество производителя по потомству, по экстерьеру (совокупности фенотипических признаков) и родословным.

Особенности организма животных не позволяют применять такие методы селекции, как полиплоидия и искусственный мутагенез. Поэтому в селекционной работе с животными используют в основном отдаленную и внутривидовую гибридизацию и индивидуальный отбор.

Рис. 75. Отдаленная гибридизация — метод получения межродовых и межвидовых гибридов

Отдаленная гибридизация в селекции животных применяется значительно реже, чем в селекции растений. Так же как у растений, межвидовые и межродовые гибриды животных бесплодны. Иногда бесплодны особи только одного пола. Например, у гибридов высокогорного быка яка и рогатого скота бесплодны самцы, а самки плодовиты. Потомство, хотя и бесплодно, в ряде случаев обладает большой хозяйственной ценностью благодаря проявлению у него эффекта гетерозиса. Примером может служить используемый человеком с глубокой древности мул — гибрид осла и кобылицы. Мулы обладают большой физической силой и выносливостью, а продолжительность их жизни значительно выше, чем у родительских видов. Отдаленные гибриды представляют собой также лошак — гибрид ослицы и коня (он меньше мула ростом, строптив); архаромеринос — гибрид архара (горного барана) и мериноса (тонкорунной овцы); бестер — гибрид стерляди и белуги; нар — гибрид одногорбого и двугорбого верблюда; хонорик — гибрид хорька и норки. В природе встречаются гибриды зебры и лошади, бизона и зубра, тетерева и куропатки (межняк), зайца-русака и зайца-беляка (тумак), соболя и лисицы (кидус), а также тигра и льва, волка и собаки.

Методы селекции микроорганизмов. К основным методам селекции микроорганизмов относятся *искусственный мутагенез* и отбор. Используя мутагены, получают разнообразные мутации, тем самым повышая интенсивность наследственной изменчивости микроорганизмов в десятки и сотни раз, а затем отбирают лучшие штаммы. Высокая скорость размножения и чрезвычайно развитые механизмы адаптации микроорганизмов облегчают селекционную работу. Например, трудами ученых всего за 30 лет продуктивность плесневого гриба пенициллa увеличена в 10 тыс. раз, в то время как содержание сахара в сахарной свекле удалось повысить только в 3 раза (за 150 лет напряженной селекционной работы). Высокопродуктивные штаммы микроорганизмов используют в целях повышения эффективности биотехнологических процессов.

Современные направления развития селекции. В настоящее время в России возделывается более 3 тыс. сортов и гибридов различных полевых культур, ценных по качеству, высокоурожайных и приспособленных к местным почвенно-климатическим условиям. Главное направление селекции всех сельскохозяйственных культур — выведение сортов и гибридов, отличающихся высокой урожайностью и устойчивостью к болезням и вредителям, способностью противостоять резким колебаниям погодных условий. Интенсивно ведутся работы в направлении повышения продуктивности зерновых культур, создания неполегающих сортов зерновых и бобовых растений.

Актуальна проблема введения в культуру растений, устойчивых к засолению почв, обеспечивающих высокие урожаи при орошении почв соленой водой.

Важнейшая особенность современных программ селекции — создание экологически чистой продукции, употребление которой безвредно для здоровья человека. К сожалению, отмечается недостаточная устойчивость возделываемых культур и сортов ко многим заболеваниям. На основе традиционных методов (гибридизация и отбор), а также современных методов генной инженерии планируется создать сорта овса и пшеницы, устойчивые к грибковым (ржавчина) и вирусным инфекциям; сорта проса, не поражающиеся головней; фитофтороустойчивые, свободные от вирусов сорта картофеля и др.

Селекционеры России располагают ценнейшим исходным материалом для селекционной работы на засухоустойчивость. Всемирно известны уникальные по засухоустойчивости сорта яровой пшеницы Эритроспермум 841 и Саратовская 46, озимой пшеницы Одесская 26, ярового ячменя Южный, проса Саратовский 853.

В нашей стране ученые длительным отбором в условиях суровой зимы создали самые морозоустойчивые в мире сорта озимой пшеницы: Ульяновка, Лютенсценс 329, Алабасская.

Новые высокопродуктивные сорта зерновых культур должны иметь отличные технологические и пищевые качества. Планируется возделывание сортов безалкалоидного люпина, обладающего повышенным содержанием белков, витаминов и минералов, и его использование для детского и лечебного питания.

Внушительные успехи получены учеными и в селекции животных: созданы породы крупного рогатого скота, дающие более 10 тыс. кг молока на корову в год. Выведены породы овец (Асканийская, Казахский архаромеринос и многие другие), характеризующиеся повышенной жизнестойкостью в разнообразных условиях разведения. Созданы породы каракульских овец, норки, отличающихся разнообразной окраской шерсти.

Вопросы и задания

1. Какие методы применяют в селекции растений?
2. Сравните индивидуальный и массовый отборы, применяемые в селекции растений.
3. Что такое гибридизация? Какие разновидности гибридизации используют в селекции растений?
4. В чем проявляется значение искусственного мутагенеза как метода селекции растений и микроорганизмов? Почему, по вашему мнению, искусственный мутагенез неприемлем в селекции животных?

5. Приведите примеры отдаленной гибридизации животных. Какими свойствами обладают межвидовые или межродовые гибриды?
6. Оцените верность следующего утверждения: «Породы и сорта, выведенные в одной стране, далеко не всегда пригодны для другой страны, для другой почвенно-климатической зоны».

§ 52. Биотехнология. Генная инженерия

Как вы считаете, возможно ли использовать микроорганизмы в производстве?

Синтез идей и методов молекулярной биологии и молекулярной генетики привел к возникновению нового направления в современной биологии — биотехнологии. *Биотехнология* — прикладная наука, использующая живые организмы (или их составные части) и биологические процессы в промышленном производстве на основе достижений молекулярной биологии.

Успехи биотехнологии открывают неограниченные возможности в микробиологии, здравоохранении, сельском хозяйстве, промышленности, охране природы. Использование микроорганизмов человеком (хлебопечение, сыроварение, виноделие, пивоварение) известно с древнейших времен, хотя само понятие «биотехнология» широко распространилось сравнительно недавно, с 70-х годов прошлого века.

Биотехнология основывается на микробиологическом синтезе; клеточной, хромосомной и генной инженерии.

Микробиологический синтез. В микробиологической промышленности производственные процессы базируются на микробиологическом синтезе, т. е. синтезе ценных для человека продуктов благодаря использованию микроорганизмов. В результате микробиологического синтеза получают белково-витаминные добавки, аминокислоты, ферментные препараты, антибиотики, бактериальные удобрения и др.

На предприятиях микробиологической промышленности микроорганизмы содержатся в специальных резервуарах — биореакторах, где поддерживаются оптимальные для их жизнедеятельности условия. Для каждого вида микроорганизмов подбирают специальную смесь простых и дешевых питательных веществ. Обычно им «скармливают» любые сахаросодержащие отходы сельскохозяйственной продукции или сточные воды целлюлозно-бумажных комбинатов (в этом случае одновременно утилизируются промышленные отходы). Так, плесневые грибы хорошо растут и быстро размножаются на кукурузном экстракте, содержащем сахара, крахмал и различные минеральные вещества, которые образуются в большом количестве при производстве крахмала.

В настоящее время микроорганизмы широко используются не только для получения кормовых, пищевых добавок (белки, витамины, незаменимые аминокислоты и др.) или лекарственных препаратов, но и для очистки сточных и загрязненных вод. Существуют микроорганизмы, которые не только разлагают органические вещества до минеральных, но и расщепляют или накапливают в себе высокотоксичные вещества, например соединения тяжелых металлов.

Клеточная инженерия. Клеточная инженерия базируется на конструировании новых клеток путем их гибридизации, реконструкции, культивирования.

Культивирование отдельных клеток или тканей (в основном растительных) осуществляется на искусственных питательных средах. Питательная среда, в которой выращивают культуру тканей, содержит аминокислоты, глюкозу, минеральные соли, гормоны и другие вещества. Отдельные клетки растений (например, клетки образовательной ткани) помещают в питательную среду, где они не только растут и размножаются, но могут образовать целое растение.

Клеточные культуры используются для быстрого и дешевого получения некоторых ценных веществ. Например, культура клеток женьшеня продуцирует биологически активные вещества так же, как и целое растение.

Клонированием, т. е. выращиванием генетически однородного потомства (клона), получают незараженный посадочный материал, например клубни картофеля или молодые растения земляники. При обычно применяемом вегетативном размножении у этих растений из поколения в поколение накапливаются различные болезни, что значительно снижает урожайность.

Использование метода *гибридизации* по отношению к клеточным культурам дает возможность получать отдаленные гибриды, когда гибридизация половым путем невозможна. С этой целью разработаны приемы объединения хромосомных наборов соматических клеток, взятых от разных организмов. Из гибридных клеток затем выращивают целостный организм. Таким путем уже получены гибриды яблони и вишни, картофеля и томата.

Изучение гибридных клеток позволяет решать многие теоретические вопросы биологии и медицины, в частности взаимовлияния ядра и цитоплазмы, регуляции клеточного размножения и т. д.

Клеточная реконструкция связана с созданием жизнеспособной клетки из отдельных фрагментов разных клеток: ядра, цитоплазмы, хромосом и др.

Клонирование эмбрионов животных было впервые открыто в опытах на земноводных в начале 50-х годов XX в. И только в 90-х годах была решена проблема клонирования эмбриональных клеток млекопитающих.

В 1996 г. в Шотландии впервые было получено животное (овца Долли) в результате использования донорского ядра клетки молочной железы от взрослой овцы. Ядро клетки молочной железы поместили в яйцеклетку другой овцы, предварительно освободив ее от собственного ядра. В матке третьей овцы (так называемой суррогатной матери) гибридная яйцеклетка сформировалась в целостный организм (рис. 76).

В настоящее время методы клеточной инженерии широко применяются в научных экспериментах на млекопитающих.

Хромосомная инженерия. Хромосомная инженерия — это новое направление, в котором используется совокупность методов, позволяющих получать новые организмы благодаря внесению одной или нескольких хромосом одного организма в яйцеклетку другого неродственного организма или вследствие удаления из нее одной или нескольких хромосом. Таким методом получают организмы с новыми свойствами. Так, в частности, была получена гибридная форма, клетки которой содержат 12 хромосом пшеницы и 2 хромосомы ржи.

Генная инженерия. Генная инженерия представляет собой раздел молекулярной генетики. Само появление генной инженерии стало возможным благодаря фундаментальным открытиям молекулярной биологии (расшифровка генетического кода, выявление его свойств).

В генной инженерии применяются методы, позволяющие посредством действий in vitro (вне организма) переносить генетическую информацию из одного организма в другой, создавая таким образом новые комбинации генетического материала.

В настоящее время ученые могут вне организма разрезать молекулы ДНК в нужном им месте, изолировать отдельные ее фрагменты. Методами генной инженерии можно также синтезировать фрагменты ДНК из ее нуклеотидов и сшивать

Долли родилась в 1996 г. стараниями Рослинского института и компании PPL Therapeutics. Овцу клонировали из клетки вымени другой овцы. 24 февраля 1997 г. предъявленная миру полугодовалая Долли стала сенсацией. Она оказалась единственной выжившей из 276 зародышей, полученных в ходе эксперимента

Рис. 76. Овца Долли — первое клонированное млекопитающее животное

их в нужной последовательности. В результате подобных операций возникают рекомбинантные (гибридные) ДНК, которых до этого не существовало в природе.

Рождением генной инженерии считают 1972 год, когда американский биохимик П. Берг и его коллеги впервые in vitro получили рекомбинантную ДНК, состоящую из фрагмента ДНК бактериофага (вируса бактерии кишечной палочки), группы генов самой кишечной палочки и полной ДНК вируса, вызывающего развитие опухолей у обезьян. За эту работу П. Бергу в 1980 г. была присуждена Нобелевская премия.

Одно из важных направлений генной инженерии — производство лекарств нового поколения, представляющих собой биологически активные белки человека. В 1989—1990 гг. появилось новое лекарство — человеческий интерферон-α. (В России он выпускается под названием реаферон.) Полученный методом генной инженерии белок интерферон абсолютно идентичен интерферону, синтезируемому в организме человека.

В 80-е годы XX в. в научных лабораториях разных стран мира, в том числе и нашей страны, были выделены гены человека, определяющие синтез интерферона, и введены в бактерии (рис. 77). Такие бактерии быстро растут, используя дешевую питательную среду, и синтезируют большие количества интерферона. Из 1 л бактериальной культуры можно выделить столько человеческого интерферона, сколько из 5—10 тыс. л донорской крови. Интерферон обладает антивирусным действием, влияет на лечение рассеянного склероза и некоторых видов рака. Помимо этого, интерферон (реаферон) эффективен против вирусных гепатитов, герпеса, простудных заболеваний.

Другие препараты белков, созданных методами генной инженерии, — инсулин и гормон роста. Гормон инсулин необходим людям, страдающим сахарным диабетом. С 1926 г. для лечения сахарного диабета применялся инсулин, получаемый из поджелудочных желез свиней. Свиной инсулин отличается от человеческого всего одной аминокислотой. Однако это незначительное отклонение приводит к тому, что у некоторых больных диабетом возникают аллергия и непереносимость названного препарата. Таким людям нужен только человеческий инсулин. С 1980 г. эта проблема была решена методами генной инженерии. В настоящее время человеческий инсулин получают в промышленных объемах.

На сегодняшний день получено разрешение на применение более 30 препаратов, созданных методами генной инженерии, и еще более 200 находятся на разных стадиях клинических исследований.

Методами генной инженерии значительные успехи достигнуты в деле создания генетически модифицированных *трансгенных* (от лат. trans —

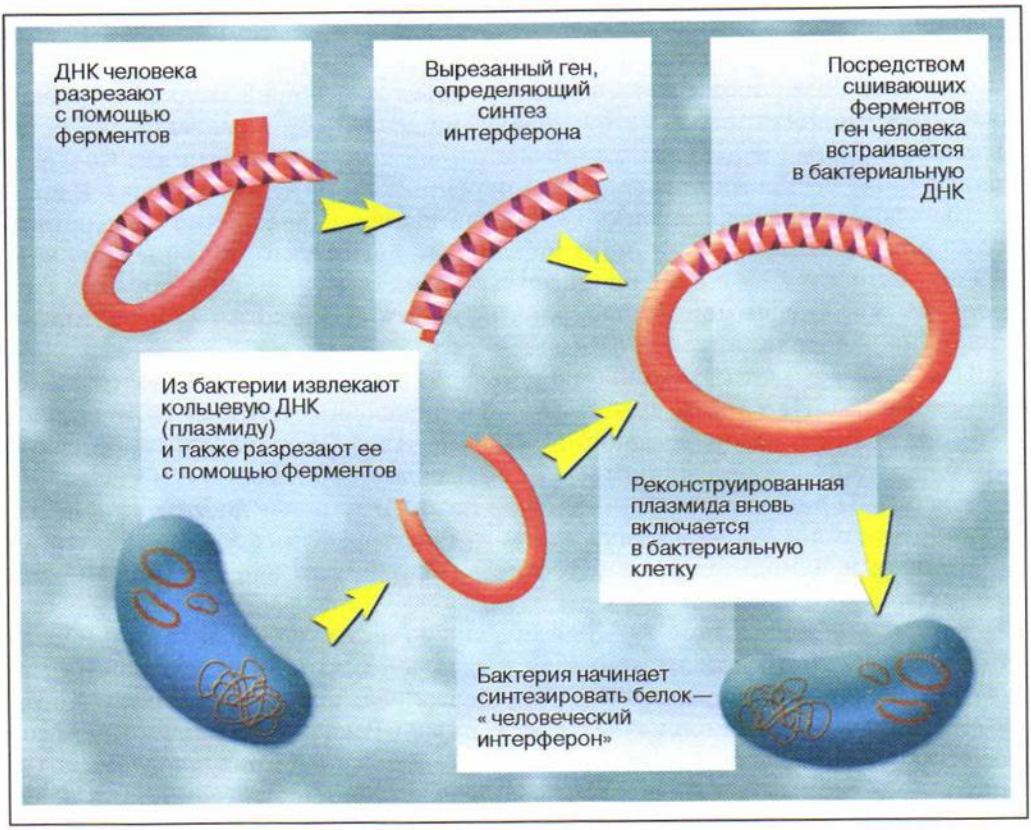


Рис. 77. Схема встраивания гена человека, определяющего синтез интерферона, в ДНК бактерии

через, сквозь) организмов. Задачи, которые решают ученые с помощью трансгеноза, — изменение наследственных свойств организма в нужном для человека направлении. Действия данных инженеров сводятся к конструированию из различных фрагментов нового генетического материала, введению его в организм, а также созданию условий для функционирования и его стабильного наследования. В качестве примера подобных достижений можно назвать перенос генов от клубеньковых бактерий (поглощающих газообразный азот воздуха и обогащающих азотистыми соединениями почву) к почвенным микроорганизмам, живущим в корнях злаковых растений. Широкомасштабное решение данной задачи позволит отказаться от

внесения в почву огромных количеств азотных удобрений при возделывании пшеницы, риса и других ценных сельскохозяйственных культур.

В генной инженерии растений получены генетически модифицированные сорта хлопчатника, томатов, табака, риса. Эти сорта растений устойчивы к насекомым-вредителям, вирусам, грибковым заболеваниям. Созданы трансгенные бескосточковые формы черешни, вишни, цитрусовых и др.

Быстро развивается область генной инженерии, связанная с созданием трансгенных животных — продуцентов биологически активных белков. В мире существуют сотни трансгенных овец и коз, продуцирующих от десятков миллиграммов до нескольких граммов биологически активных белков на 1 л молока (рис. 78).

С молоком животных можно получать не только лекарства, но и некоторые ферменты. Например, созданы трансгенные овцы, которые синтезируют фермент реннин, створаживающий молоко. Для сыроварения такой белок можно специально не выделять, а использовать его в составе молока.

Проблемы биотехнологии. Несмотря на значительные достижения в биотехнологии, в последнее время отмечают некоторые тревожные тенденции в отношении использования человеком генетически модифицированных продуктов.

Во-первых, вследствие внедрения чужеродного гена в наследственный аппарат животного или растения не исключено, что через поколения может произойти его повреждение, нарушение размножения, стерилизация. Во-вторых, через несколько лет среди паразитических микроорганизмов возможно возникновение мутантных форм, способных противостоять антибиотикам, которые сейчас вырабатывают трансгенные растения. При появлении же мутантной формы микроорганизмов вполне возможна вспышка заболеваний трансгенных сельскохозяйственных растений и полная потеря урожая. Возможно также образование невосприимчивых к пестицидам вредителей-насекомых. И, в-третьих, есть опасение, что так называемые «молчащие» участки ДНК человеческого генома способны к активизации вследствие употребления трансгенных продуктов питания, а это может спровоцировать у человека развитие наследственных заболеваний.

В настоящее время нет абсолютно надежных методов проверки генетически модифицированных продуктов на безвредность. Существует определенная степень риска того, что продукты питания, содержащие модифицированные компоненты, оказывают негативное влияние на здоровье человека. В связи с этим ученые многих стран выступают в поддержку требований о необходимости законодательно обязать производителей пищевых продуктов указывать на этикетках о наличии трансгенных компонентов, а их применение в детском питании строжайше запретить. В нашей стране в

Рис. 78. Трансгенные овцы

2002 г. Министерство здравоохранения ввело обязательную маркировку продуктов, содержащих более 5% генетически модифицированных источников. Начиная с 2007 г. производители продуктов питания обязаны указывать, что в их продукции содержатся генномодифицированные компоненты, если их количество превышает 0,9 % от веса продукта. Это тот минимум, который можно определить с помощью специальных приборов.

Принципиальная особенность генной инженерии — создание структуры ДНК, которая никогда не возникает в живой природе. В связи с этим в генной инженерии особую важность приобретает прогнозирование возможных последствий (как положительных, так и отрицательных) создания новых трансгенных форм.

Последние годы в научной среде, в средствах массовой информации активно обсуждается проблема клонирования человека. К ее решению ученые должны подходить, взвесив все возможные последствия экспериментов, поскольку эта проблема имеет не только научные, но и морально-нравственные, религиозные аспекты.

И наконец, биотехнологические предприятия до сих пор не освоили технологию замкнутого цикла получения необходимых для человека продуктов. Отмечено, что жители близлежащих от этих предприятий районов чаще других страдают аллергическими, онкологическими заболеваниями, а у новорожденных детей значительно чаще проявляются тератогенные

заболевания. По-видимому, данные заболевания возникают из-за аварийных выбросов в атмосферу веществ, содержащих фрагменты ДНК, РНК и др. Вследствие их высокого мутагенного эффекта может значительно ускориться эволюция болезнетворных бактерий и вирусов, что может привести к образованию новых форм, иногда остро патогенных.

Вопросы и задания

1. Дайте определение понятия «биотехнология». Каковы ее основные направления?
2. Почему в биотехнологии особенно широко используются микроорганизмы?
3. Какое направление биотехнологии называют генной инженерией?
4. Какие задачи стоят перед генной инженерией?
5. Какие организмы называют трансгенными?

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ

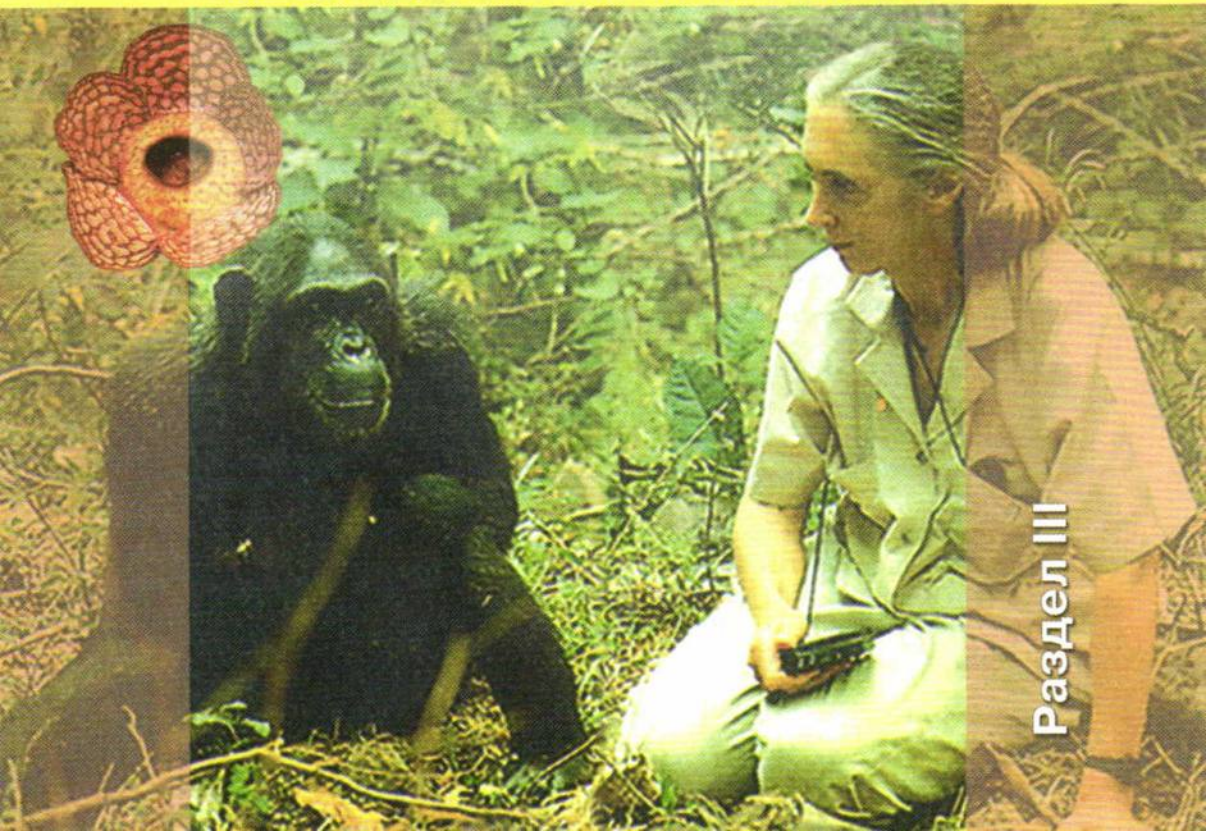
Представления о возникновении жизни. Эволюция органического мира 240

Синтетическая теория эволюции 256

Микро- и макроэволюция 274

Происхождение человека — антропогенез 288

Человек и природа 299



Раздел III

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВОЗНИКНОВЕНИИ ЖИЗНИ. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

§ 53. Становление и развитие представлений о происхождении жизни

Как вы думаете, можно ли воспроизвести процесс образования живого из неживой материи в лабораторных условиях?

Идеи биогенеза и абиогенеза. Единой точки зрения на вопрос о происхождении жизни на Земле в науке не существует. С глубокой древности и до настоящего времени высказано множество самых разнообразных гипотез. Все эти гипотезы формировались на основе двух идей — биогенеза и абиогенеза. Идея *биогенеза* (от греч. bios — жизнь, genesis — происхождение), т. е. происхождения живого от живого. Идея *абиогенеза* (а — лат. отрицательная приставка) основывается на том, что живое возникло из неживого.

Идея биогенеза исходит из древних религиозных индусских и персидских философских представлений об отсутствии начала и конца жизни.

Представление о биогенном происхождении жизни на Земле отражено в гипотезе *панспермии*, которую выдвинул немецкий химик Ю. Либих (1808—1873). Согласно этой гипотезе жизнь существует вечно и переносится с планеты на планету метеоритами. Ученый полагал, что простейшие организмы или их споры («семена жизни») могли быть занесены на Землю, где они нашли благоприятные условия, размножились и дали начало эволюции от простых форм к сложным. Особенно активно эту гипотезу развивал шведский химик-физик С. Аррениус (1859—1927), считая, что споры могут перемещаться в космосе под действием солнечного света, так называемого «солнечного ветра». Однако этот взгляд оказался несостоятельным, так как было доказано, что в космосе ионизирующие лучи убивают все живое.

Для обоснования гипотезы панспермии используют сведения о возможном многократном «появлении» НЛО («неопознанные летающие объекты») на Земле, на что косвенно указывают древние наскальные изображения предметов, похожих на космические корабли и инопланетян.

В космических исследованиях нашей Солнечной системы присутствия жизни не обнаружено. Эти исследования, однако, не дают никаких сведений о возможной жизни в других звездных системах. При изучении материала метеоритов и комет в них обнаружен ряд «предшественников живого»: некоторые органические вещества, например синильная кислота, метан.

Спектральный анализ межзвездного пространства показал наличие таких органических веществ, как формальдегид, метан, оксид углерода.

Гипотеза панспермии уходит от решения вопроса о происхождении жизни на Земле: если жизнь возникла не на Земле, то как она возникла вне ее?

Идея *абиогенеза* восходит к цивилизациям, существовавшим задолго до нашей эры в долине рек Тигра и Евфрата, подвергавшихся частым разрушительным наводнениям. Именно поэтому у людей возникло представление, что жизнь может прерываться и возникать заново.

На протяжении тысячелетий люди верили в *самопроизвольное зарождение жизни*, считая его обычным способом появления живых существ из неживой материи. Так, знаменитый греческий ученый Аристотель (384—322 до н. э.) писал, что лягушки и насекомые заводятся в сырой почве. Намного позднее, уже в XVII в., голландский естествоиспытатель Ван Гельмонт (1579—1644) описал эксперимент, где он якобы за три недели из грязного белья создал мышей. Также предполагали, что рыбы появились из ила, черви — из почвы, мухи — из гнилого мяса.

В 1668 г. итальянский ученый Ф. Реди (1626—1698) провел опыты, которые нанесли взглядам самопроизвольного зарождения ощутимый удар. Он доказал, что маленькие белые червячки, появляющиеся на гниющем мясе, — личинки, которые развились из яиц, отложенных мухами.

В 1860 г. проблемой происхождения жизни занялся известный французский микробиолог Луи Пастер (1822—1895), который простым опытом доказал, что самозарождение организмов невозможно. В колбу с припаянной к ней длинной S-образной трубкой он налил мясной бульон и прокипятил его. Бульон не портился до тех пор, пока он не попадал на стенки S-образной трубки, где оседали споры бактерий (рис. 79). Однако на вопрос, откуда взялись на Земле первые живые организмы, опыты Пастера ответа не дали.

Гипотеза биохимической эволюции. В рамках идеи абиогенеза была сформулирована гипотеза биохимической эволюции. Ее впервые предложил отечественный биохимик А. И. Опарин (1894—1980).

В далеком прошлом состояние нашей планеты было мало похожим на нынешнее. Предполагается, что температура поверхности Земли достигала 4000—8000 °С. По мере охлаждения Земли углерод и тугоплавкие металлы конденсировались, образуя земную кору. Атмосфера в те времена была по своему составу также совершенно иной, нежели сейчас. Легкие газы — водород, гелий, азот, кислород и аргон — уходили из атмосферы, поскольку гравитационное поле планеты Земля, тогда еще недостаточно плотной, не могло их удерживать. В состав атмосферы входили вода, аммиак,

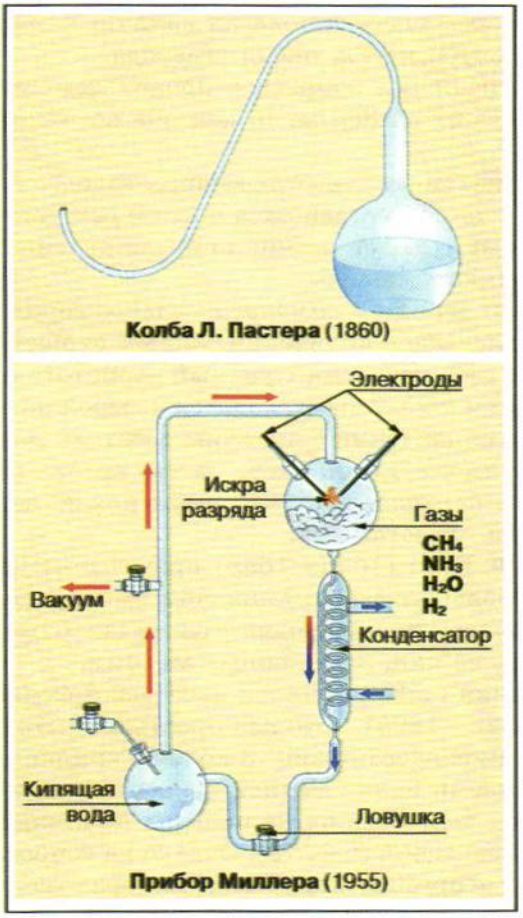


Рис. 79. Приборы, используемые учеными для доказательства идеи абиогенеза

углекислый газ и метан. До тех пор, пока температура не упала до 100 °С, вода находилась в парообразном состоянии.

В 1924 г. А. И. Опарин в своей опубликованной работе «Происхождение жизни» впервые сформулировал естественно-научную концепцию происхождения жизни, согласно которой возникновение жизни — результат длительной эволюции на Земле, сначала химической, а затем биологической.

На первом этапе химической эволюции произошел *абиогенный синтез органических веществ из неорганических*. А. И. Опарин полагал, что органические вещества, возможно углеводороды, могли создаваться в океане из более простых соединений. Энергия для этих реакций синтеза доставлялась интенсивной солнечной радиацией (в основном, ультрафиолетовой), которая достигала поверхности Земли до тех пор, пока не образовался озоновый слой, способный задерживать большую часть солнечной радиации.

Разнообразие находившихся в океане простых химических соединений, огромная площадь водной поверхности Земли, доступность энергии и продолжительное время, необходимое для протекания даже самых маловероятных реакций, позволяют считать, что в океане постепенно накопились органические вещества и образовался тот «первичный бульон», в котором могла возникнуть жизнь.

Возможность абиогенного синтеза была подтверждена в опытах американского ученого С. Миллера в 1955 г. Он создал прибор, используя который можно было в миниатюре воспроизвести условия, существовавшие на первобытной Земле (см. рис. 79).

«Атмосферой» в этой модели служила смесь газообразного водорода, углекислого газа, паров воды, аммиака и метана. В камеру с «атмосферой» были вмонтированы электроды для получения электрических разрядов, имитировавших грозовые разряды — возможный дополнительный источник энергии для химических реакций на первобытной Земле. Потребовалась всего неделя, чтобы в «океане» обнаружилось много органических соединений, в том числе некоторые азотистые основания, например аденин, и простые сахара (рибоза), всего 25 низкомолекулярных органических соединений. Немного позднее еще один американский ученый — С. Фокс — в сходном эксперименте не только синтезировал почти все аминокислоты, но и получил на основе полимеризации белковые вещества.

По мнению А. И. Опарина, на втором этапе химической эволюции образовались *коацерваты* (от лат. coacervus — сгусток, куча). Опарин полагал, что решающая роль в превращении неживого в живое принадлежала белкам. Он предположил, что в самих коацерватах входящие в их состав вещества вступали в дальнейшие химические реакции, при этом происходило поглощение коацерватами ионов металлов и образование ферментов. На границе между коацерватами и внешней средой выстраивались молекулы липидов, что могло привести к формированию примитивной клеточной мембраны, обеспечивающей коацерватам определенную стабильность.

Хотя гипотеза Опарина завоевала широкое признание, она не решила проблему понимания перехода от сложных органических веществ к простейшим живым организмам.

В 1970-е годы возникла *протеноидно-микросферная модель происхождения протоклетки*. Ее предложили С. Фокс и К. Дозе. Согласно этой модели полимеризация простых аминокислот, образованных путем абиогенного синтеза, происходила при температуре 200 °С в безводной среде вулканических извержений и завершилась появлением протеноидов (белковоподобных веществ) в виде микросфер. Свои выводы С. Фокс сделал после того, как получил протеноиды путем нагревания сухой смеси аминокислот. Некоторые протеноиды способны подобно ферментам катализировать определенные химические реакции.

Множество гипотез происхождения жизни на Земле постоянно пересматриваются, развиваются. Однако их все еще нельзя считать полностью достоверными, а вопрос возникновения жизни до конца решенным.

Условия, необходимые для возникновения жизни. Многие современные ученые считают, что жизнь могла возникнуть из неживой материи только в условиях, резко отличавшихся от нынешних, и на протяжении периода, длившегося сотни миллионов лет. Ряд ученых считают возникновение жизни обязательным этапом эволюции материи и допускают, что это событие происходило неоднократно и в разных частях Вселенной.

Как предполагают многие современные исследователи, для возникновения жизни необходимы четыре основных условия. Это — наличие определенных химических веществ, источника энергии, отсутствие газообразного кислорода и безгранично долгое время.

Из необходимых химических веществ на Земле в изобилии всегда имелась и имеется вода, другие неорганические соединения присутствуют в горных породах, газообразных продуктах извержений вулканов и в атмосфере.

Источником энергии для химических реакций является энергия Солнца.

Жизнь могла возникнуть только в то время, когда в земной атмосфере не было или почти не было газообразного кислорода. Последний взаимодействует с органическими веществами и разрушает их. Если бы органические молекулы на первобытной Земле соприкасались с газообразным кислородом, то они существовали бы очень недолго и не успевали образовать более сложные структуры. В этом одна из причин того, что в настоящее время зарождение жизни из органического вещества невозможно. Другая причина состоит в том, что в наше время свободные органические вещества поглощаются бактериями и грибами еще до того, как их успевает разрушить кислород.

В то время, когда на Земле зарождалась жизнь, земная атмосфера состояла, вероятно, из водяных паров, углекислого газа, азота, аммиака, метана, сероводорода с небольшими примесями других газов при почти полном отсутствии газообразного кислорода. Практически весь кислород, содержащийся в настоящее время в атмосфере, — это продукт фотосинтеза, осуществляемого зелеными растениями и цианобактериями.

Известно, что возраст Земли оценивается приблизительно в 4,5—5,0 млрд лет, а первые остатки прокариотических клеток обнаружены в горных породах, сформировавшихся на 1,1 млрд лет позднее. Таким образом, сколь ни маловероятным представляется появление живых систем, времени для этого было настолько много, что оно, по-видимому, было неизбежным. При наличии достаточного времени даже самые маловероятные процессы должны рано или поздно произойти.

Следовательно, на первобытной Земле присутствовали все необходимые для возникновения жизни условия.

Возникновение первых живых организмов. Процесс возникновения первых простейших организмов остается до сих пор не совсем ясным. Как осуществлялся переход от биополимеров к первым живым существам? Это наиболее трудный вопрос, связанный с проблемой происхождения жизни. Как было сказано, А. И. Опарин предложил коацерватную гипотезу, а С. Фокс — протеноидно-сферическую модель первых живых существ (пробионтов).

Как полагают современные ученые, начало жизни на Земле связано с образованием нуклеиновых кислот, способных контролировать воспроизводство белков. На границе между сгустками белковых веществ (коацерватов) могли выстраиваться молекулы сложных углеводородов и липидов, что приводило к формированию примитивной клеточной мембраны, обеспечивающей коацерватам некую стабильность. С образованием мембраны возникает *клетка* — основная единица жизни.

После происхождения белковоподобных тел (коацерватов) особое значение в эволюции пробионтов имело формирование *каталитических систем*. Первые катализаторы представляли собой простые неорганические соединения, такие, как соли железа, меди, соли тяжелых металлов, но их действие было очень слабым.

Постепенно сформировались *биологические катализаторы*. На определенном этапе простые катализаторы заменились ферментами. После возникновения ферментов скорость химических реакций, идущих в пробионтах, возросла в тысячи раз по сравнению с реакциями, происходящими в неживой природе.

Предполагается, что подлинное начало *биологической эволюции*, последовавшей за химической эволюцией, характеризовалось возникновением пробионтов с *кодовыми отношениями между нуклеиновыми кислотами и белками*. В основе таких отношений лежат свойства генетического кода (см. § 15).

Взаимодействие белков и нуклеиновых кислот могло обусловить возникновение таких свойств, как *самовоспроизведение, сохранение наследственной информации и передача ее последующим поколениям*. Вероятнее всего, на ранних этапах биологической эволюции молекулярные системы белков и молекулы нуклеиновых кислот существовали независимо друг от друга. Огромный шаг вперед мог произойти, когда способность к самовоспроизведению нуклеиновых кислот дополнилась каталитической активностью белков.

Трудно предположить, какими могли быть первые живые организмы. Однако очевидно, что все они развивались в анаэробной среде, используя для своего роста готовые органические соединения, синтезированные в ходе химической эволюции, т. е. они представляли собой гетеротрофов. Это были клетки без ядра, но имеющие нити ДНК, и напоминали ныне существующих бактерий.

Постепенно возникли процессы обмена веществ, основанные на использовании энергии реакций брожения для синтеза органических веществ. Позже появились автотрофы, способные к хемосинтезу (железобактерии, серобактерии).

Следующим важнейшим этапом эволюции жизни на Земле было возникновение процесса фотосинтеза, который могли осуществлять цианобактерии. Благодаря фотосинтезу стал изменяться газовый состав атмосферы. В ней постепенно накопился газообразный кислород (путем диффузии из водной среды), затем образовался озоновый экран Земли, защитивший планету от жестких космических лучей. Вследствие действия газообразного кислорода стало возможным кислородное окисление органических веществ, энергетически более выгодное, чем бескислородное. Таким образом, жизнь перешла к аэробному существованию и живые организмы смогли заселить сушу.

Несмотря на все сказанное, проблема происхождения жизни остается до конца не решенной. При всех внушительных успехах биохимии и молекулярной биологии ответы на вопросы имеют пока в основном умозрительный характер.

Вопросы и задания

1. Какие условия существовали на первобытной Земле?
2. Какие этапы химической эволюции отмечал А. И. Опарин?
3. В чем, по мнению Опарина, состоял процесс образования коацерватов? Какими свойствами могли обладать коацерваты?
4. Как вы считаете, возможно ли самопроизвольное зарождение жизни на Земле в современную эпоху? Ответ поясните.
5. Почему отсутствие газообразного кислорода — обязательное условие для возникновения жизни на Земле?
6. Почему первые живые организмы могли быть только гетеротрофами?
7. Какое значение в эволюции жизни на нашей планете имело возникновение фотосинтеза?

§ 54. История развития эволюционных идей

Какие взгляды на развитие живой природы существовали до создания учения Ч. Дарвина?

В настоящее время на Земле обнаружено более 2 млн видов растений, животных и грибов, известно огромное разнообразие бактерий. На нашей планете обитают как высокоорганизованные организмы, так и примитивные, возникшие много десятков миллионов лет назад. Примитивные организмы хорошо приспособились к условиям окружающей среды, поэтому они стабильны в своей организации.

Биологическая эволюция представляет собой необратимое историческое развитие живой природы, которое сопровождается адаптациями (приспособлениями) всего живого к разнообразным и постоянно меняющимся условиям существования, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом.

Представления о сотворении живых организмов. Одним из первых древних ученых и философов, имеющих эволюционные взгляды, был Аристотель (384—322 до н. э.), поскольку признавал постепенное развитие природы. В начальной стадии развития природы, по его мнению, была неорганическая материя, которая затем перешла в материю органическую, живую. Развитие природных существ, по его представлениям, сводится к их восхождению по «ступенькам лестницы» и осуществляется вследствие присущего материи стремления к совершенствованию.

В эпоху Средневековья все трактаты имели теологический характер (обращение к Богу, объяснение всех явлений жизни божественной волей). В Европе с VI по XVI в. был полный застой в развитии наук о природе. В сочинениях Средневековья растения или животные часто интересовали авторов не сами по себе, а как символы, обозначающие и выражающие идею Творца.

На протяжении тысячелетий люди были убеждены в постоянстве, неизменности и изначальной целесообразности живой природы. Изначальная целесообразность соответствовала представлениям о том, что каждый вид организмов создан Богом с целью обитания в определенных условиях, для выполнения определенных функций. Такое воззрение, называемое *креационизмом*, отражает идею о едином акте творения.

Длительное время в науке накапливался фактический материал. В XVIII в. в связи с обилием научных фактов о многообразии растений и животных возникла необходимость привести описанные виды в систему. Огромную работу в этом направлении проделал шведский ученый К. Линней (1707—1778).

К. Линней заложил основы науки систематики, ввел в естественные науки понятие «система» — это иерархия включающих друг друга подразделений, создал первые системы растений и животных. Растения он поделил на классы в зависимости от строения цветка, в частности от количества тычинок. Животных он разделил на три ступени и шесть классов, исходя из особенностей строения кровеносной системы. Линней считал. что название вида должно состоять из двух частей — названия рода и вида. Такая бинарная (двойная) номенклатура используется и по настоящее время. Будучи убежденным креационистом, т. е. сторонником неизменяемости видов, К. Линней оставался сторонником взглядов о постоянстве исходных видов, сотворенных Богом. Он создал *искусственную систему*, так как она не отражала эволюцию живого мира, ибо не была построена на основе их происхождения и родственных связей.

Предпосылки возникновения эволюционного учения. Принципиально иное миропонимание, базирующееся на идее исторического развития живой природы, пришло в биологию из космогонии и геологии. Благодаря трудам немецкого философа и ученого И. Канта, заложившего основу теории исторического развития Солнечной системы, и английского геолога Ч. Лайеля, разработавшего концепцию развития поверхности Земли (геологической эволюции), происходило осознание исторического развития природы. Стал формироваться исторический метод познания природы, ориентирующий исследователей не только на описание явлений, но и на их объяснение, на установление причин и следствий, этапов развития. Принцип историзма лег в основу эволюционного учения. Автором идеи исторического развития природы от неорганических тел до человека был А. И. Герцен.

К предпосылкам возникновения эволюционного учения можно отнести и успехи биологической науки в XVIII — начале XIX в.:

- успехи палеонтологии, доказавшей, что животный и растительный мир древней Земли был представлен видами, существенно отличающимися от современных видов, но обнаруживающими сходство в пределах типа;
- разработку клеточной теории, показавшей общность всех организмов на клеточном уровне и утверждавшей идею единства происхождения растительного и животного мира;
- успехи эмбриологии, доказавшей, что эмбрионы различных систематических групп хордовых животных имеют сходные стадии развития, следовательно, утверждавшей единство происхождения всех хордовых животных;
- развитие сравнительной морфологии и анатомии, показавших черты сходства в общем плане строения позвоночных, принадлежащих к разным систематическим группам;
- открытие закона сохранения и превращения энергии;
- результаты географических экспедиций, которые продемонстрировали огромное разнообразие видов животных и растений, а также уникальность флоры и фауны некоторых районов Земли.

Данные научные открытия не согласовывались с идеей постоянства видов и ждали своего объяснения с точки зрения эволюции.

Эволюционное учение Ж. Б. Ламарка. Эволюционное учение — это учение о движущих силах исторического развития живой природы. Первая эволюционная теория в биологии была разработана французским ученым Жаном Батистом Ламарком.

Ламарк считал, что в основе исторического развития живой природы лежит изменчивость организмов. Он ошибочно полагал, что любое изменение организма наследуется потомками. Установив изменяемость видов,

ученый попытался выявить те факторы, которые определяют ход эволюции организмов, т. е. *движущие силы эволюции*.

Согласно его теории, первые организмы произошли путем самозарождения из тел неорганической природы. В книге «Философия зоологии» (1809) он дает обоснование «лестнице существ».

Движущими силами (факторами) эволюции, по мнению Ж. Б. Ламарка, являются внутреннее стремление организмов к прогрессивному развитию от простого к сложному, заложенное в них изначально, и влияние внешней среды на организмы. Внутреннее стремление организмов к совершенствованию обусловливает усложнение их организации и поднимает их на новую ступень развития. Такое ступенчатое повышение организации живых организмов Ламарк назвал *принципом градации* (от лат. gradatio — постепенное повышение). Упражнение или неупражнение органов ведет к приспособлению организмов к среде обитания, но не повышает уровня их развития (отклонение от градации).

Ж. Б. Ламарк считал, что реакции любого организма на изменение условий внешней среды изначально целесообразны. Например, у животных вслед за изменением условий среды тотчас перестраивается поведение, и посредством упражнения соответствующие органы изменяются в нужном направлении; эти изменения передаются по наследству.

Так, по Ламарку, длинные шея и ноги жирафа — результат того, что многие поколения его некогда коротконогих и короткошеих предков питались листьями деревьев, за которыми им приходилось тянуться все выше и выше. Незначительное удлинение шеи и ног, происходившее в каждом поколении, передавалось следующему поколению, и так до тех пор, пока эти части тела не достигли настоящей длины. Ламарк приводит большое количество подобных примеров: длинная шея у лебедя и гуся, удлиненный язык у муравьеда и дятла, перемещение глаз на боковую часть головы у змеи и т. д. Ламарк также называет ряд примеров утраты органов по причине «неупотребления». К их числу он относит исчезновение конечностей у змей, органов зрения — у крота, слепыша. Особенно убедительным кажется ему пример с насекомыми, утратившими крылья, в случае, когда они ими не пользуются.

Несмотря на то что понимание Ламарком движущих сил эволюции было ошибочным и во многом идеалистическим (это касается внутреннего стремления организмов к прогрессу и изначальной целесообразности любой реакции на изменение условий), его теория способствовала подготовке почвы для восприятия эволюционных взглядов.

Положения эволюционной теории Ламарка были слабо аргументированы, почему и не получили широкого распространения среди современников.

Тем не менее заслуги его перед наукой велики, поскольку он впервые предложил целостную концепцию эволюции органического мира. Именно в привлечении внимания ученых к проблеме движущих сил эволюции и заключалась заслуга Ламарка, которую высоко в свое время оценил Ч. Дарвин.

Вопросы и задания

1. Дайте определение понятия «биологическая эволюция».
2. Какое значение для развития эволюционных идей имели труды К. Линнея?
3. Что явилось предпосылками создания эволюционной теории?
4. В чем состоит ошибочность взглядов Ж. Б. Ламарка на эволюцию?
5. В чем, несмотря на научные заблуждения Ламарка, заключается его заслуга перед наукой?

§ 55. Эволюционное учение Ч. Дарвина

В чем заключается главная заслуга Ч. Дарвина как создателя эволюционного учения?

Становление учения Дарвина. Научные взгляды на эволюцию живой природы у английского ученого Ч. Дарвина сложились после его кругосветного путешествия на корабле «Бигл». Как отмечал сам Ч. Дарвин, «путешествие на “Бигле” было, конечно, самым важным событием моей жизни, определившим всю мою последующую деятельность».

Во время кругосветного путешествия, длившегося с 1831 по 1836 г., Дарвин основательно изучает геологию, фауну и флору Южной Америки и других стран. Из путешествия на корабле «Бигл» Дарвин привез не только большие зоологические, ботанические, палеонтологические и минералогические коллекции, не только знакомство с теорией происхождения коралловых рифов и островов, но и твердое убеждение в том, что виды изменяются. Во время остановок корабля «Бигл» у берегов Южной Америки Ч. Дарвин видел скелеты вымерших видов животных, сравнивал их с современными видами и убеждался в существовании эволюции «во времени». Изучая животный и растительный мир островов, он обнаружил, что существует эволюция «в пространстве». В частности, к такому утверждению его привело замеченное им сходство фауны и флоры островов и материков на уровне родов и различие на уровне видов. Этот факт подтолкнул его к выводу о том, что островные виды произошли от материковых форм.

Вернувшись в Англию, он более 20 лет работал над обоснованием своих эволюционных идей. В 1859 г. Ч. Дарвин опубликовал труд «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Эта книга произвела революцию в научном мире. Ее автор впервые дал научное обоснование историческому развитию живой природы.

Основные положения учения Ч. Дарвина. В своей работе «Происхождение видов...» Ч. Дарвин исходил из того, что в природе существует противоречие между безграничной способностью организмов к размножению и ограниченностью ресурсов природной среды. При благоприятных условиях (отсутствие врагов и неограниченность пищевых ресурсов) численность любого вида могла бы достичь фантастических величин. Противоречие между безграничной способностью организмов к размножению и ограниченностью ресурсов природной среды приводит к постоянной *борьбе за существование*.

В борьбе за существование гибнет значительное число особей. Преимущества получают те особи, которые оказываются наиболее приспособленными к конкретным условиям среды. Они имеют больше шансов выжить и оставить после себя потомство, передав ему свои приспособительные признаки.

Дарвин утверждал, что *вследствие борьбы за существование происходит естественный отбор*, который устраняет от размножения менее приспособленных и благоприятствует размножению организмов, более приспособленных к определенным условиям среды. Полезные изменения закрепляются, накапливаются и дают материал для эволюции.

Ученый считал, что общее свойство всех живых организмов — *изменчивость*, в том числе передающаяся по наследству от родителей их потомкам. Благодаря этому организмы отличаются друг от друга и передают эти отличия следующим поколениям.

Итак, *наследственная изменчивость, борьба за существование и естественный отбор — движущие силы эволюции*.

Движущие силы, действуя длительное время во взаимосвязи и охватывая множество поколений, обусловливают *приспособленность* организмов к конкретным условиям среды, *многообразие видов*, *сосуществование разнообразных организмов* — и высших, и низших. Перечисленные факты представляют собой *результаты эволюции*.

Учение Ч. Дарвина доказало, что движущие силы исторического развития живых организмов находятся в них самих, т. е. живой природе присущи *самодвижение* и *саморазвитие*.

Дарвин широко пользовался понятиями «*наследственность*» (свойство организмов производить себе подобных) и «*изменчивость*» (свойство организмов существовать в различных формах). На основе обширного материала он сделал вывод, что наследственность и изменчивость — всеобщие свойства живых организмов.

Ч. Дарвин различал *наследственную* и *ненаследственную изменчивость*. Для эволюции живой природы значение имеет только наследственная изменчивость.

Наследственная изменчивость и искусственный отбор. К середине XIX в. в Европе насчитывалось около 400 пород рогатого скота, 250 пород овец, 350 пород собак и т. д. Каким образом возникло столь богатое разнообразие пород?

Ч. Дарвин заинтересовался этим вопросом и стал изучать архивные материалы селекционных выставок. Изучение искусственного отбора, используемого человеком в селекционной практике, позволило ему объяснить механизм эволюции в природе.

Проблеме искусственного отбора посвящена первая глава книги Ч. Дарвина «Происхождение видов...», которая называется «Изменчивость в домашнем состоянии». В ней ученый утверждал, что многообразие пород животных и сортов растений произошло от одного или нескольких диких видов. Например, все породы голубей произошли от одного вида — дикого скалистого голубя, обитающего на побережье Атлантического океана (рис. 80); все сорта пшеницы берут начало от двух диких предков — однозернянки

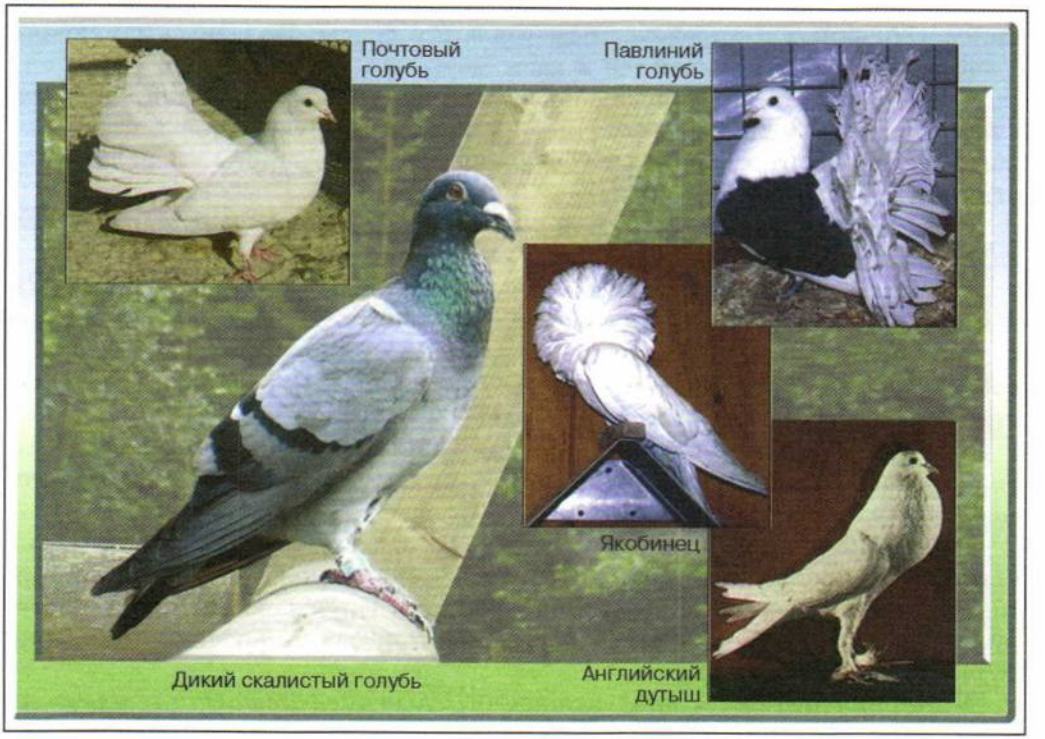


Рис. 80. Породы голубей

и эймера; все сорта капусты произошли от ее дикой формы, произрастающей и в наше время на берегах Средиземного моря.

Ученый собрал многочисленные доказательства наследственной изменчивости организмов как в одомашненном, так и в диком состоянии. Он установил, что основу искусственного отбора составляет наследственная изменчивость, а отбирающим фактором является деятельность человека. Он рассуждал следующим образом. В большинстве случаев селекционер имеет дело с мелкими, едва заметными наследственными изменениями. Выделив отдельных животных или растения с какими-либо интересными признаками, человек оставляет эти особи, а всех прочих не допускает к размножению. В ходе искусственного отбора постепенно, из поколения в поколение, накапливаются в потомстве признаки, ценные для человека.

Таким образом, Ч. Дарвин впервые показал *творческую роль отбора*, благодаря которому создаются новые формы — сорта культурных растений и породы домашних животных, никогда прежде не существовавшие на Земле. Природа поставляет самые разные наследственные изменения. Человек находит среди них полезные для себя и из поколения в поколение отбирает их и усиливает путем отбора. Именно поэтому все культурные формы растений и животных так или иначе приспособлены человеком к его нуждам и потребностям.

Итак, целенаправленную деятельность человека по выведению новых форм организмов Ч. Дарвин назвал *искусственным отбором*, который представляет собой главную движущую силу эволюции пород и сортов.

Борьба за существование. В центр своего внимания Дарвин впервые поставил не отдельные организмы (как его предшественники), а биологические виды.

Все организмы в природе вынуждены вести жестокую борьбу за существование. В своем труде «Происхождение видов...» Ч. Дарвин предупреждает читателя о том, что выражение «борьба за существование» используется в метафорическом смысле, предполагая всю совокупность отношений организма с окружающей средой. В этой борьбе побеждает тот, кто преодолеет неблагоприятные условия и оставит после себя большее число потомков.

Ч. Дарвин различает три формы борьбы за существование: борьбу с неблагоприятными условиями среды, межвидовую и внутривидовую борьбу.

Борьба с неблагоприятными условиями среды. Условия неживой природы оказывают значительное влияние на выживаемость организмов. К таким условиям относятся свет, температура, влажность и газовый состав воздуха, атмосферное давление, солевой состав воды и другие условия. Множество живых организмов гибнет в сильную засуху или во время наводнений, многие из них не выдерживают необычно низкой или высокой температуры воздуха.

Межвидовая борьба включает в себя отношения между особями разных видов. Она может быть прямой (отношения типа «хищник — жертва», «паразит — хозяин») или косвенной, которая может проявляться в конкуренции между особями разных видов, например, за пищу, территорию для размножения. Межвидовая борьба часто приводит к вытеснению одного вида другим. Так, серая крыса везде вытеснила черную крысу, а рыжий таракан (прусак) вытеснил повсеместно черного таракана, несмотря на то что черный значительно крупнее рыжего. Зато рыжий оказался более приспособленным к условиям среды благодаря своей «всеядности». В Австралии европейская пчела вытеснила местные виды.

Внутривидовая борьба чаще косвенная, реже — прямая. Косвенная борьба заключается в конкуренции между особями одного вида за пищу, свет, воду, территорию для размножения и другие ресурсы. Однако иногда внутривидовая борьба может проявляться и в прямых схватках (сражение самцов за самку, каннибализм в переуплотненных популяциях). Известно, что наиболее острая борьба протекает при сходстве стартовых условий соперников. В связи с этим внутривидовая борьба протекает наиболее остро, так как особи одного вида нуждаются в одинаковых условиях жизни.

В природе нет совершенно одинаковых организмов. Этот факт был известен давно, так же как и известна способность организмов к размножению с большой скоростью. Однако только Ч. Дарвин сопоставил эти два явления в природе и сделал гениальный вывод: в процессе борьбы за существование выживают лишь те организмы, которые обладают хоть и незначительными, но полезными в данных условиях признаками, приобретенными благодаря наследственной изменчивости.

Все формы борьбы за существование взаимосвязаны и влияют друг на друга. Например, борьба с неблагоприятными условиями среды во время продолжительной засухи может обострить внутривидовую и межвидовую борьбу.

Неизбежным результатом наследственной изменчивости особей и борьбы за существование является естественный отбор.

Естественный отбор. Естественным отбором Ч. Дарвин назвал «сохранение благоприятных индивидуальных различий, изменение и уничтожение вредных».

Сам термин «отбор» условный, так как специального отбирающего лица в природе не существует. В роли отбирающего фактора выступают условия среды. Способность избегать хищников, устойчивость против болезней, паразитов, холода, жары и других условий внешней среды колеблются в определенных пределах у особей одного вида. Особи, успешно противостоящие неблагоприятным факторам и лучше использующие ресурсы среды, с большей вероятностью могут оставить потомство. Иначе говоря, борьба за существование — это механизм действия естественного отбора.

Естественный отбор, действующий на протяжении сотен поколений, Ч. Дарвин считал главной движущей силой (фактором) эволюции.

Вместе с этим в середине XIX в. экспериментальных доказательств существования естественного отбора было очень мало. Многие факты Ч. Дарвин объяснял на основе предположений. Например, на вопрос, почему на маленьких океанических островах часто встречаются бескрылые насекомые, Ч. Дарвин отвечал, что ветер отбирает бескрылых насекомых, унося крылатых в море. Это было логическое заключение. И лишь в 30-е годы XX в. его мнение подтвердилось опытами.

Для естественного отбора, как и для искусственного, материалом служат наследственные изменения, которые накапливаются из поколения в поколение. Однако скорость искусственного отбора значительно выше, чем естественного отбора. Новый сорт или породу человек может создать в течение своей жизни. Естественный отбор происходит очень медленно, так как осуществляется на основе борьбы за существование. Он приводит к образованию форм, приспособленных к конкретным условиям среды. В результате искусственного отбора создаются новые формы (породы или сорта), полезные человеку.

Заслуга Ч. Дарвина состоит не только в том, что он доказал существование эволюции в природе, но и в том, что он вскрыл движущие силы эволюции, объяснив процесс развития и становления видов.

Вопросы и задания

1. Какие факторы Ч. Дарвин относил к движущим силам эволюции?
2. Что Дарвин считал результатами эволюции?
3. Что является отбирающим фактором при искусственном отборе? Какова роль искусственного отбора?
4. Как понимал Ч. Дарвин борьбу за существование?
5. Какой смысл Дарвин вкладывал в понятие «естественный отбор»?
6. В чем сходство естественного и искусственного отборов?

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

§ 56. Кризис дарвинизма. Формирование синтетической теории эволюции

Как вы считаете, какие научные открытия в биологии могли повлиять на развитие эволюционных идей Ч. Дарвина?

Развитие классического дарвинизма, его кризис. После выхода книги «Происхождение видов...» Ч. Дарвин написал еще несколько трудов, в которых развивал учение о естественном отборе.

В 1868 г. была опубликована знаменитая монография Ч. Дарвина «Изменение домашних животных и культурных растений», в которой автор обстоятельно описал особенности домашних животных и культурных растений. Для многих из них он установил диких предков и проследил их изменение под действием искусственного отбора.

В 1871 г. вышла книга Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор», вызвавшая много споров. В ней ученый впервые в науке предпринял попытку обосновать естественное происхождение человека, доказать его общность с высшими животными, подчеркнув при этом, что современные человекообразные обезьяны не могут рассматриваться как прямые предки человека.

Эволюционные идеи Дарвина стали достоянием самых широких кругов общественности, особенно в Германии, России, Англии, США. Идеи дарвинизма (термин «дарвинизм» предложил А. Уоллес, который независимо от Дарвина пришел к тем же выводам) активно пропагандировали многие российские ученые, прежде всего К. А. Тимирязев, И. И. Мечников, И. М. Сеченов и др.

Широко распространившиеся эволюционные идеи в биологии способствовали возникновению новых направлений: эволюционной палеонтологии, экологии, биогеоценологии, исторической биогеографии, эволюционной эмбриологии и др.

Учение Ч. Дарвина оказало сильнейшее влияние не только на биологию: идея исторического развития проникла в химию, астрономию, географию, языкознание и другие науки, сделав их эволюционными.

В начале XX в. в науке возникла парадоксальная ситуация: эволюционное учение широко распространялось, а теория естественного отбора стала подвергаться все более жесткой критике. Причина этого заключалась в следующем. Во-первых, взгляды Ч. Дарвина на всемогущество естест-

венного отбора столкнулись с рядом трудностей. Например, возникновение органов сложного строения и сложное поведение животных трудно объяснить только накоплением мелких изменений; не совсем понятно было, как возникают первые стадии полезных уклонений, которые затем подхватываются естественным отбором. Во-вторых, в то время еще не существовало четких научных представлений о наследственности и изменчивости организмов.

Серьезное недопонимание встретило учение Дарвина в начале XX в. со стороны интенсивно развивающейся генетики. Открытие законов наследственности и изучение мутаций привели к неправомерному противопоставлению учения о мутациях дарвинизму. Распространилось мнение, что мутации сами по себе, без участия естественного отбора, могут двигать эволюцию. В науке сложилась конфликтная ситуация, когда генетики и сторонники классического дарвинизма не могли понять друг друга. В итоге в середине 20-х годов прошлого века многие ученые утверждали, что теория Ч. Дарвина полностью опровергнута. Однако подобные выводы оказались преждевременными.

Формирование синтетической теории эволюции — СТЭ. Знаменательным событием в истории эволюционного учения стал 1926 год — год опубликования работы отечественного генетика С. С. Четверикова. В этом исследовании, заложившем основы *генетики популяций*, он показал, что природные популяции насыщены разнообразными рецессивными мутациями, составляющими «резерв наследственной изменчивости». Данное открытие позволило снять одно из существенных возражений дарвинизму — тезис о нехватке материала для естественного отбора. Оказалось, что естественный отбор «работает» не только с вновь возникающими мутациями, но прежде всего с огромным фондом мутаций, накопленных в популяции. В ходе «переработки» этих мутаций под действием естественного отбора и осуществляется процесс эволюции.

Таким образом, популяционная генетика, исследующая элементарные эволюционные процессы в природных популяциях, сыграла исключительную роль в возрождении эволюционных идей Дарвина (дарвинизма).

Синтез генетики и дарвинизма продолжили работы английского ученого Р. Фишера и американского ученого С. Райта. На основе исследований этих ученых начала формироваться новая концепция, которая впоследствии стала называться *синтетической теорией эволюции* (*СТЭ*). В СТЭ были использованы данные генетики популяций, экологии, систематики, биогеографии, эмбриологии, палеонтологии и других наук. Оказалось, что генетика совместно с другими науками способна объяснить внутренние механизмы процессов эволюции в популяциях.

Важную роль в развитии синтетической теории эволюции сыграла работа американского генетика Ф. Добжанского «Генетика и происхождение видов» (1937), которая подвела научный итог синтеза популяционной генетики и дарвинизма.

Назовем основные положения СТЭ:

- эволюция носит постепенный и длительный характер;
- материалом для эволюции служат мутации. Мутационная изменчивость поставляет материал для естественного отбора; мутации имеют случайный характер (не направленный на приспособление к окружающей среде); они возникают спонтанно (их возникновение зависит от условий окружающей среды) и в случайных местах генома;
- единственный направляющий фактор эволюции — естественный отбор, основанный на сохранении и накапливании мелких и случайных мутаций;
- наименьшая эволюционная единица — популяция, а не особь;
- эволюция носит дивергентный (от лат. divergere — расходиться) характер, означающий, что один систематический таксон может быть предком нескольких дочерних таксонов;
- вид состоит из многих морфологически и генетически различающихся, но репродуктивно не изолированных единиц — популяций;
- обмен генами (аллелями) возможен лишь внутри вида.

В свете СТЭ наименьшую эволюционную единицу представляет собой популяция, поэтому в следующем параграфе рассмотрим популяцию с точки зрения эволюции.

Вопросы и задания

1. Какое значение эволюционное учение Дарвина имело для развития биологической науки, для других наук?
2. Назовите новые научные направления и научные дисциплины, которые стали формироваться под воздействием эволюционных идей.
3. Как вы считаете, почему современную теорию эволюции можно назвать *синтетической* теорией?

§ 57. Популяция — элементарная единица эволюции. Движущие силы эволюции

Почему единицей эволюции не может быть особь?
Почему единицей эволюции не может являться вид?

Особенности популяции с точки зрения эволюции. Все виды состоят из популяций, а популяции — из отдельных особей. Особи имеют существенное значение в эволюции, так как естественный отбор действует именно

на уровне особей, поскольку преимущества при размножении получают наиболее приспособленные к определенным условиям среды особи, а наименее приспособленные особи имеют меньше шансов для успешного размножения. Особь не является единицей эволюции, так как ее генотип остается относительно неизменным на протяжении всей ее жизни, да и сама продолжительность жизни конкретной особи крайне ограниченна.

В синтетической теории эволюции сформировалось очень важное представление о популяции как элементарной единице эволюции. Единицей эволюционного процесса является не особь и не вид в целом, а популяция. Согласно эволюционной теории, *популяция* — это совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, которая длительно существует в определенной части занимаемого видом ареала, относительно обособленно от других совокупностей этого же вида. Популяция представляет собой не хаотическое скопление особей, а устойчивое целостное образование — надорганизменный уровень организации жизни (см. § 28).

С позиций СТЭ выделяют следующие наиболее важные особенности популяции:

• популяции находятся в относительной изоляции. Это означает, что особи разных популяций относительно изолированы друг от друга и не могут свободно обмениваться наследственной информацией. Степень изоляции может быть различной: более значительной (у малоподвижных видов) и менее значительной (у подвижных видов). Особи, составляющие одну конкретную популяцию, гораздо чаще спариваются между собой и обмениваются генами, чем с особями, принадлежащими к другим популяциям;

• особи одной популяции свободно скрещиваются между собой, в результате чего формируется генетическое единство популяции — генофонд. *Генофонд* — это совокупность генов (аллелей) всех особей данной популяции. В популяции при половом размножении особей происходит постоянный обмен генами. В процессе обмена гены образуют разнообразные комбинации, которые проходят испытание отбором. Те комбинации генов, которые выдерживают это испытание, становятся достоянием популяции. Генофонд популяции непрерывно меняется во времени;

• популяция существует на занятой ею территории длительное время, на протяжении большого числа поколений, что обеспечивает возможность эволюционных процессов.

Итак, *популяция* — это элементарная единица эволюции, поскольку в ней происходит постоянный обмен генами между составляющими ее особями с образованием новых комбинаций генов, а также обеспечивается преемственность генотипов в ряду поколений и изменение генофонда во времени. Все эти процессы происходят под действием движущих сил эволюции.

Движущие силы (факторы) эволюции. Вспомним, что Ч. Дарвин движущими силами эволюции назвал наследственную изменчивость, борьбу за существование и естественный отбор (см. § 54). В современной теории вопрос о движущих силах эволюции получил дальнейшее развитие, их определяют как факторы, способные изменить генофонд популяции.

К движущим силам эволюции, согласно СТЭ, относят мутационный процесс, популяционные волны, дрейф генов, изоляцию и естественный отбор. Все они, за исключением естественного отбора, действуют случайно, не направленно.

Мутационный процесс. Мутации происходят в природе постоянно. В обычных условиях частота возникновения мутаций в среднем очень невысокая. Каждый ген изменяется один раз на 100 тыс. поколений, или в каждом поколении всего лишь у одной особи из 100 тыс. особей возникает мутация. Однако при наличии большого числа генов в организме мутации оказывают значительное влияние на генофонд популяции. Мутагены, такие, как радиоактивное и ультрафиолетовое излучения, некоторые химические вещества и другие факторы, повышают темп возникновения мутаций.

Известно, что большинство мутаций вредны для организма. Следует, однако, иметь в виду, что мутации, вредные в одних условиях, могут оказаться полезными в изменившихся условиях.

Большинство мутаций рецессивные. Доминантные мутации возникают гораздо реже, но если они находятся даже в гетерозиготном состоянии, то проявляются в фенотипах особей уже в первом поколении и попадают под действие естественного отбора. Рецессивные мутации проявляются в фенотипе особей только в гомозиготном состоянии. Рецессивная мутация, прежде чем она проявится в фенотипе гомозигот, должна накопиться у большого количества особей данной популяции.

Популяционные волны («волны жизни»). Все популяции в той или иной степени подвержены периодическим или непериодическим колебаниям численности входящих в них особей. Эти колебания численности популяций называют *популяционными волнами* или *волнами жизни*. В большинстве случаев популяционные волны проявляются в виде резко выраженных пиков численности, которые сменяются ее спадами (рис. 81).

К периодическим популяционным волнам относится, например, сезонное изменение численности популяций многих видов насекомых. Обычно численность весенних популяций у них в тысячи раз больше осенних. Причинами непериодических колебаний численности могут быть природные катастрофы (засуха, наводнение, пожар и др.), увеличение кормовых ресурсов, ослабление пресса хищников на популяции жертв и др.

Популяционные волны могут оказывать значительное влияние на интенсивность и направление естественного отбора.

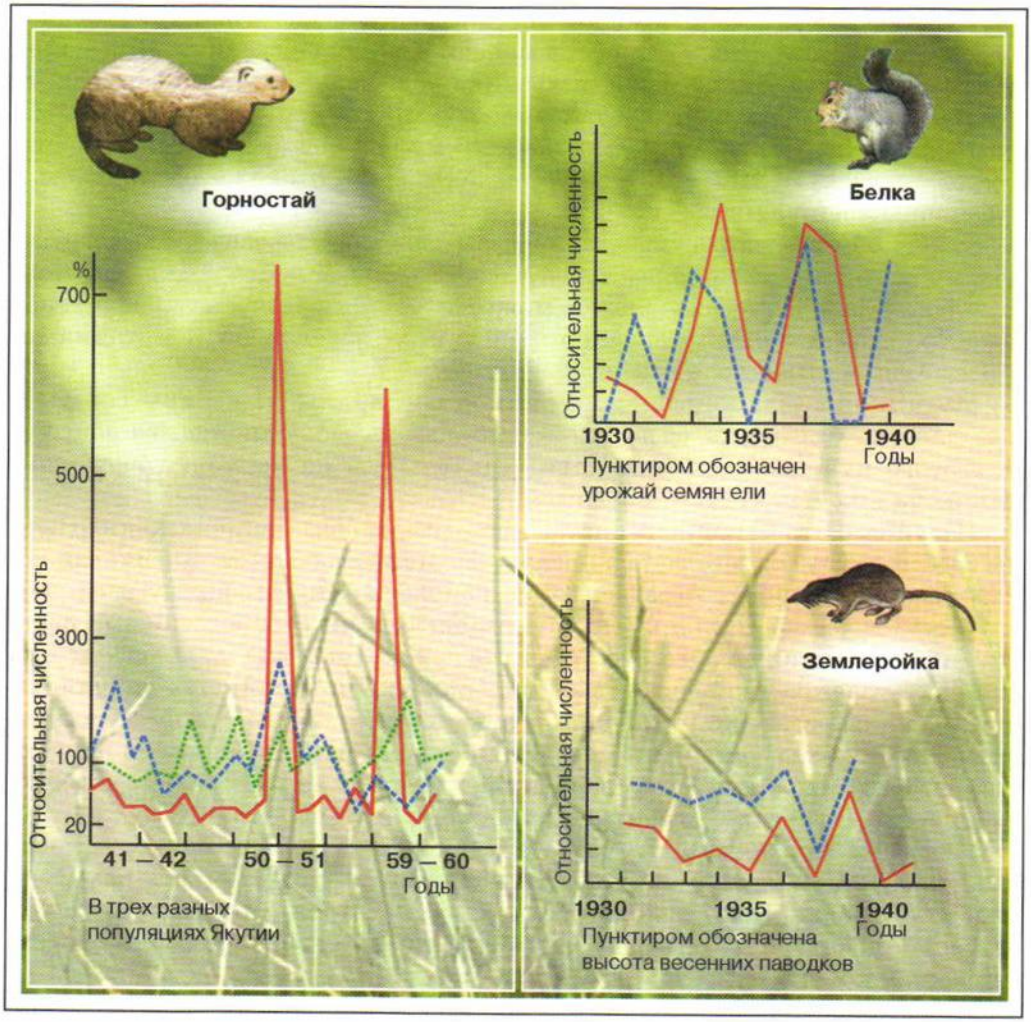


Рис. 81. Популяционные волны — колебания численности популяций

Дрейф генов. Особую роль в эволюции играют популяционные волны, приводящие к значительному спаду численности популяции, когда от многочисленной ранее популяции может остаться только ее небольшая часть. Затем эта небольшая группа оставшихся особей определит генетическую структуру популяции на подъеме ее численности.

В итоге популяционные волны могут вызвать *дрейф генов* — случайное изменение частот разных аллелей в малочисленной популяции. При малой численности особей в популяции возникают и накапливаются случайные отклонения от исходной частоты аллелей. Например, в популяции, насчитывающей только 25 особей, уже к 40-му поколению частота аллеля *A* может достигнуть 100 %, в то время как аллель *a* окажется полностью утраченным популяцией.

Таким образом, в результате дрейфа генов может возрасти гомозиготность популяции, резко повыситься частота встречаемости редких до этого аллелей, а часть других аллелей может и вовсе исчезнуть. Дрейф генов имеет многофакторный характер, так как он обусловлен и мутациями, и популяционными волнами, и изоляцией.

Мутационный процесс, популяционные волны даже при совместном действии не могут обеспечить протекания эволюционного процесса. Для этого нужны факторы с более длительным по времени действием. Одним из них может быть изоляция.

Изоляция. Это возникновение любых барьеров, разграничивающих группы особей внутри одного вида и препятствующих свободному скрещиванию. Различают изоляцию географическую и биологическую (репродуктивную).

Географическая изоляция может создаваться пространственными барьерами, такими как водные преграды для сухопутных видов, участки суши для обитателей водной среды; возвышенности для равнинных популяций или равнины, разграничивающие горные популяции. Изоляция расстоянием особенно существенна для малоподвижных видов. Например, популяции наземных моллюсков, удаленные друг от друга на 200—400 м, надежно изолированы в связи с ограниченной подвижностью особей.

Географическая изоляция создается прежде всего расстоянием. Иногда она приобретает крупномасштабный характер и проявляется в разрывах видового ареала. Пространственная изоляция, проявляющаяся в любой степени, может снижать вероятность скрещиваний между особями, относящимися к частично изолированным популяциям.

В настоящее время изоляция расстоянием может возникать в результате антропогенной деятельности. Так, еще в начале XX в. ареал соболя, ценного пушного зверька, был сплошным и занимал значительную часть Евразии. Но уже в 30-е годы в связи с перепромыслом этого зверька его ареал приобрел мозаичную структуру, распавшись на отдельные участки, иногда значительно удаленные друг от друга (рис. 82). Охрана и воспроизводство соболя уже к 70-м годам XX в. позволили расширить его ареал.

Биологическая (репродуктивная) изоляция ограничивает или устраняет скрещивание между особями популяций, проживающих на одной террито-

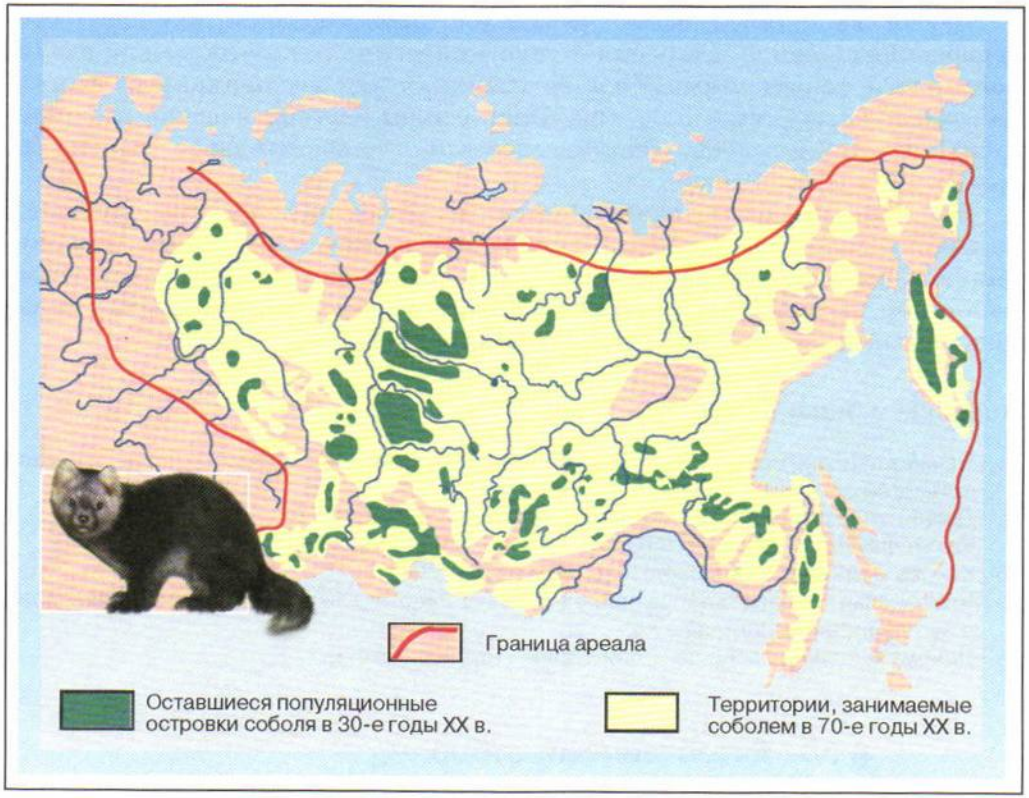


Рис. 82. Пространственная структура ареала соболя

рии. Даже при обитании на одной и той же территории внутри популяции могут возникать обособленные группы особей, различающиеся по сезонным циклам половой активности (например, одни особи размножаются в начале лета, другие — в конце лета), по поведению в брачный период, по строению копулятивных органов. Изоляция по причине расхождения сроков размножения характерна для рыб. Например, атлантическая сельдь образует несколько рас с общим ареалом, но с различными сроками нереста (весенне-нерестующие и летне-нерестующие).

Биологическая изоляция может быть связана с жизнью популяций в различных местах обитания, что приводит к ограничению свободного скрещивания между особями. В качестве примера можно назвать разобщенность лесных и парковых групп черного дрозда.

Любая изоляция, географическая или биологическая, нарушает свободное скрещивание, закрепляет генотипические различия между изолированными популяциями. Однако изоляция как эволюционный фактор не создает новых генотипов. Она лишь усиливает генетические различия между группами особей. Действие изоляции — обязательное условие образования новых видов.

Все вышеназванные движущие силы эволюции действуют случайно, не направленно. Они приводят к случайным изменениям генофонда популяции. Единственная направленная движущая сила эволюции — естественный отбор, который благоприятствует выживанию не случайных, а более приспособленных особей, сохраняя их генотипы.

Вопросы и задания

1. Почему особь играет определенную роль в эволюционном процессе, но не является единицей эволюции?
2. Докажите, что единицей эволюции является популяция.
3. Какие факторы, согласно СТЭ, относятся к движущим силам эволюции?
4. Какова роль мутаций в эволюционном процессе?
5. Что означает понятие «популяционные волны»? Каково значение популяционных волн в эволюционном процессе?
6. Почему изоляцию относят к движущим силам эволюции?

§ 58. Естественный отбор — направляющий фактор эволюции

Почему естественный отбор Ч. Дарвин считал главной движущей силой эволюции?

Понятие «естественный отбор». Понятие «естественный отбор» — важнейшее не только в эволюционной теории, но и во всей биологии. Ч. Дарвин определил естественный отбор как выживание особей с полезными и гибель с вредными индивидуальными уклонениями — «выживание наиболее приспособленных». Однако это определение недостаточно точно отражает некоторые генетические последствия естественного отбора.

В процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель отдельных особей, сколько их *избирательное размножение*. Главное значение в эволюции имеет не само выживание особей, а вклад каждой особи в генофонд популяции. Больший вклад в генофонд популяции внесет та особь, которая оставит более многочисленное потомство. Особи, которые

не оставили потомства, не имеют значения для эволюции. Только успех в распространении и закреплении определенных аллелей генов в популяциях ведет к возникновению эволюционных явлений.

Таким образом, под естественным отбором нужно понимать *избирательное воспроизведение разных генотипов*. Данная формулировка применима к микроорганизмам, грибам, растениям и животным независимо от способа их размножения и продолжительности жизни индивидуума.

Естественный отбор представляет собой единственный фактор эволюции, приводящий к повышению приспособленности. (Мутации, популяционные волны, изоляция относятся к факторам эволюции, изменяющим частоту аллелей в популяциях независимо от того, приводит ли это к повышению или понижению приспособленности организмов.) Следует подчеркнуть, что отбираются не отдельные признаки, а целые генотипы, являющиеся носителями этих признаков. Только естественным отбором можно объяснить приспособленность организмов к условиям среды и их поразительное разнообразие.

Для действия естественного отбора необходимую предпосылку создает борьба за существование, сама по себе не означающая повышения приспособленности организмов.

Формы естественного отбора. Различают три основные формы естественного отбора: движущий, стабилизирующий, дизруптивный.

Движущий отбор — это отбор в пользу генотипов с уклоняющимся значением признака от ранее установившегося в популяции значения. Движущий отбор действует при изменении условий среды обитания популяции и приводит к закреплению новой нормы реакции организмов (вспомним, что норма реакции — это пределы, в которых возможно изменение признаков у данного генотипа; см. § 45), изменению фенотипического облика и генотипической структуры популяции.

Примером движущей формы естественного отбора может служить так называемый индустриальный меланизм. По всей Европе и Азии, от Англии до Японии, обитает бабочка березовая пяденица. Обычно встречается форма бабочек с белой окраской тела и мелкими черными пятнышками на крыльях. Такие бабочки трудноразличимы на стволах берез, покрытых лишайниками. Здесь эти сумеречные бабочки проводят светлую часть суток. У бабочек данного вида встречаются мутации, определяющие темную окраску тела с белыми пятнышками на крыльях (рис. 83). В 1850 г. в окрестностях Манчестера были впервые пойманы такие бабочки. В последующие годы темные бабочки стали попадаться все чаще и чаще. Темная форма получила название меланистической. Название происходит от пигмента меланина, придающего окраску телу бабочки. Темная форма постепенно

стала вытеснять светлую форму в тех индустриальных районах Англии, где стволы берез покрывались сажей и копотью, а лишайники погибали.

Оказалось, что ген меланизма определяет более высокую устойчивость березовой пяденицы на стадии личинки к действию различных химических загрязнителей среды. Но самое главное преимущество темной формы бабочки состоит в том, что на «закопченных» стволах берез они становятся менее заметными для насекомоядных птиц, чем светлая форма (см. рис. 83).

Явление индустриального меланизма отмечено и у других видов насекомых, обитающих на стволах деревьев. Однако там, где промышленные предприятия с каменного угля перешли на газ и электроэнергию, индустриальный меланизм не проявляется. Причина этого очевидна: с исчезновением загрязнения на светлых стволах деревьев темные формы насекомых становятся более заметными, т. е. менее приспособленными к изменившимся условиям среды, и они преимущественно склевываются птицами.

За последние десятилетия обнаружены популяции различных насекомых, устойчивых к действию ядохимикатов, от которых насекомые данных видов ранее погибали. Возникновение таких устойчивых к ядохимикатам популяций объясняется действием движущего отбора. Первоначально у некоторых особей популяции могли возникнуть мутации, обусловившие невосприимчивость организмом определенных ядохимикатов. В результате размножения таких особей мутации накапливались в популяции из поколения в поколение, а затем могла возникнуть целая популяция, устойчивая к некоторым ядам. Подобное явление наблюдается при использовании

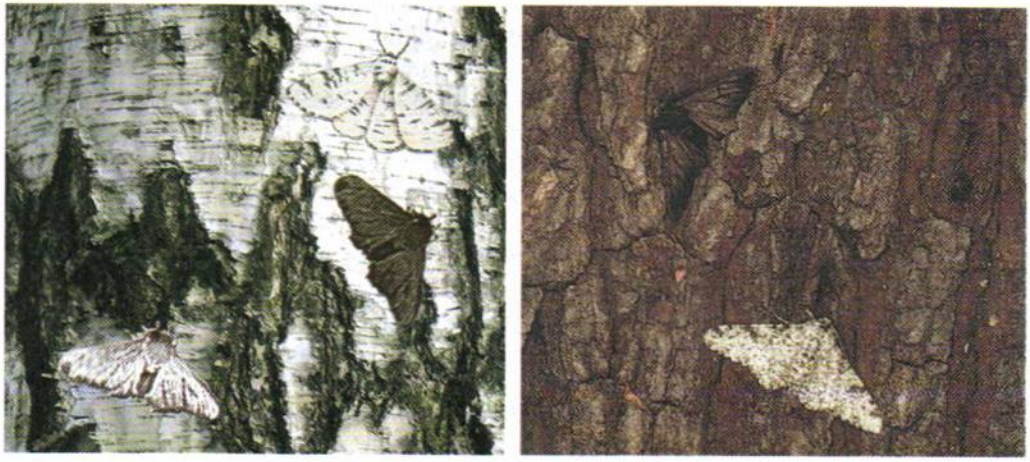


Рис. 83. Обычная (белая с пятнами) и меланистическая (темная) формы березовой пяденицы на светлых стволах берез, а также стволах деревьев, покрытых копотью

человеком ядохимикатов против насекомых-вредителей сельского и лесного хозяйств, а также против таких «спутников» человека, как домовые мыши, серые крысы, постельные клопы, рыжие тараканы. Наиболее наглядное проявление движущего отбора наблюдается на примере возникновения новых форм болезнетворных бактерий, устойчивых к антибиотикам.

В постоянных, не изменяющихся условиях среды действует другая форма отбора — *стабилизирующий отбор*. Это отбор в пользу генотипов со средним выражением признака. Стабилизирующий отбор направлен на устранение от размножения особей, фенотипически заметно уклоняющихся от сложившейся нормы. Он действует в стабильных условиях окружающей среды, сохраняет фенотипический облик популяции и ее генотипическую структуру.

Стабилизирующий отбор при постоянстве условий среды в течение сотен тысяч и миллионов поколений оберегает виды от существенных изменений. Он действует до тех пор, пока условия жизни, при которых данный признак или свойство было выработано, существенно не меняются. Стабилизирующая форма отбора оберегает норму от разрушающего влияния мутационного процесса. Она также играет огромную роль для сохранения и усиления результатов движущего отбора.

Дизруптивный отбор — разрывающий отбор, приводит к появлению двух или нескольких новых форм из одной исходной; он действует против промежуточных средних форм. Эта форма отбора существует в случаях, когда на одной территории одновременно встречаются разнообразные условия. Дизруптивный отбор направлен против особей со средним и промежуточным характером проявления признака. Популяция как бы «разрывается» по данному признаку на несколько групп. Результатом дизруптивного отбора являются, например, две формы погремка — раннецветущей и позднецветущей. Их возникновение обусловлено ежегодными покосами на лугах, проводимыми в середине лета. Вследствие этого единая популяция разделилась на две не перекрывающиеся во времени популяции (сроки их цветения разобщены). Можно привести другой пример действия дизруптивного отбора: некоторые лососевые рыбы образуют в озерах две формы — мелкую, питающуюся небольшими рачками, и крупную, по способу питания хищную.

Естественный отбор — важнейший и единственный направляющий фактор эволюции, определяющий возникновение всех приспособлений, появление новых систематических групп. Именно поэтому можно говорить о творческой роли естественного отбора.

Теория естественного отбора была и остается одним из фундаментальных обобщений биологии, именно на ее основе был объяснен механизм

эволюции. Естественному отбору принадлежит ведущая роль в эволюции, так как он осуществляет не случайное, а направленное изменение фенотипического облика популяции и ее генотипического состава.

От исходной, дарвиновской, теории синтетическая теория эволюции отличается следующими концептуальными положениями: во-первых, СТЭ вводит понятие о случайном генетическом дрейфе; во-вторых, синтетическая теория эволюции допускает, что у одного гена в популяции может быть много разных аллелей; в-третьих, она постулирует, что эволюция происходит путем накопления малых генетических изменений.

Хотя в мировом научном сообществе СТЭ общепризнана, некоторые ее положения (в особенности постулат, утверждающий, что эволюция происходит постепенно, путем накопления малых генетических изменений) вызывают сомнения у некоторых ученых.

Вопросы и задания

1. Что понимал под естественным отбором Ч. Дарвин?
2. Что нового в понимание естественного отбора вносит СТЭ?
3. Почему из всех движущих сил эволюции только естественный отбор имеет направленный характер?
4. Как вы думаете, почему в настоящее время на Земле одновременно существуют и примитивные, и высокоорганизованные организмы?

§ 59. Адаптации как результат действия естественного отбора

Что такое приспособленность?

Понятие «адаптация». Проблема приспособленности организмов к условиям среды всегда была в центре внимания эволюционистов.

В эволюционном смысле понятие «адаптация» относится не столько к отдельной особи, сколько к популяции, виду, биогеоценозу.

Возникновение приспособленности к среде — основной результат эволюции. *Адаптации* (от лат. adaptatio — прилаживание, приспособление) рассматривают как совокупность специальных свойств, которые способны обеспечить выживание и размножение организмов в конкретных условиях среды.

Общая приспособленность живых организмов к условиям среды обитания складывается из множества отдельных адаптаций самого разного масштаба.

Для возникновения адаптаций, помимо мутационного процесса, необходимы другие движущие силы эволюции, прежде всего — естественный отбор.

Приспособления не возникают в готовом виде, а складываются в процессе отбора «удачных вариантов» из множества изменившихся особей популяции.

Конкретные формы проявления адаптаций чрезвычайно многообразны. Так, растения засушливых районов имеют различные приспособления для добывания или сохранения влаги. Это либо мощная система корней, проникающих иногда на глубину десятков метров, либо развитие опушения, уменьшение числа устьиц на листьях, образование толстого воскового налета, сокращение площади листовых пластинок, либо видоизменение листьев, например колючки у кактусов.

Рассмотрим некоторые примеры адаптаций — средства пассивной защиты и сложные адаптации.

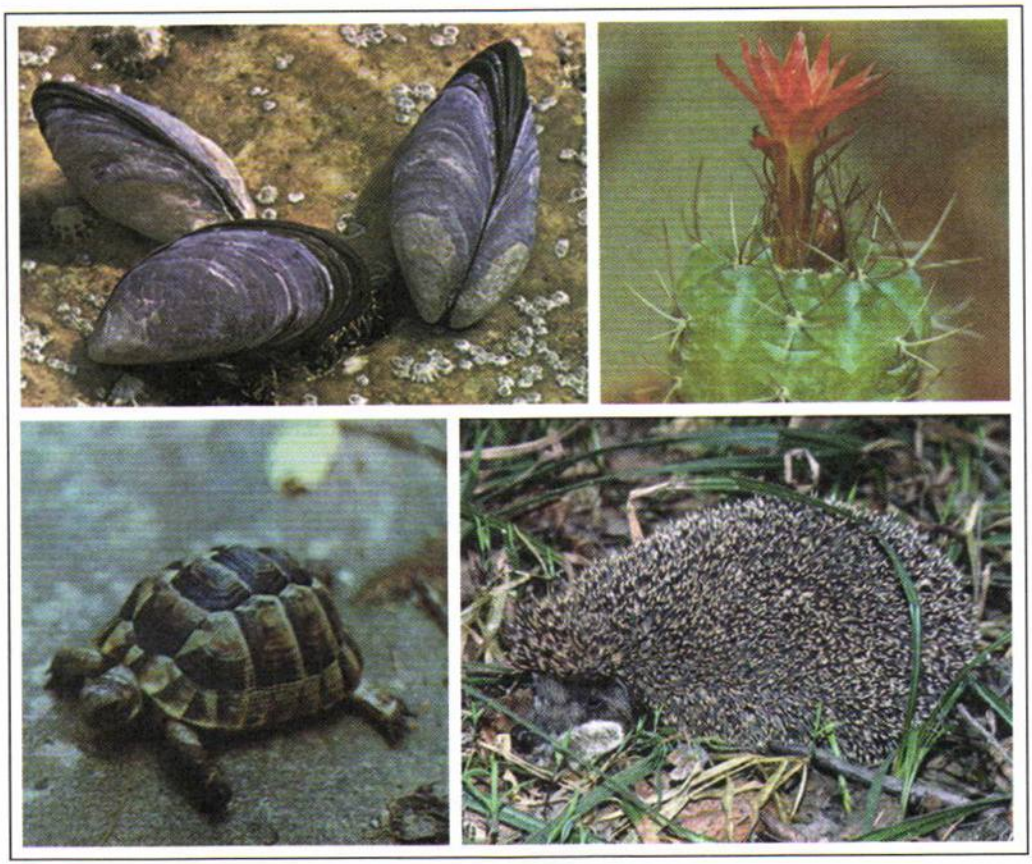


Рис. 84. Примеры пассивной защиты у растений и животных

Средства пассивной защиты. К средствам пассивной защиты относятся такие свойства, которые определяют значительную вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование.

У животных часто развиваются твердые покровы, например хитиновый покров у членистоногих животных или панцирь у черепах, прочные раковины у моллюсков. У многих растений и животных имеются защитные образования в виде игл и колючек (рис. 84). У растений (кактусов, шиповника, боярышника и др.) такие образования служат защитой от поедания травоядными животными.

Покровительственная окраска — важное средство защиты организмов. Покровительственная окраска соответствует по цвету окружающему фону среды. Она особенно важна для защиты организма на ранних этапах онтогенеза — индивидуального развития организма: яиц, личинок, птенцов и др. Так, яйца у птиц, открыто гнездящихся в траве или на земле, всегда имеют пигментированную скорлупу, соответствующую по цвету окружающему фону. Велика роль покровительственной окраски в сезонно меняющихся условиях. Например, некоторые животные (песец, заяц, горностай, белая куропатка) зимой имеют белую окраску, а летом — соответствующую фону окружающей среды (рис. 85).

На первый взгляд полосатая окраска зебр очень яркая и заметна на любом фоне. На открытых пространствах при малейшей опасности зебры обращаются в бегство. Во время бега их силуэты стираются, размываются, черно-белые полосы сливаются в серебристо-серый цвет, и бегущий табун как бы растворяется в дрожащем мареве жаркого тропического дня.

Предостерегающая окраска — это обычно яркая (красная, желтая, черная) окраска, характерная для хорошо защищенных, ядовитых, жалящих форм. Такую окраску имеют божьи коровки, осы, пчелы, шмели и др.

Мимикрия (от англ. mimicry — подражательность) — сходство беззащитного и съедобного вида с представителями неродственных хорошо защищенных видов. Например, пестрые ярко окрашенные бабочки семейства геликонид имеют неприятный запах, и поэтому они несъедобны для птиц. Мухи-журчалки, внешне очень похожие на ос (или пчел), часто сидят на цветках зонтичных и сложноцветных растений (рис. 86). Хотя они совершенно безобидны, птицы не решаются их трогать, принимая за вооруженных жалом насекомых.

Сложные адаптации. К сложным адаптациям относятся: способность растений к насекомоядности, развитие глаза как органа зрения, возникновение взаимных приспособлений у насекомоопыляемых растений и насекомых-опылителей.

Рис. 85. Покровительственная окраска и ее относительный характер

Рис. 86. Мимикрия у насекомых

Насекомоядностью обладают такие растения, как венерина мухоловка, росянка (рис. 87). Росянка имеет ряд совершенных и эффективных приспособлений для ловли и переваривания насекомых. Листья у нее покрыты чувствительными волосками, у основания которых расположены клетки, выделяющие липкую и ароматную жидкость. Стоит насекомому сесть на лист, как оно прилипает. Раздражение от движений насекомого вызывает свертывание листовой пластинки. Затем волоски листа выделяют жидкость, богатую ферментом пепсином. Под действием пепсина насекомое переваривается, а растворенные вещества всасываются через листовую пластинку.

Адаптация на примере зрительного аппарата. Эволюция глаза проходила как непрерывный ряд постепенных усовершенствований. У некоторых одноклеточных организмов восприятие света отсутствует, у других — имеется светочувствительное пятно с пигментом. У многоклеточных животных эволюция аппарата восприятия света связана с его усложнением. Так,

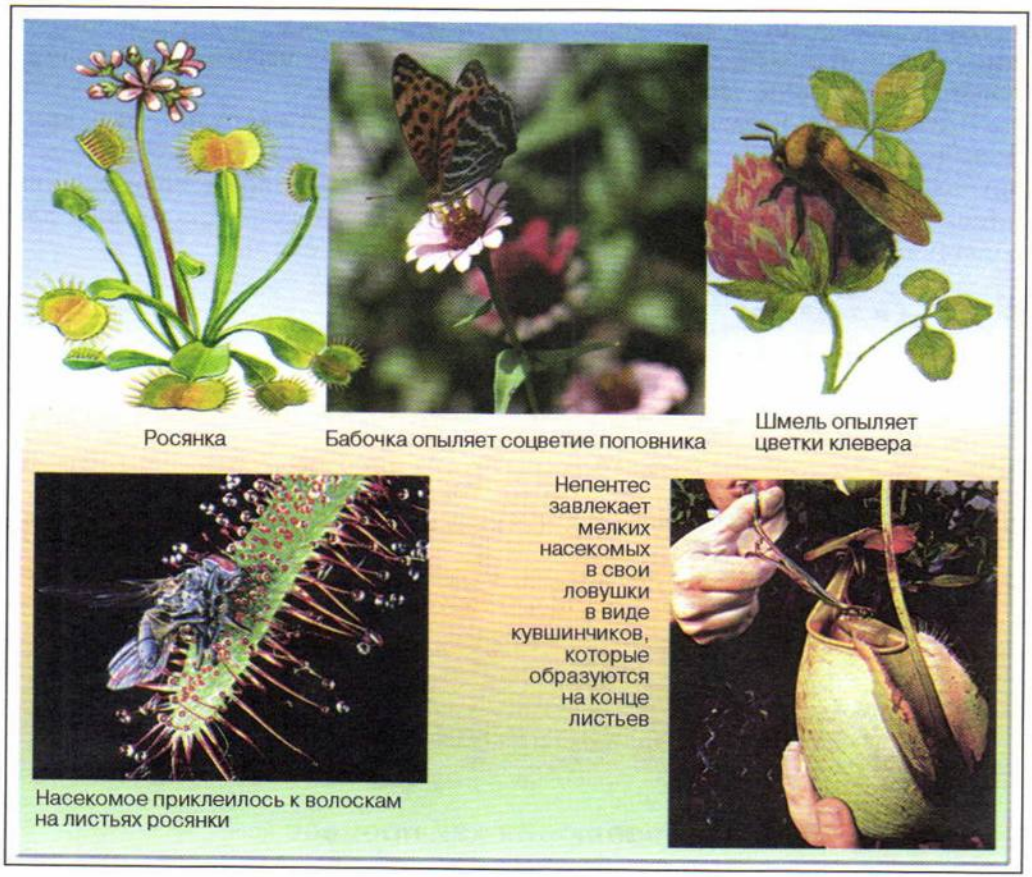


Рис. 87. Сложные адаптации — результат длительной эволюции

у планарий (свободноживущие плоские черви) имеются примитивные «глазки» — углубления, заполненные пигментом. У членистоногих появляются глаза фасеточного типа. Фасеточные глаза в целом дают мозаичное изображение предметов по их мельчайшим движениям, без конкретизации деталей.

У других животных (кальмаров, каракатиц, осьминогов) эволюция органа зрения заключалась в образовании глазного пузыря с жидкостью, линзы — хрусталика, группы светочувствительных клеток — сетчатки.

Дальнейшая эволюция органа зрения привела к увеличению кривизны хрусталика, развитию зрачка, глазных мышц, светочувствительных клеток типа колбочек и палочек.

Приспособление возникает не сразу в готовом виде, а длительно формируется в процессе эволюции посредством отбора особей, обладающих признаками в наиболее выраженной форме.

Все адаптации имеют *относительный характер*: адаптация к одному комплексу факторов среды необязательно останется приспособлением в других условиях. Защитные приспособления организмов от одних хищников не спасают их от других: в частности, ядовитых змей, опасных для большинства животных, поедают мангусты, ежи и свиньи.

Вопросы и задания

1. Дайте определение понятия «адаптация».
2. Под влиянием каких движущих сил эволюции возникают адаптации?
3. Чем характеризуются такие адаптации, как средства пассивной защиты? Приведите примеры пассивной защиты у живых организмов.
4. Что такое покровительственная окраска? Приведите примеры покровительственной окраски у животных.
5. Почему адаптации имеют относительный характер? Приведите примеры относительности адаптации.
6. Дайте характеристику типу адаптации, заключающейся в том, что дятловый древесный вьюрок выковыривает насекомых из отверстий в коре дерева с помощью кактусовой иглы.

МИКРО- И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

§ 60. Микроэволюция как процесс видообразования

Что, согласно теории Ч. Дарвина, является результатом эволюции?

Микроэволюционные процессы. Совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида, — *микроэволюция* приводит к изменению генофондов этих популяций. Микроэволюция происходит на основе мутационной изменчивости и под контролем естественного отбора. Помимо этого, на микроэволюционные процессы могут оказывать влияние изоляция и дрейф генов, вызывая приспособительные изменения популяций, приводящие к возникновению новых видов.

Пока особи из разных популяций одного вида скрещиваются и дают плодовитое потомство, вид остается единым. Однако в результате сильного давления изоляции обмен генетической информацией между популяциями

может прерваться. В изолированных популяциях такие случайные эволюционные процессы, как мутации, дрейф генов, могут протекать по-разному. Возникновение надежной изоляции между разными частями вида означает его разделение на два или несколько видов. Именно поэтому изоляцию называют «пусковым механизмом видообразовательного процесса».

В течение десятков и сотен тысяч поколений в изолированных популяциях могут накапливаться существенные различия, определяющие невозможность скрещивания особей из разных популяций. В таком случае можно говорить о возникновении новых видов.

Формы видообразования. Различают формы видообразования: географическую, экологическую, гибридогенную.

Географическое видообразование основано на пространственной изоляции. При этом ареал исходного вида расчленяется на отдельные фрагменты, которые полностью или частично изолированы друг от друга. Естественный отбор в подобных фрагментах идет в разных направлениях. В результате вид распадается на географические подвиды, которые с течением времени могут превратиться в самостоятельные дочерние виды.

Географическое видообразование — всегда процесс медленный, происходящий на протяжении сотен тысяч поколений. Именно за продолжительное время в разобщенных частях ареала вида вырабатываются те биологические особенности, которые могут привести к репродуктивной изоляции разобщенных популяций. В качестве примера географического видообразования приведем возникновение двух видов крупных чаек — серебристой чайки и клуши-хохотуньи, живущих на побережье Балтийского и Северного морей. Эти два вида связаны между собой большой цепью подвидов, населяющих Северную Евразию, с одной стороны, и Гренландию и Северную Америку — с другой. Особи этих многочисленных подвидов скрещиваются в природе и дают плодовитое потомство. В районе Балтийского и Северного морей сошлись конечные звенья восточной и западной цепи подвидов — два самостоятельных вида: серебристая чайка и клуша-хохотунья.

При географическом видообразовании новые виды могут возникнуть вследствие распада ареала широкораспространенного родительского вида на фрагменты. В качестве примера такого процесса можно назвать возникновение видов ландыша. Исходный родительский вид несколько миллионов лет назад был широко распространен в широколиственных лесах Евразии. В четвертичный период в связи с сокращением площади лесов единый ареал этого вида был разорван на несколько частей. Ландыш сохранился лишь на лесных территориях, избежавших оледенения (в Южной Европе, Закавказье, на Дальнем Востоке). К настоящему времени переживший оледенение на юге Европы ландыш вторично широко распространился по

всей лесной зоне, образовав вид — ландыш майский. В Закавказье и на Дальнем Востоке возникли два других вида ландыша.

Экологическое видообразование базируется на биологической изоляции. Примером такого видообразования, в частности, считается формирование пяти видов синиц. Эти виды отличаются по пищевой специализации и месту обитания. Так, большая синица питается крупными насекомыми в садах и парках; лазоревка добывает мелких насекомых в трещинах коры и почках деревьев, хохлатая синица питается семенами хвойных деревьев; гаичка и московка питаются преимущественно лесными насекомыми (рис. 88).

Географическое и экологическое видообразования носят *дивергентный характер*.

Термин «*дивергенция*» (от лат. divergo — отклоняюсь) как расхождение признаков у родственных групп в процессе эволюции был предложен

Рис. 88. Экологическое видообразование (на примере синиц)

еще Ч. Дарвином при рассмотрении проблемы видообразования. Основной причиной дивергенции он считал внутривидовую конкуренцию и естественный отбор.

Дивергенция — неизбежное следствие разнообразия жизненных условий, внутривидовой борьбы за существование и стремления видов к максимально возможному заселению мест обитания.

Гибридогенное видообразование может происходить и при быстром изменении кариотипа (например, при возникновении полиплоидии). Известны группы близких видов (обычно у растений: хризантем, картофеля, табака, пшеницы и др.) с кратным увеличением числа хромосом. Полиплоидные формы крупные и могут существовать в более суровых условиях, чем диплоидные. Благодаря этому в высокогорьях и в Арктике число полиплоидных видов растений резко увеличено.

Гибридогенное видообразование представляет собой процесс возникновения естественных гибридов с последующим удвоением числа хромосом. Так, культурная слива ($2n = 48$) возникла путем гибридизации терна ($2n = 32$) с алычой ($2n = 16$) с последующим удвоением числа хромосом. Некоторые виды малины, табаков, брюквы, полыни, ирисов — также полиплоиды гибридогенного происхождения. Другим примером гибридогенного видообразования является рябинокизильник, сочетающий признаки рябины и кизила и встречающийся в лесах Южной Якутии.

Вопросы и задания

1. Дайте определение понятия «микроэволюция». Под воздействием каких эволюционных факторов происходит микроэволюция?
2. Почему микроэволюцию называют процессом приспособительного изменения популяций?
3. Что такое видообразование? Какие существуют типы видообразования?
4. Почему географическое и экологическое видообразования имеют дивергентный характер?
5. Что представляет собой гибридогенное видообразование?

§ 61. Макроэволюция как процесс формирования надвидовых таксонов

Какие процессы, помимо изменения генетического состава популяций, формирования адаптаций и образования видов, являются результатами эволюции?

Понятие о макроэволюции. Термин «макроэволюция» (так же как и термин «микроэволюция») ввел в биологию известный русский генетик Ю. А. Филипченко в 1927 г. Вслед за ним некоторые ученые полагали,

что макроэволюция — качественно другой процесс по сравнению с микроэволюцией. Однако большинство современных ученых считают, что в основе макроэволюционных процессов лежат те же движущие силы, что и в основе микроэволюции (наследственная изменчивость, естественный отбор и репродуктивная изоляция). Таким образом, *макроэволюция* — это процесс формирования на основе микроэволюции надвидовых таксонов: родов, семейств, отрядов, классов и т. д.

Макроэволюционные процессы протекают в огромном промежутке времени, поэтому непосредственно изучать их невозможно. Тем не менее исследование макроэволюции привело ученых к выводу о неравномерности ее темпов. Палеонтологические материалы убеждают в том, что некоторые группы организмов развивались относительно быстро, а другие группы длительное время оставались практически неизмененными. Иными словами, одни организмы склонны к «взрывной» эволюции, другие — к «застойной».

Макроэволюционные процессы идут в двух основных направлениях — биологический прогресс и биологический регресс.

Биологический прогресс. Под биологическим прогрессом понимают достижение группой организмов успеха в борьбе за существование, каким бы путем этот успех ни был достигнут — усложнением или упрощением организации.

К признакам биологического прогресса следует отнести увеличение численности данной систематической группы организмов; расширение занимаемого ею ареала; возникновение новых таксономических категорий. Например, покрытосеменные растения испытывают биологический прогресс. Такие усложнения в организации растений, как появление цветка и плода, обусловили развитие отдела покрытосеменных и позволили им значительно увеличить свою численность, широко освоить разные среды обитания и снизить зависимость от влияния факторов среды.

Как биологический прогресс можно характеризовать возникновение класса насекомых. Животные этого класса имеют относительно малые размеры, высокую плодовитость, короткий жизненный цикл, достаточно высокий уровень развития нервной системы и органов чувств. У них значительно смягчена внутривидовая конкуренция между личинками и взрослыми особями вследствие пространственного и пищевого разобщения. Перечисленные особенности позволили представителям класса насекомых заселить все основные среды жизни и стать самой многочисленной группой животного мира, расселившейся по всему земному шару. Процессы видообразования в названном классе продолжаются.

Биологический регресс характеризуется снижением численности, сужением ареала и может привести к вымиранию определенной систематической группы организмов. Именно биологический регресс привел к резкому сужению ареала и уменьшению численности растений из отдела папоротниковидных, господствовавших в каменноугольном периоде. Изменение климатических условий, в частности значительное снижение влажности, обусловило регресс папоротников, размножение которых полностью зависит от наличия воды в окружающей среде.

Пути достижения биологического прогресса. Вопросы о возможных путях достижения биологического прогресса разработал наш соотечественник А. Н. Северцов. Один из главных путей биологического прогресса, по мнению ученого, — *ароморфоз* (морфофизиологический прогресс), т. е. возникновение в ходе эволюции адаптаций, которые существенно повышают уровень организации живых организмов. Ароморфозы ведут к освоению видами новых сред обитания. Например, выход позвоночных на сушу был обусловлен такими ароморфозами, как появление парных конечностей, легких — специализированных органов дыхания, внутреннего оплодотворения и др. Выход растений на сушу был предопределен такими ароморфозами, как появление механических тканей, обеспечивающих опору, восковой кутикулы, защищающей от высыхания, сосудистой системы, обеспечивающей всасывание и проведение воды в органы.

К числу крупных ароморфозов относится появление фотосинтеза, многоклеточных организмов, полового размножения и др.

Ароморфозы — длительный эволюционный процесс, происходящий на основе мутаций, естественного отбора и других факторов эволюции. Развитие каждой крупной систематической группы организмов сопровождается ароморфозами.

Ароморфозам А. Н. Северцов противопоставлял идиоадаптации (от греч. idios — свой, особый и лат. adaptatio — прилаживание, приспособление). *Идиоадаптации* — это процесс приспособления организмов к разнообразным условиям окружающей среды, не сопровождающийся повышением уровня организации. Типичный результат идиоадаптации — разнообразие форм и видов млекопитающих, приспособленных к питанию насекомыми (рис. 89).

Например, результатом идиоадаптации цветковых растений являются разнообразные способы опыления. Насекомоопыляемые растения обычно имеют яркие цветки или цветки, собранные в соцветия, обладающие ароматом или богатые нектаром. У ветроопыляемых растений невзрачные мелкие цветки, собранные в соцветия, не имеют нектара и запаха, пыльца легкая и сухая, а длинные и тонкие тычиночные нити часто свисают из цветка.

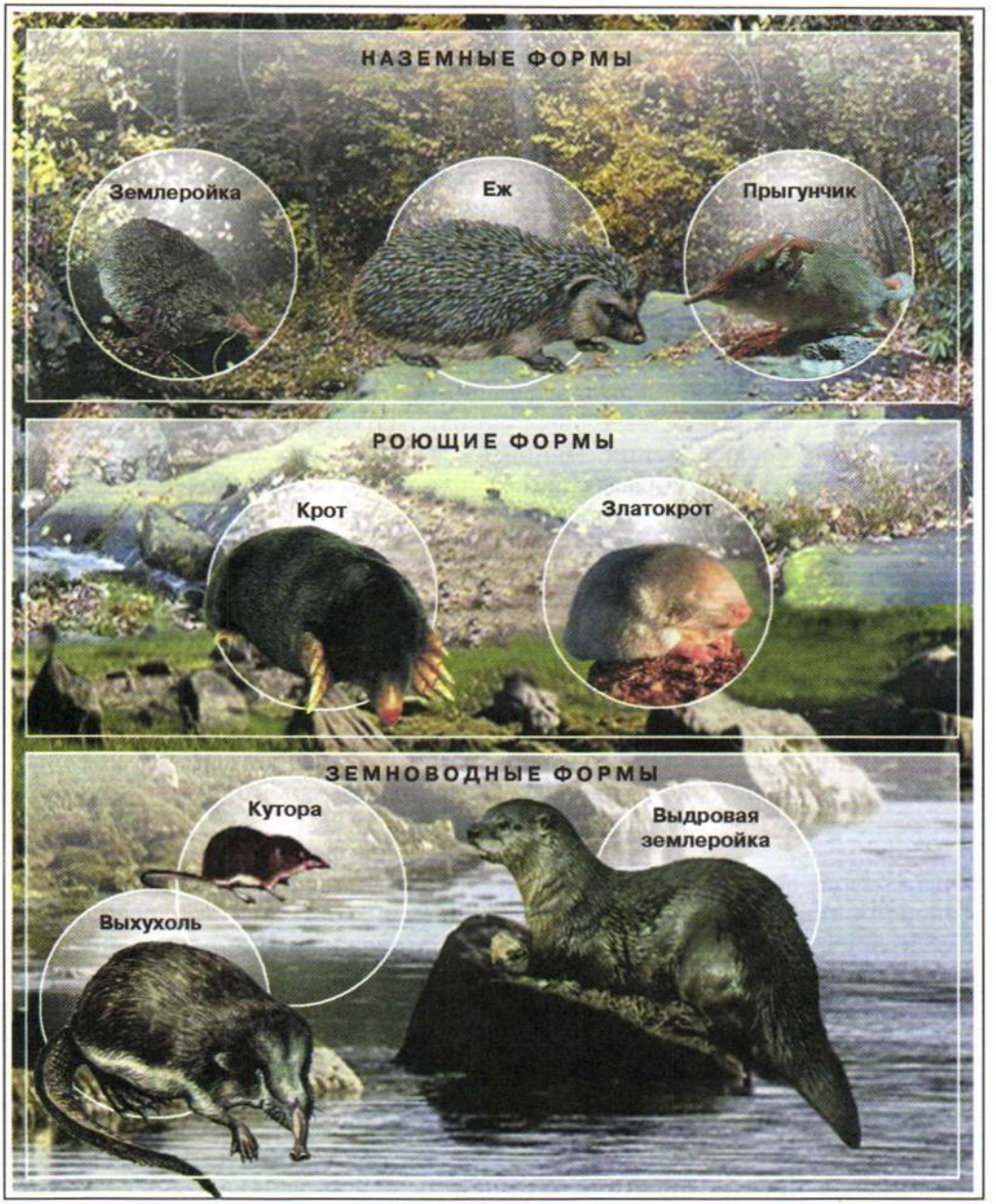


Рис. 89. Идиоадаптации насекомоядных млекопитающих

Общая дегенерация — резкое упрощение организации, сопровождающееся утратой ряда органов и систем органов, потерей их функций. Общая дегенерация часто наблюдается при переходе видов к паразитическому образу жизни (рис. 90). Так, по пути дегенерации шло развитие ленточных червей, утративших по сравнению со свободноживущими представителями типа плоских червей пищеварительную систему. Блохи и вши как следствие паразитического образа жизни утратили крылья. В результате дегенерации некоторые растения-паразиты частично или полностью утратили такие органы, как корень и стебель (например, раффлезия Арнольди, петров крест).

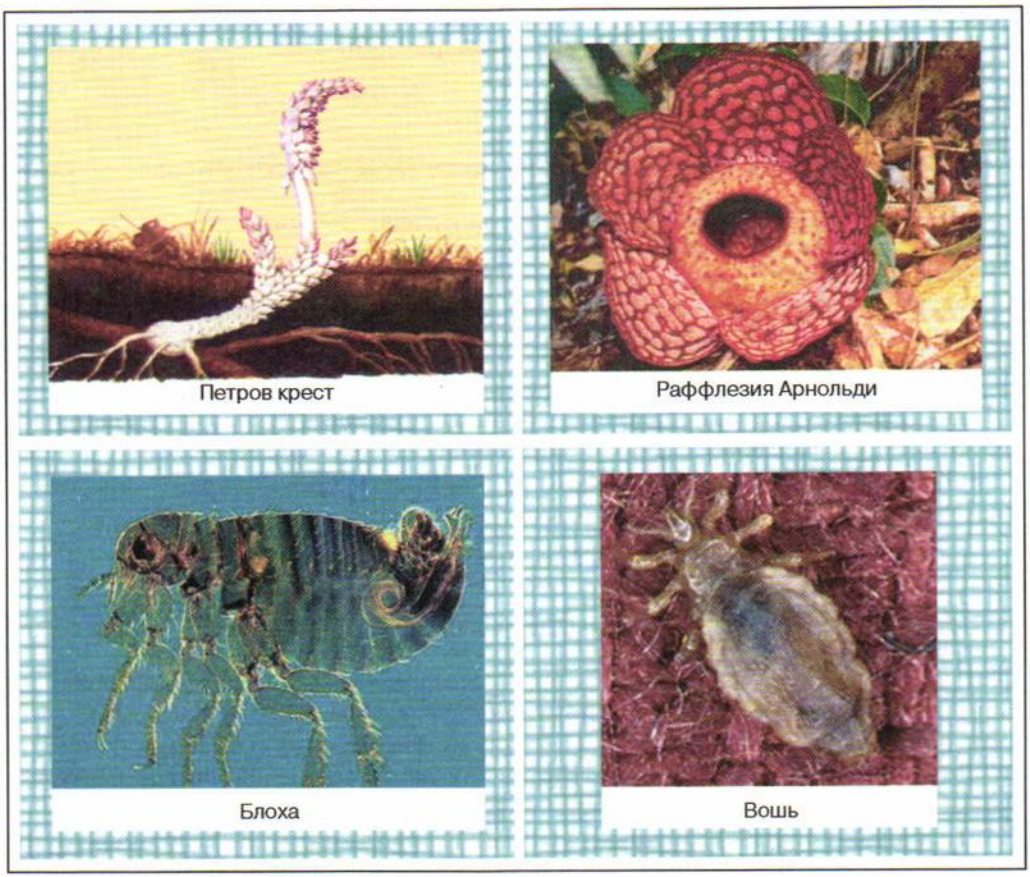


Рис. 90. Общая дегенерация — упрощение организации видов

Несмотря на то что общая дегенерация приводит к значительному упрощению организации, виды, развивающиеся по этому пути, могут увеличивать свою численность, расширять ареал обитания, образовывать новые виды и другие систематические группы, т. е. достигать биологического прогресса.

Пути эволюции органического мира либо сочетаются друг с другом, либо сменяют друг друга, причем ароморфозы происходят сравнительно редко, в то время как идиоадаптация — процесс постоянный. Но именно ароморфозы определяют новые этапы в развитии органического мира. Возникнув в результате ароморфоза, новые систематические группы занимают другие среды жизни. Далее эволюция идет путем идиоадаптации, результатом которой является многообразие форм организмов. В некоторых случаях идиоадаптация завершается общей дегенерацией.

Вопросы и задания

1. Что понимают под макроэволюцией? Какие основные направления выделяют в макроэволюции?
2. Что такое биологический прогресс? Каковы пути его достижения?
3. Что такое биологический регресс? Приведите примеры биологического регресса, приведшего к вымиранию систематической группы.
4. Раскройте содержание понятия «ароморфоз». Приведите примеры этого явления у животных и растений. Каково его эволюционное значение?
5. Дайте определение понятия «идиоадаптация». Приведите примеры идиоадаптаций у растений и животных. Покажите значение идиоадаптаций для эволюции.
6. Дайте характеристику общей дегенерации. Приведите примеры, когда общая дегенерация привела систематическую группу организмов к биологическому прогрессу.

§ 62. Доказательства макроэволюции

Возможны ли доказательства процесса макроэволюции?

На основе фактического материала, полученного в последарвиновский период, ученые не только пополнили доказательствами эволюционное учение, но и значительно расширили и углубили его теоретические основы.

Доказательствами макроэволюции служат данные палеонтологии, эмбриологии, сравнительной анатомии, биогеографии.

Палеонтологические доказательства эволюции. В палеонтологии (наука об ископаемых остатках организмов) накоплено много фактов и доказательств эволюции, основанных на изучении ископаемых остатков

вымерших видов и сопоставлении их строения с современными видами. В результате сравнительного анализа ископаемых остатков вымерших видов ученым удалось установить переходные формы и филогенетические ряды, демонстрирующие наличие эволюционного процесса.

Переходные формы — это организмы, сочетающие признаки строения эволюционно более древних и более поздних групп. Переходными формами считаются вымершие виды растений — беннеттиты, сочетающие строение голосеменных и цветковых; вымершие зверозубые ящеры, которые имели признаки, свойственные пресмыкающимся и млекопитающим.

Филогенетические ряды — это ряды связанных родством ископаемых форм, демонстрирующие ход филогенеза (исторического развития организмов) и смену условий окружающей среды. Известному русскому палеонтологу В. О. Ковалевскому удалось выстроить филогенетический ряд лошадей. В данный ряд включено 12 родов и несколько сотен видов. Каждый из этих видов соответствовал определенной стадии исторического развития, которая процветала в течение миллионов лет, прежде чем вымерла. Место вымершего вида занимал другой, близкородственный вид. Аналогичные филогенетические ряды были составлены для моллюсков, иглокожих, верблюдов, жирафов, слонов (см. рис. 91).

Эмбриологические доказательства эволюции основаны на выявлении сходства в строении зародышей разных систематических групп организмов. Еще в 1828 г. русский естествоиспытатель К. Бэр сформулировал *закон зародышевого сходства*, согласно которому, чем более ранняя стадия индивидуального развития, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами. Этот закон вытекает из общего положения, высказанного Бэром: «В каждой большой группе общее образуется раньше, чем специальное». Например, на ранних стадиях развития зародыши всех позвоночных практически не отличаются друг от друга (см. рис. 26). Лишь на средних стадиях у зародышей формируются особенности, характерные для рыб и земноводных, а на более поздних стадиях — особенности пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Наглядный пример зародышевого сходства — закладка жаберных щелей у всех позвоночных, в том числе и наземных.

К. Бэр не был эволюционистом, но своим законом он подготовил почву для объяснения процессов онтогенеза с позиций эволюционизма. Еще Ч. Дарвин обращал внимание, что изучение онтогенеза организмов проливает свет на их происхождение, поскольку «в зародыше можно видеть смутный портрет предка». Это положение легло в основу *биогенетического закона*, сформулированного немецкими учеными Ф. Мюллером и Э. Геккелем: *онтогенез является кратким и быстрым повторением филогенеза.*

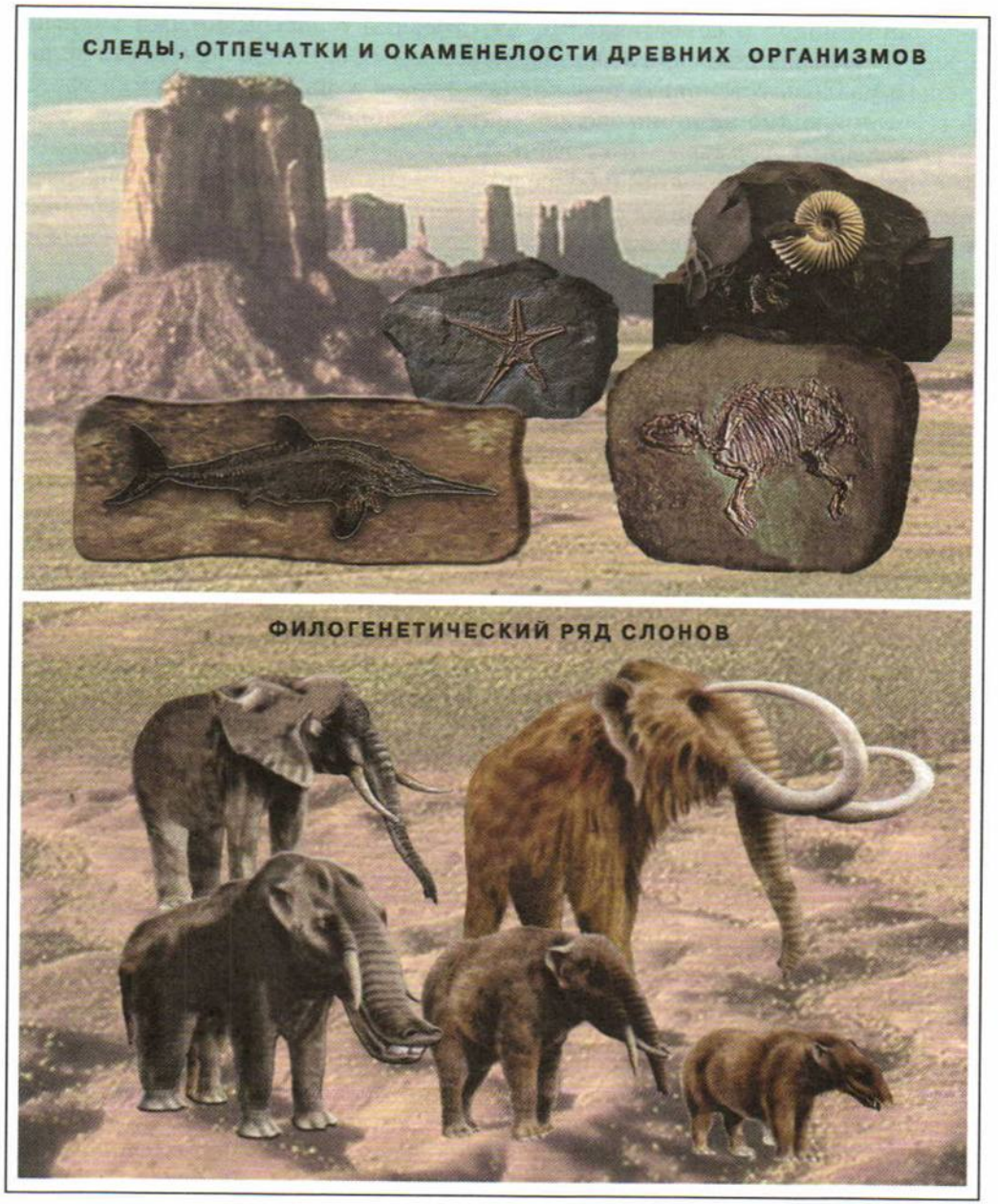


Рис. 91. Палеонтологические доказательства эволюции

Сравнительно-анатомические доказательства эволюции базируются на изучении и сравнении строения организмов, принадлежащих к разным систематическим группам. Анатомические исследования позволяют выявить сходство в строении внешне не похожих органов и систем органов. Например, выяснено, что передние конечности позвоночных животных по строению полностью соответствуют друг другу (рис. 92). Даже расположение мышц, нервов, кровеносных сосудов и строение внутренних органов самых различных позвоночных животных во многом сходно.

В биологии различают две формы сходства: гомологию и аналогию.

В качестве доказательства эволюции значительную роль сыграло установление гомологии органов или структур, имеющее первостепенное значение для выяснения филогенетического родства между организмами. Гомологичными называют органы, развивающиеся из одних зачатков, имеющие общий план строения и выполняющие как сходные, так и различные функции. Определена гомология ядовитых желез змей со слюнными железами других животных. Обнаружено, что гомологичны чешуя акул и зубы млекопитающих, молочные железы млекопитающих гомологичны потовым железам, части цветка (пестики, тычинки, лепестки) — листьям.

Аналогичные органы имеют абсолютно разное развитие и строение, хотя иногда могут иметь внешнее сходство, как, например, конечности крота и медведки. Аналогичными структурами также являются крылья насекомых и птиц.

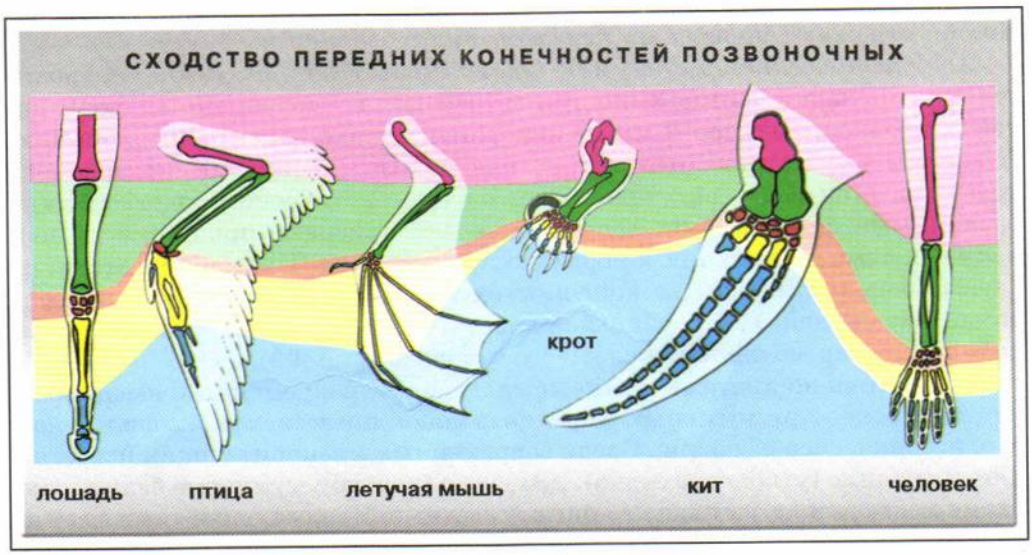


Рис. 92. Сравнительно-анатомические доказательства родства позвоночных животных

Сравнительно-анатомические доказательства эволюции представляют собой *рудиментарные органы*, или *рудименты* (от лат. rudimentum — зачаток), т. е. органы, которые утратили (полностью или частично) свои функции. Рудиментами являются остатки тазовых костей у безногой ящерицы желтопузика и змей (удавов), китообразных.

Человек имеет рудиментарные органы — копчик (остаток хвостовых позвонков), зачаточные ушные мышцы (свидетельство того, что предки человека обладали подвижной ушной раковиной). Классическим примером рудиментарного органа, утратившего свои функции, долгое время считался аппендикс человека (слепая кишка). В настоящее время, однако, известно, что аппендикс контролирует бактериальную флору в кишечнике.

Еще одним примером рудиментарного органа у человека могут служить остатки третьего века (прозрачной мигательной перепонки), которая хорошо развита у птиц, рептилий и многих млекопитающих. При полете у птиц третье веко функционирует как «стеклоочиститель». У человека оно участвует в сборе инородных частиц, которые попадают на слизистую глаза, связывая их в вязкую массу в углу глаза, откуда они могут быть легко удалены. Следовательно, рудименты не полностью утратили свои функции.

Конечно, рудиментарные органы не могут служить доказательством поступательного эволюционного развития от низших форм к высшим. Но они отражают процесс их исчезновения в эволюции.

Атавистические органы, или *атавизмы* (от лат. atavus — прародитель) — признаки, которые иногда встречаются у современных форм далеких предков, но в норме им не присущие, однако характерные для них. Атавизмы рассматриваются только как доказательство предполагаемого хода эволюции. Они свидетельствуют о филогенетическом родстве между различными организмами: теми, у кого эти признаки присутствуют как норма, и теми, у кого они в норме не проявляются. Примерами атавизма служат боковые пальцы на конечностях у лошади, полосатость у поросят домашних свиней, хвост, обильная волосатость всего тела, наличие дополнительных пар молочных желез — у человека (рис. 93).

Сравнительно-анатомические исследования современных высокоразвитых и более примитивных форм позволяют представить их филогенез, т. е. историческое развитие. Среди современных млекопитающих известны яйцекладущие (утконос, ехидна), сумчатые (кенгуру, сумчатые белки, сумчатые медведи и др.) и плацентарные животные. Их сравнение указывает на то, что эволюция млекопитающих шла от животных, откладывающих яйца, к живородящим формам с еще неразвитой плацентой и затем к плацентарным животным, рождающим уже хорошо сформированных детенышей.

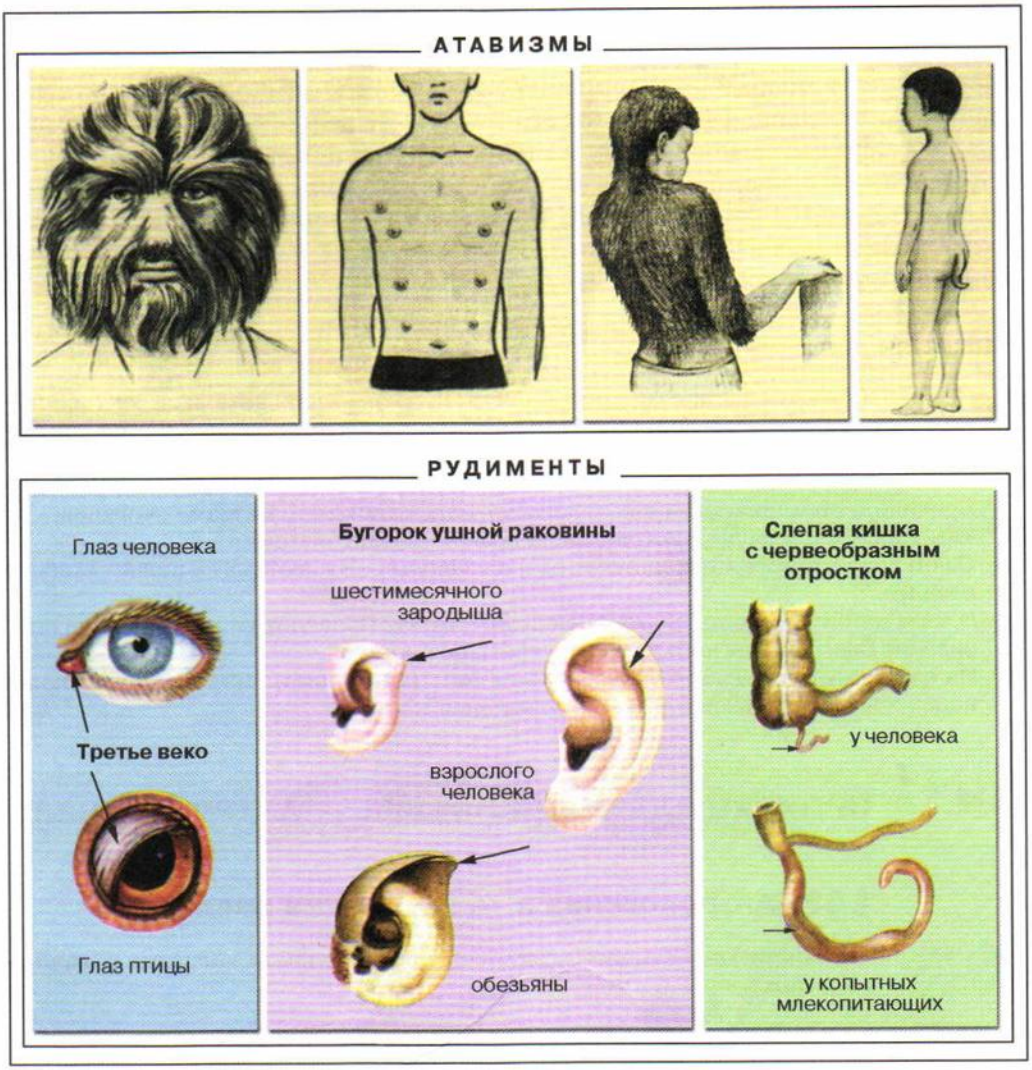


Рис. 93. Атавизмы и рудименты — доказательства предполагаемого хода макроэволюции

Биогеографические доказательства эволюции основаны на сравнении флоры и фауны разных континентов планеты. Данные, которыми располагает биогеография, свидетельствуют о том, что виды возникали в каких-то определенных областях, а затем заселяли более широкие территории.

Известно, например, что фауна Евразии и Северной Америки сходна в отношении обитателей тундр и лесов, а животный мир евразийских степей, американских прерий и особенно пустынь обоих континентов различается значительно больше. Объясняется это тем, что в прежние геологические эры в районе Берингова моря между Азией и Америкой была сухопутная связь, благодаря чему мог происходить обмен животными. Такой обмен осуществлялся главным образом между животными тундры и тайги. Обитатели более южных широт и тем более пустынь на обоих материках оставались изолированными и развивались самостоятельно.

Вопросы и задания

1. Назовите доказательства, свидетельствующие об эволюции органического мира.
2. На каких исследованиях основаны палеонтологические доказательства эволюции?
3. Какое значение в доказательствах эволюции имеет установление переходных форм? Приведите примеры переходных форм, служащих доказательствами эволюции.
4. Какие научные методы лежат в основе сравнительной анатомии?
5. О чем свидетельствует сходство строения зародышей животных на ранних стадиях развития?
6. В чем состоит сущность биогенетического закона? Приведите доказательства проявления биогенетического закона на примере растений.
7. Из споры мха кукушкин лен развивается нить (протонема), похожая на нитчатую водоросль. Какой закон отражает это явление?

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА — АНТРОПОГЕНЕЗ

§ 63. Антропогенез с точки зрения эволюции

Какие признаки свидетельствуют о принадлежности человека к царству животных?

Представления о естественном происхождении человека от животных предков существовали еще в глубокой древности. Впервые на место человека в системе животного мира указал Аристотель.

К. Линней отнес человека к классу млекопитающих, отряду приматов, виду Homo sapiens (Человек разумный).

Основную роль в становлении представлений о животном происхождении человека сыграла книга Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (1871).

Место человека в зоологической системе. Человек как существо биологическое занимает определенное место в системе животного мира. Особенно большое сходство у человека отмечается с млекопитающими отряда приматов. Человеку, так же как и приматам, свойственны противопоставление первого пальца кисти всем остальным, большая подвижность верхней конечности, смена молочных зубов, отсутствие сезонности половых циклов, рождение, как правило, одного детеныша.

Больше всего черт сходства установлено между человеком и человекообразными обезьянами. Например, антропоиды болеют многими инфекционными болезнями, присущими человеку (туберкулез, брюшной тиф, детский паралич, дизентерия). У шимпанзе встречается болезнь Дауна, возникновение которой, как и у человека, связано с присутствием в кариотипе третьей хромосомы в 21-й паре. Выявлены черты сходства по группам крови. Биохимические и молекулярные исследования показали, что по сходству белков альбуминов наиболее близки к человеку шимпанзе, горилла, орангутан.

Однако между человеком и человекообразными обезьянами имеются существенные различия. Многие из них обусловлены приспособлением человека к прямохождению: S-образный позвоночник с отчетливо выраженными шейным и поясничным изгибами, сводчатая стопа, широкий чашеобразный таз, уплощенная грудная клетка, массивные нижние конечности, более короткие и тонкие кости верхних конечностей, смещенное вниз затылочное отверстие и др.

Существенные различия между человеком и человекообразными обезьянами наблюдаются в строении черепа и мозга. Мозговая часть черепа у человека сильно преобладает над лицевой частью. У обезьян, наоборот, сильно развита лицевая часть, особенно челюсти. Череп человека не имеет сплошных надбровных дуг и костных гребней, лоб высокий и выпуклый, челюсти слабые, на нижней челюсти вследствие развитой членораздельной речи имеется подбородочный выступ. Мозг человека по объему (1500 $см^3$) и массе в 2,0—2,5 раза больше, чем у человекообразных обезьян.

Происхождение человека с эволюционной точки зрения. Процесс исторического развития человека — *антропогенез* (от греч. anthropos — человек и genesis — происхождение) интенсивно исследуется специальной наукой *антропологией*. Однако единой и общепринятой точки зрения на возникновение человека до сих пор нет.

В начале XX в. в Индии были найдены ископаемые фрагменты челюсти, которым не придали большого значения. Лишь в 60-е годы по результатам изучения этой и других ископаемых находок их отнесли к виду рамапитек короткорылый и включили в ряд прямых предшественников человека. Многие ученые считают его последним общим предком орангутана, шимпанзе,

гориллы и человека. В то же время некоторые антропологи рассматривают рамапитека как возможного прямого предка человека. Все ученые сходятся в том, что предшественниками людей были высшие приматы, обладавшие чертами сходства с рамапитеками, но не похожие на орангутанов и их предшественников.

Этапы антропогенеза. Единый процесс антропогенеза условно принято делить на этапы. Их смена связана с наиболее значительными качественными преобразованиями в строении организма, становлением трудовой деятельности, усилением ее общественного характера, развитием речи, сознания, мышления.

После долгих споров подавляющее большинство ученых признали наиболее ранними представителями семейства людей первых прямоходящих существ — *австралопитеков*, которых считают промежуточным звеном между животным и человеком. Наиболее древние находки австралопитековых, найденные в Восточной Африке, представлены большей частью зубами, фрагментами челюстей. Данные находки характеризуются возрастом 4,5—6,5 млн лет (рис. 94).

Наиболее известны останки древнейших австралопитеков из Эфиопии. Особенно интересна находка «Люси» — женский неполный скелет. Можно допустить, что эти австралопитеки (возраст 2,0—3,5 млн лет) дали начало первым представителям рода Homo (человек), а также разным вариантам более поздних видов австралопитеков.

Все известные на сегодня находки трудно объединить в один вид. Обращает на себя внимание большой размах изменчивости длины тела (от 109 до 152 см) и других признаков. Объем мозга австралопитеков в зависимости от величины тела колеблется от 440 до 550 $см^3$.

Раньше считалось, что верхние конечности австралопитеков не принимали участия в передвижении, но в настоящее время эти утверждения пересматриваются. Современные ученые склоняются к тому, что австралопитеки обитали больше на деревьях, чем на земле. Невозможно с абсолютной уверенностью говорить об использовании ими орудий труда. Хотя можно предположить, что, подобно современным шимпанзе, они могли пользоваться палками и камнями.

Если считать, что род Homo отличают, по крайней мере, три основных признака: прямохождение, изготовление орудий труда, развитый мозг и речь, — то в большей степени названным признакам соответствует *человек умелый* (см. рис. 94).

Первые ископаемые останки, принадлежащие человеку умелому, были обнаружены в 60-х годах XX в. в Эфиопии. Ученые начали рассматривать человека умелого как промежуточную форму между австралопитеками

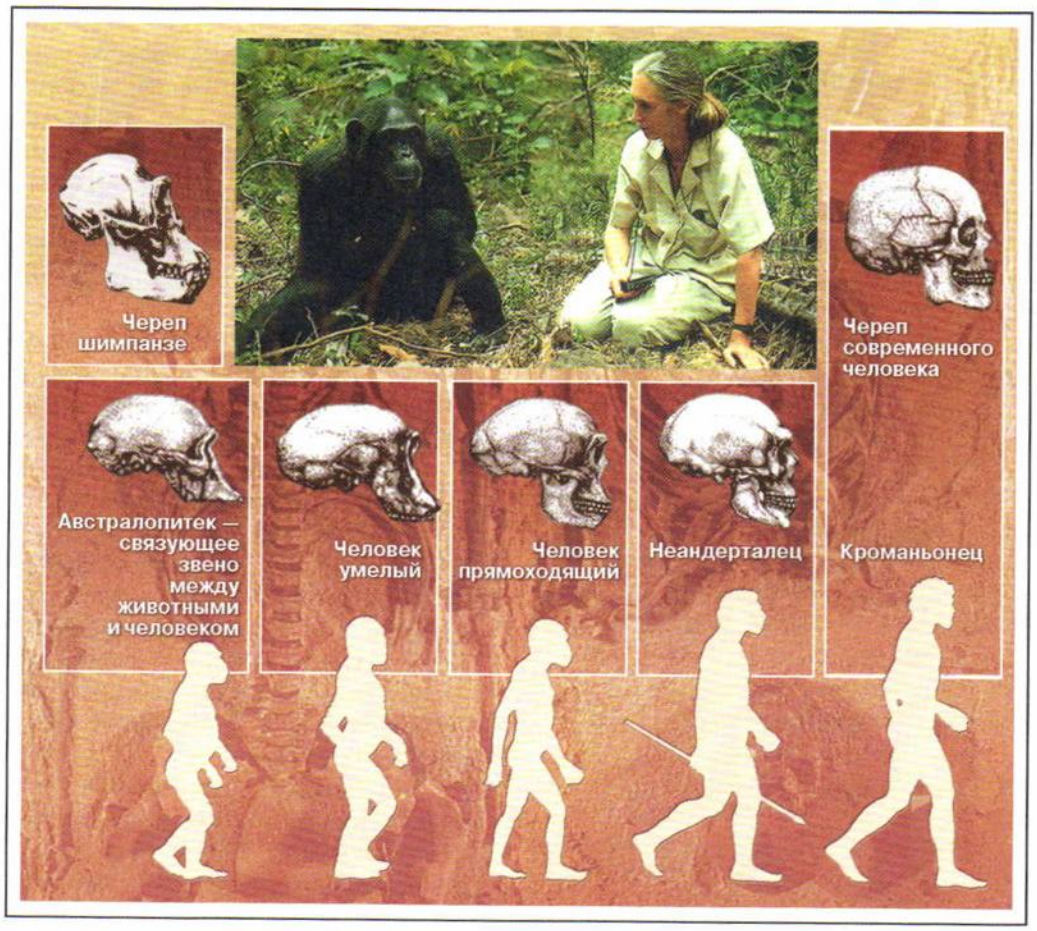


Рис. 94. Этапы антропогенеза. Эволюция строения черепа

и *человеком прямоходящим*. Фрагменты ископаемого экземпляра (кости стопы) свидетельствуют о его вертикальной походке, а строение костей рук доказывает иной способ передвижения — лазанье по деревьям.

Человек прямоходящий, без сомнения, принадлежал к роду Homo. Примерно 1,5 млн лет назад человек прямоходящий (к этой группе относились питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек и др.) распространился на территории от Южной Африки до Северного Китая.

До недавнего времени древнейшим прямоходящим человеком на Земле считался питекантроп из Индонезии (о. Ява). Объем его мозга, как полагают

Рис. 95. Строение черепа современного человека и ископаемых форм

ученые, составлял 900—1000 см^3. Последние новейшие физические методы позволили определить его возраст — 1,0 млн лет, в то время как древность азиатских питекантропов колеблется в пределах 1,3—0,1 млн лет. Сенсацией стала находка в Африке почти полного скелета человека прямоходящего — мальчика 12 лет (возраст 1,6 млн лет).

На территории Израиля найдены орудия труда прямоходящего человека древностью около 2 млн лет. Исходя из последовательности действий при изготовлении каменных орудий, можно сделать вывод об особенностях развития руки у людей этой группы. Интересно, что «правши» тогда встречались так же часто, как и среди современных людей. Это позволяет сделать заключение о развитии асимметрии головного мозга — типично человеческом признаке.

Ископаемый материал дает возможность сделать выводы об особенностях питания. Кости животных, специально разбитые для добывания костного мозга, продольные следы разрезания на длинных костях могут свидетельствовать о систематической разделке туш животных.

В связи с тем, что восточноафриканские ископаемые находки человека прямоходящего более древние, можно предположить, что его азиатские формы имеют африканское происхождение, что, в свою очередь, можно считать подтверждением миграции людей.

Многие ученые предполагают, что в результате афро-азиатских миграций возникли два центра развития рода Homo — западный и восточный, в которых процессы эволюции во многом происходили независимо друг от друга. Какая из этих двух ветвей представителей человека прямоходящего привела к появлению человека современного анатомического типа? В современной антропологии существуют сторонники и африканского, и азиатского центров возникновения *человека разумного*.

К одному из подвидов человека разумного относят *неандертальцев*, живших в ледниковый период. Они создавали разнообразные каменные и костяные орудия труда, охотились на животных, сдирали с них шкуры, разделывали туши, строили жилища. Предполагается, что неандертальцы существовали от 300 тыс. лет до 30 тыс. лет назад.

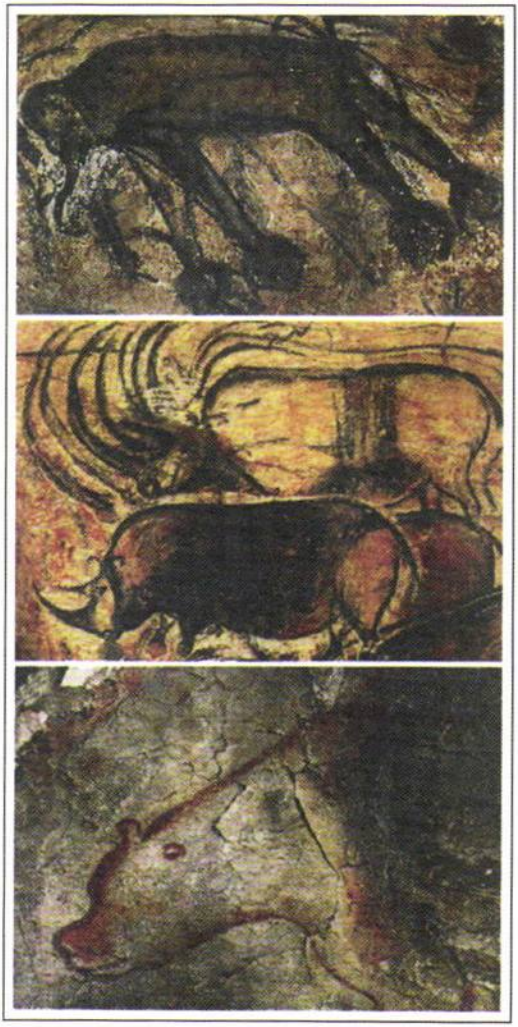


Рис. 96. Наскальные рисунки кроманьонцев

Был ли неандерталец предком современного человека? Имеются сведения о том, что неандерталец эволюционировал в Европе одновременно с развитием современного человека в Африке. Судя по генетическим данным, эти процессы шли независимо, и неандертальцы не внесли генетического вклада в генофонд человечества, т. е. они не относятся к прямым предкам современного человека (рис. 95).

В рассматриваемом периоде антропологи выделили три типа ископаемых людей: неандертальцев, человека современного типа и промежуточные формы.

По внешнему облику люди *современного типа (кроманьонцы)* не отличались от нас. Эти люди жили родовым обществом, изготавливали разнообразные орудия труда, строили жилища, производили гончарные изделия, одомашнивали животных и окультуривали растения, шили и украшали одежду, рисовали (рис. 96).

Возникновение человека современного типа долгое время датировали сравнительно недавним временем — 40 тыс. лет назад. Однако достижения мировой палеоантропологии последних лет позволили пересмотреть взгляды на время возникновения человека современного типа на более поздние сроки. На территории Израиля найден череп человека современного типа древностью от 92 до 115 тыс. лет. Очень древние датировки имеют африканские находки — до 120—130 тыс. лет.

Таким образом, анатомический тип современного человека сложился вне Европы гораздо раньше, чем 40 тыс. лет назад, как предполагали ученые ранее. Существует гипотеза, согласно которой человек разумный (Homo sapiens) возник в Африке, южнее Сахары, более 100 тыс. лет назад, затем мигрировал в Переднюю Азию, откуда 40—50 тыс. лет назад переселился в Европу. А неандертальцы, как стало известно, вымерли 28 тыс. лет назад.

Палеонтологические материалы свидетельствуют о том, что около 50 тыс. лет назад в Передней Азии неандертальцы и кроманьонцы сосуществовали рядом. После длительного сосуществования двух подвидов менее совершенный подвид — неандертальцы — был вытеснен. Примерно 40 тыс. лет назад произошел демографический взрыв в популяциях человека современного типа, который сопровождался увеличением плотности населения и прогрессивными изменениями в области материальной и духовной культуры.

Вопросы и задания

1. Перечислите основные различия в строении, образе жизни и поведении человека и человекообразных обезьян. О чем свидетельствуют различия между человеком и человекообразными обезьянами?
2. На какие этапы можно подразделить процесс антропогенеза?
3. Какое место в процессе антропогенеза занимают австралопитеки?
4. Почему человека умелого считают промежуточной формой между австралопитеком и человеком прямоходящим?
5. Дайте характеристику особенностей строения человека прямоходящего. В чем проявляются черты эволюции человека прямоходящего по сравнению с человеком умелым?
6. Каковы современные научные взгляды на время и место происхождения человека современного типа?

§ 64. Особенности и единство современных рас человека

Какие факторы являются движущими силами антропогенеза?

Человеческие расы. Появление современного вида людей в Европе совпало с его быстрым распространением в Азии и Австралии. Очевидно, что местные различия в климате способствовали расовой дифференциации человечества, которую мы наблюдаем в настоящее время.

Все современное человечество принадлежит к одному виду — Человек разумный (Homo sapiens). Это единство основано на общности происхождения, социально-психического развития, на способности к скрещиванию людей различных рас, на практически одинаковом уровне общего физического и умственного развития представителей всех рас.

Человеческие расы — исторически сложившиеся группы людей, объединенных общностью происхождения и общностью наследственных морфологических и физиологических признаков, варьирующих в определенных пределах.

Раса — это совокупность человеческих популяций.

Вид Homo sapiens распадается на три большие расы: экваториальную (негро-австралоидную), евразийскую (европеоидную), азиатско-американскую. Внутри каждой большой расы выделяют малые расы.

К *евразийской расе* относится коренное население Европы, Южной Азии и Северной Африки. Для европеоидов характерны узкий овал лица, сильно выступающий нос, мягкие прямые или волнистые волосы. Европеоиды обладают большим разнообразием окраски радужной оболочки глаз, сильно развитым волосяным покровом (в частности, бороды у мужчин), тонкими или средними по форме губами. Цвет кожи у северных европейцев светлый, у южных — смуглый.

Экваториальная раса включает относительно крупные расы — негроидов и австралоидов.

Для *негроидов* характерны курчавые черные волосы, темный цвет кожи, карие глаза, слабое или среднее развитие волосяного покрова на лице мужчин. У них сильно выступают челюсти, слабо-широкий нос, губы толстые, скулы развиты средне. К негроидам относятся коренные жители Африки, кроме ее северных районов.

Австралоиды — коренные жители Австралии, Океании и некоторых районов Юго-Восточной Азии. По ряду признаков — темной окраске кожи, широкому носу, толстым губам — они сходны с негроидами, но отличаются

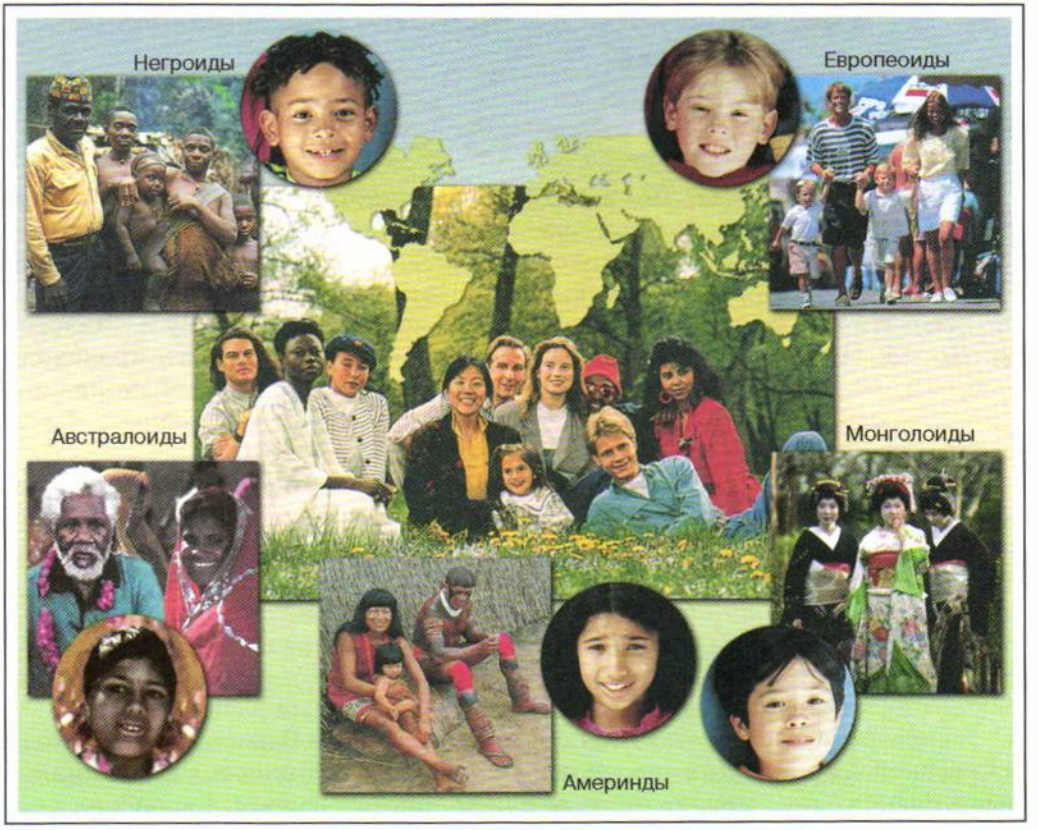


Рис. 97. Представители основных человеческих рас

от них волнистыми волосами, сильным развитием волосяного покрова на лице и теле мужчин.

Азиатско-американская раса подразделяется на относительно большие расы — монголоидов и америнд (рис. 97).

К *монголоидной расе* относится коренное население Центральной и Восточной Азии, Индонезии, Сибири. Монголоидам свойственны прямые жесткие темные волосы, слабое развитие бороды у мужчин. У монголоидов желтоватый оттенок кожи, карие глаза, уплощенное лицо с сильно выдающимися скулами, нос с низкой переносицей. Имеется эпикантус (особая складка верхнего века), прикрывающий слезный бугорок во внутреннем уголке глаза.

Американские индейцы — *америнды* — по происхождению и многим признакам близки к монголоидам. Однако у них лицо профилировано

(имеет выступающий профиль), волосяной покров на лице у мужчин отсутствует вовсе.

Между названными расами существуют переходные формы.

Единство человеческих рас. Дифференциация человека на расы происходила, по-видимому, давно, примерно 100 тыс. лет назад. Несомненно, что основные морфологические, физиологические и генетические признаки человека как биологического вида были приобретены нашими предками до дифференциации вида на расы. Различия между расами касаются лишь второстепенных признаков, обычно связанных с частными приспособлениями к конкретным условиям среды обитания.

Рассмотрим некоторые адаптивные расовые признаки. Темный цвет кожи оказывается приспособлением к ультрафиолетовому облучению. Темная кожа не подвергается солнечным ожогам, так как меланин кожи препятствует проникновению ультрафиолетовых лучей в глубь кожных покровов и предохраняет их от ожогов и повреждающего воздействия на клетки крови. Курчавые волосы у негроидов создают теплоизоляционную воздушную прослойку, надежно защищающую голову от палящих лучей солнца. Причем в волосяных каналах у негроидов находится намного больше воздухоносных полостей, чем в волосах монголоидов, что еще больше увеличивает термоизоляционные свойства волосяного покрова головы. Узкие глазные щели, складка века (эпикантус), характерные для монголоидов, также могут иметь приспособительный характер (предохраняют глаза от ветра, пыли, отраженного от снега солнечного света).

Все расы равноценны в биологическом и психическом отношениях и находятся на одном и том же уровне эволюционного развития. По способностям к познанию, творческой и трудовой деятельности различий между людьми по расовому признаку нет. Имеющиеся различия в уровне развития культуры населения разных стран связаны не с биологическими особенностями людей разных рас, а с социально-экономическими условиями развития общества.

Движущие силы антропогенеза. Человек — биосоциальное существо. Движущие силы антропогенеза включают в себя биологические и социальные факторы. Появление человека как биологического вида стало событием огромной важности в истории Земли. На первых этапах возникновения человека существенное значение оказывали *биологические факторы эволюции:* естественный отбор, мутационный процесс, изоляция, популяционные волны (см. § 57).

В ходе эволюции действие биологических факторов постепенно ослабевало, и ведущее значение в антропогенезе приобретали *социальные факторы*, а именно общественный образ жизни, труд и его общественный характер, речь и сознание.

Однако человек по-прежнему — существо биологическое и как неотъемлемая часть природы подчиняется ее законам.

Естественный отбор как основная и направляющая сила эволюции органического мира с возникновением человеческого общества резко ослабляет свое действие и перестает быть ведущим эволюционным фактором. Но было бы неправильно полностью отрицать действие естественного отбора в человеческом обществе. Отбор действует на всех стадиях онтогенеза человека: при образовании гамет (происходят выбраковки гамет с нарушениями нормального механизма мейоза; на подвижность и жизнеспособность сперматозоидов в половых путях женщины); отборы на силу выраженности родительских инстинктов, на устойчивость к побочному действию лекарственных препаратов, пестицидов, радиации, на устойчивость к таким неизлечимым в настоящее время болезням человечества, как рак, СПИД, сердечно-сосудистые заболевания и др.

Мутационный процесс — единственный эволюционный фактор, сохраняющий свое значение и в человеческом обществе. Создавая и поддерживая разнообразие особей, мутации в то же время крайне опасны в условиях ослабления действия естественного отбора из-за увеличения генетического груза (вредных мутаций) в популяциях. Рождение детей с физическими и психическими пороками, общее снижение жизнеспособности новорожденных вследствие вредных мутаций составляют реальную опасность для современного человеческого общества. Темп возникновения мутаций у человека несколько увеличился вследствие загрязнения окружающей среды.

Изоляция как эволюционный фактор еще сравнительно недавно имела значение для человеческого общества. С развитием современного транспорта и массовой миграции людей остается все меньше генетически изолированных групп населения. Нарушение изоляционных барьеров способствует обогащению генофонда всего человечества.

Популяционные волны как фактор эволюции могли играть некоторую роль в прошлом, когда эпидемии холеры и чумы опустошали целые страны. Численность населения в европейских странах сокращалась в десятки раз, что могло привести к случайным, ненаправленным процессам изменения генофонда населения в отдельных районах.

Своеобразие эволюции рода Homo заключается в том, что биологические факторы постепенно утрачивали свое значение, уступая социальным факторам.

Вместе с тем зависимость функционирования организма человека от его биологических особенностей по-прежнему остается существенной. Например, прямохождение, характерное для человека, вызывает ряд *артефактов* (лат. arte — искусственно, factus — сделанный): внутренние

органы человека оказывают большое давление на стенку брюшной полости, вследствие чего возникают грыжи. Застойные явления в венах нижних конечностей человека приводят к их расширению (варикозная болезнь). Давление на свод стопы может привести к плоскостопию. При падении наиболее часты переломы и вывихи в области верхних и нижних конечностей. Особенно часто страдает ключица. Давление на поясничный отдел позвоночника часто приводит к уплощению межпозвоночных дисков, что обусловливает различные патологические последствия. Все эти явления также свидетельствуют об ослаблении действия естественного отбора на физические показатели современного человека.

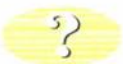
Возникший в процессе эволюции как часть животного мира, Человек разумный в результате общественно-исторического развития настолько выделился из природы, что его деятельность превратилась в мощную силу, преобразующую планету. Развитие науки и производства позволили человеку активно изменять природу. Техногенное вмешательство в природу привело ко многим катастрофическим последствиям (подробнее об этом будет сказано ниже, см. § 65).

Вопросы и задания

1. Что такое человеческие расы? На какие расы подразделяется вид Человек разумный?
2. В чем заключаются различия между человеческими расами? Докажите, что все расы принадлежат к одному виду — Homo sapiens.
3. Какие факторы относятся к движущим силам антропогенеза?
4. Какое значение имеют биологические факторы как движущие силы антропогенеза в настоящее время?
5. Какие факторы относятся к социальным факторам эволюции человека? Какое значение в эволюции человека играла трудовая деятельность? Какое значение в эволюции человека имел общественный характер жизни?

ЧЕЛОВЕК И ПРИРОДА

§ 65. Современный экологический кризис



Что представляет собой современная экологическая проблема?

Факторы деградации природной среды. Быстрое развитие различных отраслей промышленности и урбанизация привели к деградации природной среды. Порог допустимого возмущения окружающей среды был превышен в начале XX в., на что указывали оценки уровня потребления человечеством первичной биологической продукции (ресурсов живой природы).

Последствия современного технического прогресса обусловили потерю равновесия в природных системах. Современная проблема взаимоотношений природы и человека обнаружила разрыв между огромными возможностями производственной деятельности людей и ограниченными ресурсными и компенсаторными возможностями биосферы (рис. 98, 99).

Ученые выяснили, что, чем выше потребление природных ресурсов и, следовательно, чем больше энергетическая мощность конкретной страны, тем больший вклад она вносит в разрушение биосферы и деградацию окружающей среды. «Экологически неблагоприятные» страны практически не имеют территорий, занятых естественными природными биогеоценозами: лесами, болотами, лугами и др. К странам с наиболее высокой антропогенной нагрузкой на окружающую среду относятся Нидерланды, Германия, Япония.

Мировой океан и оставшиеся нетронутыми естественные территории, занятые главным образом лесами, взяли на себя нагрузку по стабилизации окружающей среды. В Северном полушарии таких стран осталось совсем немного. Это Россия и Канада, где сохранились самые крупные массивы высокопродуктивных лесов, и Алжир, где ненарушенными остались в основном малопродуктивные пустыни. В Южном полушарии наибольший вклад в стабилизацию состояния окружающей среды вносят влажные тропические леса Бразилии.

В настоящее время особо острой остается проблема интенсивного энергопотребления, поскольку использование источников энергии сопряжено с негативным воздействием на окружающую среду. С энергетической проблемой сходна проблема добычи и переработки сырьевых ресурсов. Доказано, что наиболее экологически опасно производство бумаги, цемента, стали и цветных металлов.

Сегодня к числу основных факторов деградации природной среды относятся:

- *рост потребления природных ресурсов.* Стремительный рост использования сырьевых ресурсов для природы разрушителен. Возникают тревожные вопросы: сохранилась ли природа где-либо в нетронутом виде? Когда и как будут ликвидированы горы отходов? Что делать с тоннами произведенного плутония, тысячами тонн кадмия, ртути, сотнями тысяч тонн свинца? Если в прошлые десятилетия экологическая политика была сконцентрирована в основном на проблемах загрязнения среды, возникающих в процессе промышленного производства, сегодня все более острой становится проблема отходов. В отличие от естественных природных экосистем, где производство и потребление пищевых ресурсов происходит по безотходному, почти замкнутому циклу, при

производстве человеком продуктов питания и товаров потребления образуются отходы. Ученые подсчитали, что для удовлетворения своих нужд человеку в год в среднем требуется около 20 т природного сырья, 90—95 % которого поступает в отходы. В прежние времена в природе отходы человеческой деятельности утилизировались (перерабатывались) благодаря механизмам саморегуляции экосистем. В настоящее время возможности биосферы к самоочищению и саморегуляции почти исчерпаны;

- *увеличение численности населения планеты при сокращении территорий, пригодных для проживания людей.* Численность населения в мире приближается к максимальным возможностям биосферы обеспечивать человечество продуктами питания и горючими ископаемыми. Согласно научным прогнозам, численность населения Земли в 2020—2025 гг. составит 10,7 млрд, а в 2040—2045 гг. — 13,5 млрд. С увеличением численности населения планеты сопряжена проблема стремительного роста городов. В конце XX в. доля городских жителей составила 47 % всего населения нашей планеты. Сосредоточение большого количества людей в городах часто сопровождается отрицательными явлениями (недостаток питьевой воды, ухудшение качества воздуха, чрезмерное шумовое загрязнение и др.);
- *деградация основных компонентов биосферы.* Выбросы в атмосферу сернистого газа и оксидов азота при сжигании ископаемого топлива (в особенности каменного угля) порождают так называемые кислотные дожди, которые крайне отрицательно воздействуют на растительность, почвы и водоемы. Помимо химического загрязнения воздуха, причина деградации лесных биогеоценозов заключается в лесных пожарах, имеющих в основном антропогенное происхождение. Загрязнение водных экосистем — следствие интенсивного гидротехнического строительства, загрязнения почвы и воздушной среды. Существенным загрязнителем водных объектов является сельское хозяйство, стоки которого определяют загрязнение водоемов фосфатами, нитратами и пестицидами;
- *сокращение биологического разнообразия, связанное со снижением способности природы к саморегуляции.* Биологическое разнообразие сосредоточено главным образом в бассейне Средиземного моря и гор Кавказа, в тропических лесах Южной Америки и Африки. Разрушение естественных экосистем (лесов, болот) вследствие замены их агроценозами или их промышленного использования приводит к полному уничтожению естественной растительности и животного мира (рис. 99). Биоразнообразие как фактор устойчивости биосферы обусловливает необходимость экстренных мер по его охране;

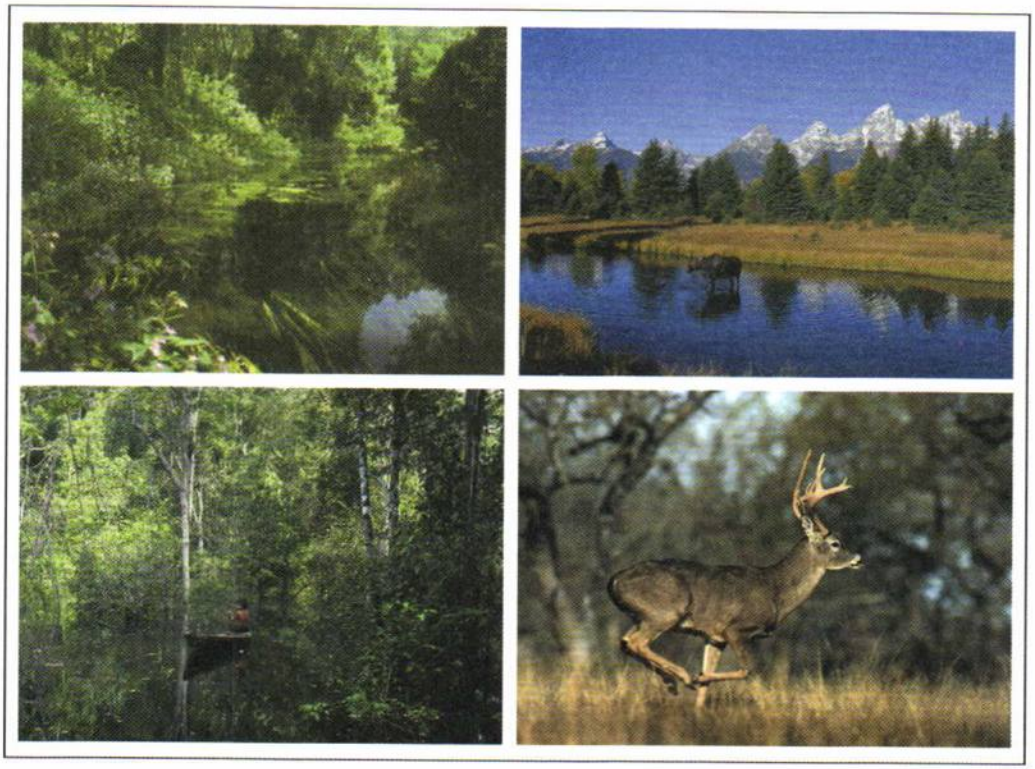


Рис. 98. Природа — общечеловеческая ценность

- *возможные изменения климата и истощение озонового слоя Земли.* Дальнейшее продолжение выбросов в атмосферу так называемых парниковых газов (прежде всего углекислого газа) приведет к быстрому повышению средней температуры воздуха (у поверхности Земли). Наиболее эффективные меры преодоления причин изменения климата — сокращение промышленных выбросов углекислого газа, сохранение тропических лесов и повсеместное восстановление утраченных лесов. Благодаря спутниковым наблюдениям обнаружен спад общего содержания озона в стратосфере. Это усиливает биологически активную ультрафиолетовую радиацию и отрицательно воздействует на экосистемы и человека;
- *возрастание экологического ущерба от стихийных бедствий и техногенных катастроф.* Серьезно дестабилизируют экологическую обстановку

Рис. 99. Потребительское отношение к природе — причина современного экологического кризиса

на планете землетрясения, ураганы, наводнения, обусловленные как природными причинами, так и антропогенными.

Источниками современных экологических проблем становятся такие особенности социально-экономического развития, как применение экологически вредных технологий, а также вынужденность развивающихся стран решать свои экономические задачи за счет неумеренной эксплуатации природных ресурсов. Острые противоречия между обществом и природой обусловили сущность современных экологических проблем. В настоящее время ученые уделяют особое внимание проблеме кислотных осадков, наносящих вред живым организмам и вызывающих разрушение металлических конструкций, архитектурных памятников и жилых зданий. Доказано, что кислотные дожди способствуют заметному снижению иммунитета человека к простудным заболеваниям.

Серьезную экологическую опасность представляет разрушение почвенного покрова. Ежегодно в результате эрозии сельскохозяйственных угодий уносится 26 млрд т почвы. Вследствие нерационального землепользования ежегодно теряется 6 млн га пахотных земель.

Другая экологическая проблема связана с деградацией водных экосистем. На нашей планете тысячи озер биологически мертвые, еще тысячи находятся на стадии вымирания. В связи с этим имеется дефицит чистой питьевой воды, отмечено ухудшение качества подземных вод.

Изменение экологического качества среды обитания обусловило исчезновение многих видов растений, животных, грибов, микроорганизмов.

Ухудшение качества окружающей среды сказывается на здоровье людей. К показателям здоровья населения в целом относятся: средняя продолжительность жизни, общая смертность (особенно детская), обеспеченность продуктами питания и прививками от инфекционных болезней. Загрязнение воды — причина массовых случаев ежегодных желудочно-кишечных заболеваний. Опасное воздействие на дыхательные пути оказывает аэрозольное загрязнение воздуха.

Экологические проблемы проявляются на локальном, региональном и глобальном уровнях. Единство этих уровней определяется целостностью биосферы и, что очень важно, возросшей ответственностью человека за ее будущее.

Академик А. Д. Сахаров, говоря о неизбежности технического прогресса, отмечал: «Я верю, что человечество найдет разумное решение сложной задачи осуществления грандиозного, необходимого и неизбежного прогресса с сохранением человеческого в человеке и природного в природе».

Вопросы и задания

1. В чем состоят основные причины конфликта между природой и обществом?
2. Почему добыча природных ископаемых вызывает деградацию окружающей среды?
3. Охарактеризуйте современный экологический кризис.
4. Сравните рис. 97 и 98. Какое можно сделать заключение?

§ 66. Пути преодоления современного экологического кризиса

Какие меры могут приостановить современный экологический кризис?

Политика в области охраны окружающей среды. За всю долгую историю развития цивилизации только в XX в. созрело понимание важности охраны окружающей среды. Так, первые меры по снижению загрязнения атмосферы, обеспечивающие ликвидацию смогов, были приняты в Великобритании. В США и ряде других стран было запрещено применение пестицидов

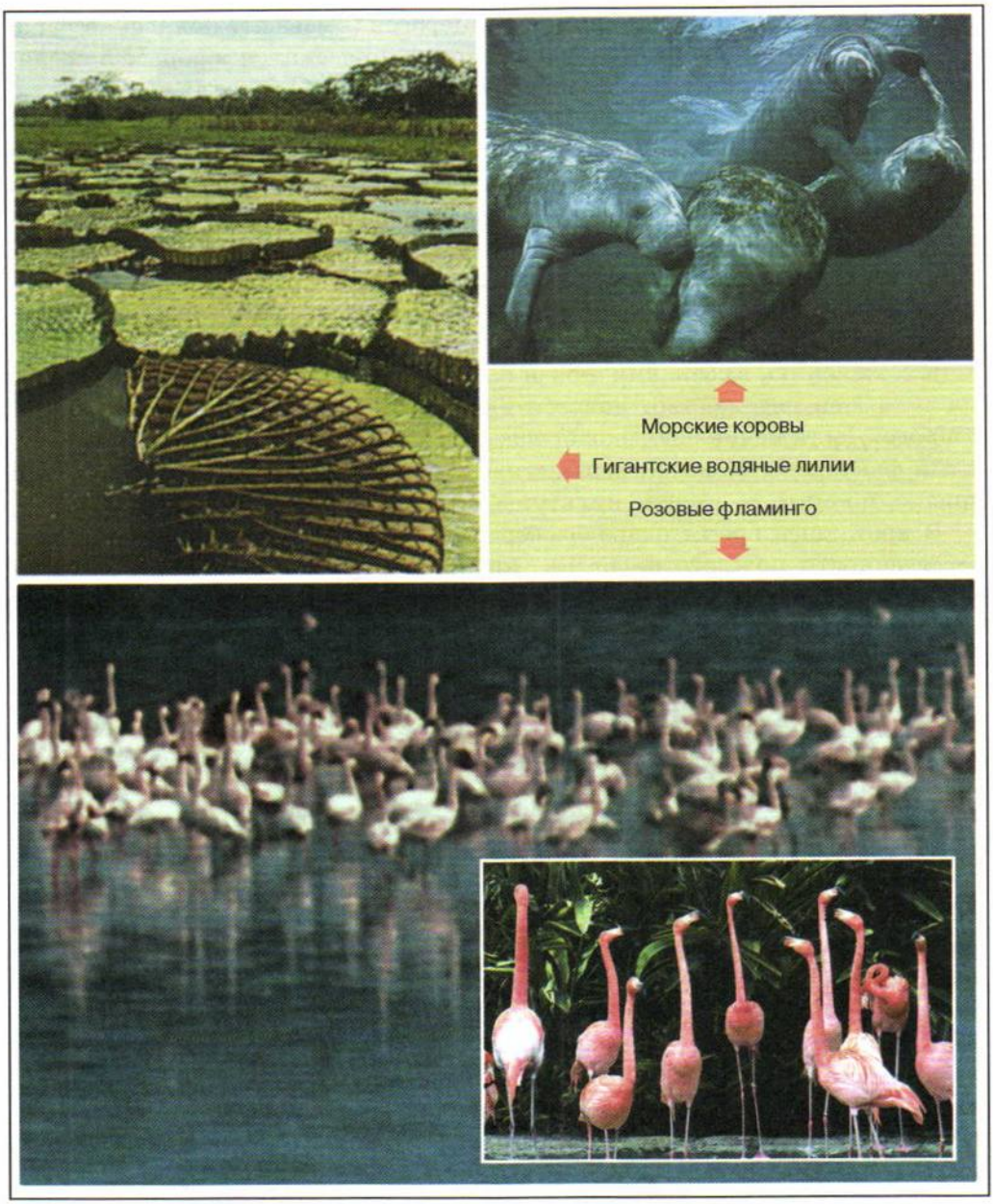


Рис. 100. Объекты природы, имеющие уникальную эстетическую ценность

и ДДТ — сильнодействующий яд и канцероген (вызывает появление раковых заболеваний), который раньше широко применялся в борьбе с вредителями лесного и сельского хозяйства.

Для Западной Европы уже в 1970 г., как наиболее важные, были названы проблемы защиты природы и снижения уровня загрязнения окружающей среды. Франция стала первой страной Европейского сообщества, где было создано Министерство по охране окружающей среды. В ФРГ в 1971 г. была принята федеральная программа защиты окружающей среды. Ее основные принципы: загрязняющий среду платит; превентивность (от лат. praeventus — предупреждающий, предохранительный) мер борьбы с загрязнениями; межведомственное сотрудничество в деле охраны окружающей среды.

К сожалению, в сознании людей различных слоев населения чаще всего проявляются невежество, потребительское и хищническое отношение к природе. Достижение цели экологического возрождения затруднено кризисными факторами во всех сферах жизни нашего общества. Экологический кризис, по сути, — кризис культуры.

В настоящее время назрела острая необходимость экологической ответственности каждого человека, проявляющейся в ответственности за состояние природного окружения. Экологическая ответственность также включает в себя заботу о своем здоровье и здоровье других людей как особой общечеловеческой ценности.

Впервые о необходимости защиты природы и рациональном использовании природных ресурсов на международном уровне было заявлено в 1972 г. на Первой всемирной встрече по окружающей среде, которая состоялась в Стокгольме.

Концепция устойчивого развития. В 1983 г. в связи с Конференцией ООН была создана Всемирная комиссия по окружающей среде и развитию. В докладе этой комиссии впервые дано определение понятию *устойчивое развитие*: «Устойчивое развитие — это такое развитие, которое удовлетворяет потребности настоящего времени, но не ставит под угрозу способность будущих поколений удовлетворять свои собственные потребности».

Концепция устойчивого развития первоначально возникла в государствах Западной Европы, а в конце XX в. распространилась в большинстве стран мира.

В Концепции устойчивого развития признавалась необходимость комплексного решения экологических проблем с привлечением к сотрудничеству национальных правительств, неправительственных организаций, представителей бизнеса и местных властей, ученых и т. д.

После Конференции ООН в Рио-де-Жанейро (1992) движение по устойчивому развитию приобрело мощный импульс. Важнейшим событием явилась Всемирная встреча на высшем уровне по устойчивому развитию в 2002 г. (Йоханнесбург, Южно-Африканская Республика), на которой была принята Йоханнесбургская декларация. В ней подтверждалась приверженность народов мира устойчивому развитию, строительству гуманного, справедливого глобального общества, подчеркивалось важное значение для устойчивого развития охраны окружающей среды и социально-экономического благополучия. Особо отмечалось нарастание ущерба окружающей среде (уменьшение биоразнообразия, истощение природных ресурсов, опустынивание, изменение климата, стихийные бедствия). В декларации было заявлено о создании возможностей для удовлетворения потребностей людей в чистой воде, энергии, в сохранении здоровья, продовольственной безопасности и охране биологического разнообразия; отмечалась важность для цивилизации всего мира диалога и сотрудничества, независимо от расы, религии, языка, культуры и традиций народов.

Устойчивое развитие Российской Федерации. В России, как и в других государствах, в соответствии с решением Конференции ООН по устойчивому развитию, началась разработка стратегии устойчивого развития страны. Первым документом в этом направлении явилась Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию.

В Концепции перехода России к устойчивому развитию сформулированы его задачи: обеспечение стабилизации экологической ситуации; коренное улучшение состояния окружающей среды на основе экологизации экономической деятельности.

Предусмотрено также ведение хозяйственной деятельности благодаря массовому внедрению энергосберегающих и ресурсосберегающих технологий, целенаправленных изменений структуры экономики, личного и общественного потребления, создание соответствующей системы воспитания и обучения.

Устойчивое развитие России, высокое качество жизни и здоровья ее населения, а также национальная безопасность могут быть обеспечены только при условии сохранения соответствующего качества окружающей среды.

Россия играет ключевую роль в поддержании глобальных функций биосферы, так как на ее обширных территориях, занятых различными природными экосистемами, представлена значительная часть биоразнообразия Земли.

Современная позиция нашего государства изложена в *Экологической доктрине*. В ней определены цели, направления, задачи и принципы проведения в РФ единой государственной политики в области экологии на долгосрочный период. Экологическая доктрина базируется на Конституции Российской Федерации, федеральных законах, международных договорах нашей страны в области охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов. В статье 58 Конституции Российской Федерации отмечено: «Каждый обязан сохранять природу и окружающую среду, бережно относиться к природным богатствам».

Стратегические цели государственной политики в области экологии — сохранить природные системы, поддержать их целостность и жизнеобеспечивающие функции; повысить качество жизни; улучшить здоровье населения и демографическую ситуацию, обеспечить экологическую безопасность страны.

Глобальные экологические проблемы, четко обозначившиеся на рубеже XX—XXI вв., поставили современную цивилизацию на грань самоуничтожения. Ответная реакция общества на деградацию природной среды проявилась в глобальной тенденции развития современного мира — *экологизации*, т. е. проникновении экологических идей в науку, технику, культуру, политику.

Краткий, но глубокий анализ экологического кризиса, который может перерасти в глобальную катастрофу, представил академик Н. Н. Моисеев в своей последней книге «Быть или не быть... человечеству?». Главное послание этой книги состоит в том, что если человечество в ближайшее время кардинально не изменит своего отношения к природе в планетарном масштабе, то уже к середине XXI в. на Земле создадутся такие условия, при которых существование человека станет невозможным: «Если Человек не найдет нужного ключа к своим взаимоотношениям с Природой, то он обречен на погибель».

Ученый считал, что главная особенность современного исторического этапа состоит в том, что для продолжения своей истории человеку необходимо научиться согласовывать не только свою локальную, но и глобальную деятельность с возможностями природы. Исследование экологической проблемы привело Н. Н. Моисеева к серьезнейшим теоретическим, философским и мировоззренческим выводам: «Человек должен осознать свою принадлежность не только к своей семье, стране, нации, но и ко всему планетарному сообществу. Он должен почувствовать себя членом этого сообщества. Принять на себя ответственность за судьбу всего человечества,

за жизни чужих ему и далеких от него людей. Человек должен научиться по-иному относиться к Природе, отказаться от опасной иллюзии господства над ней и научиться жить, следуя законам Природы».

Вопросы и задания

1. Какие основные идеи лежат в основе устойчивого развития?
2. Предложите возможные меры по сохранению окружающей среды в масштабах вашего города (района, поселка, села).
3. Попытайтесь ответить на вопрос: почему природа, жизнь и здоровье относятся к общечеловеческим ценностям?

ЛАБОРАТОРНЫЕ РАБОТЫ

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 1

Ферментативное расщепление пероксида водорода в клетках листьев растений

Цель работы: изучая активность фермента пероксидазы при нормальных условиях и при воздействии различных агрессивных агентов, доказать его белковое происхождение; убедиться в универсальном значении пероксидазы при освобождении от яда пероксида водорода (H_2O_2) в различных растительных организмах.

Оборудование: школьный световой микроскоп, покровные и предметные стекла, пинцет, препаровальная игла, ледяная уксусная кислота, вода комнатной температуры, вода температуры кипения +100 °С или спиртовка, 96%-ный спирт, 3%-ный пероксид водорода.

Материал для работы: листья аквариумного растения элодеи (или традесканции, пеларгонии и др.).

Ход работы

1. Положите лист элодеи на предметное стекло, нанесите на лист каплю пероксида водорода, закройте покровным стеклом и рассмотрите препарат под микроскопом.

2. Положите лист элодеи на предметное стекло, нанесите на лист несколько капель ледяной уксусной кислоты, затем каплю пероксида водорода, закройте покровным стеклом и рассмотрите препарат под микроскопом.

3. Подержите лист элодеи несколько секунд в кипящей воде, а затем положите на предметное стекло, нанесите на лист каплю пероксида водорода, закройте покровным стеклом и рассмотрите препарат под микроскопом.

4. Подержите лист элодеи несколько секунд в воде комнатной температуры, нанесите на него каплю пероксида водорода, закройте покровным стеклом и рассмотрите препарат под микроскопом.

5. Положите лист элодеи на предметное стекло, нанесите на лист несколько капель 96%-ного этилового спирта, затем каплю пероксида водорода, закройте покровным стеклом и рассмотрите препарат под микроскопом.

6. Результаты работы по каждому пункту задания занесите в таблицу.

Каталитический эффект	Предварительная обработка реактивами			
	ледяной уксусной кислотой	водой температуры кипения +100 °С	водой комнатной температуры	96%-ным этиловым спиртом
Реакция расщепления				

7. *Сделайте вывод* об условиях работы пероксидазы. Повторите опыт по каждому пункту задания, используя лист другого растения.

КЛЕТОЧНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №2

Наблюдение плазмолиза и деплазмолиза в живых растительных клетках

Цель работы: убедиться опытным путем в проницаемости клеточной мембраны; в наличии существенных признаков клетки как живой системы — плазмолиза и деплазмолиза.

Оборудование: школьный световой микроскоп, предметные и покровные стекла, раствор хлорида натрия (5%-ный NaCl), дистиллированная вода, полоски фильтровальной бумаги, пипетки, препаровальная игла, скальпель (бритва), спиртовая настойка йода.

Материал для работы: головки репчатого лука, листья аквариумного растения элодеи.

Ход работы

1. Снимите пинцетом эпидермис чешуи луковицы. Приготовьте микропрепарат, поместив кусочек эпидермиса на предметное стекло в каплю воды. Добавьте каплю спиртовой настойки йода. Приготовьте микропрепарат элодеи, поместив один ее лист в каплю воды на предметное стекло. Накройте оба микропрепарата покровными стеклами.
2. Рассмотрите препараты при малом и большом увеличениях микроскопа. Обратите внимание на оболочку клетки, ядро, цитоплазму.
3. Зарисуйте строение клетки.
4. С одной стороны покровного стекла каждого микропрепарата добавьте каплю 5%-ного раствора хлорида натрия (NaCl), а с другой стороны полоской фильтровальной бумаги «оттяните» воду.

5. Рассмотрите микропрепараты при малом и большом увеличениях микроскопа. Зарисуйте наблюдаемое явление — постепенное отставание цитоплазмы от оболочки клетки (плазмолиз). Объясните причину плазмолиза.

6. Замените в микропрепарате солевой раствор на дистиллированную воду (нанесите несколько капель дистиллированной воды с одной стороны покровного стекла, с другой стороны фильтровальной бумагой «оттяните» воду, смывая плазмолизирующий раствор).

7. Наблюдайте восстановление тургора (напряжения) в клетках в результате постепенного возвращения цитоплазмы к оболочке клеток. Сделайте рисунок. Объясните причину деплазмолиза.

8. Занесите результаты наблюдений в таблицу.

Объект наблюдения	Что наблюдали под действием			Выводы по результатам наблюдений
	подкрашенной воды	хлорида натрия (5%-ного NaCl)	дистиллированной воды	
Микропрепарат клеток эпидермиса лука Микропрепарат клеток листа элодеи				

9. *Ответьте на вопрос:* какие функции плазматической мембраны выявлены при наблюдении явлений плазмолиза и деплазмолиза?

10. *Сделайте выводы.*

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №3

Клеточные включения растительной клетки (на примере крахмальных зерен картофеля)

Цель работы: изучить формы микроскопического строения крахмальных зерен, характерных для отдельных групп растений; сформировать представление о способах обнаружения крахмала.

Оборудование: школьный световой микроскоп, предметные и покровные стекла, скальпель или перочинный нож, дистиллированная вода, кристаллический йод или аптечная настойка йода.

Материал для работы: клубни картофеля.

Ход работы

1. Возьмите предметное стекло и нанесите на него каплю воды. Скальпелем или перочинным ножом разрежьте клубень картофеля, соскоблите с поверхности очень небольшое количество мучнистого сока. Смойте

беловатый налет в каплю воды на предметное стекло. Накройте препарат покровным стеклом, рассмотрите его под малым и под большим увеличениями микроскопа.

2. Зарисуйте увиденное под микроскопом в тетради.

3. Нанесите каплю раствора йода (йодида калия) или разведенной водой настойки йода на препарат, аккуратно приподняв покровное стекло.

4. Опишите увиденное под микроскопом. Зарисуйте в тетради.

5. *Сделайте вывод.*

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №4

Строение растительной, животной и грибной клеток

Цель работы: познакомиться с многообразием клеток, их морфологическими особенностями, определяющими функции; убедиться в принципиальном единстве их строения.

Оборудование: микроскопы, лупы; раздаточные подносы на каждый стол с набором предметных и покровных стекол, препаровальных игл, скальпелей, пинцетов, пипеток; слабый раствор йода и раствор синих чернил, кусочки фильтровальной бумаги, чистая вода и сосуд для промывания стекол.

Материал для работы: головки репчатого лука, клубни картофеля, листья элодеи, гриб-мукор; готовые микропрепараты одноклеточных организмов, растительных и животных тканей.

Ход работы

1. Работа может быть выполнена по нескольким вариантам в зависимости от наличия времени. Результаты наблюдений фиксируйте в таблице.

Рассматриваемый объект	Особенности		Черты		Выводы	
	строения	функций	сходства	различия	о взаимосвязи строения и функций	о едином плане строения
			в общем плане строения клетки			

1. Приготовление препарата грибных клеток:

— нанесите на предметное стекло каплю подкрашенной воды;

— осторожно на кончике препаровальной иглы перенесите мицелий гриба в каплю воды на предметном стекле, расправьте грибные нити;

— накройте объект покровным стеклом;

— поместите препарат на предметный столик микроскопа и рассмотрите его сначала при малом, а затем при большом увеличении.

Ответьте на вопросы: какое строение имеют клетки мицелия? Какие клеточные структуры вы наблюдали?

2. Приготовление препарата кожицы лука:

— из кожицы лука вырежьте небольшой кусочек, снимите с него пинцетом часть эпидермиса и положите в каплю подкрашенной йодом воды на предметное стекло;

— расправьте препарат иглой и накройте покровным стеклом, удалите избыток воды фильтровальной бумагой;

— рассмотрите приготовленный препарат сначала под малым, а затем под большим увеличением.

Ответьте на вопросы: какие клеточные структуры вы наблюдали? Каковы особенности строения клеток кожицы лука?

3. Приготовление препарата клеток клубня картофеля:

— со среза клубня картофеля соскоблите препаровальной иглой немного мякоти;

— поместите мякоть на предметное стекло в каплю воды, окрашенную слабым раствором йода, удалите избыток воды фильтровальной бумагой и накройте покровным стеклом;

— рассмотрите под малым увеличением микроскопа приготовленный препарат;

— найдите зерна запасного крахмала и зарисуйте их.

Ответьте на вопрос: каково значение клеточных включений в жизни организма?

4. Рассматривание под микроскопом готовых микропрепаратов одноклеточных организмов, растительных и животных тканей:

— рассмотрите микропрепарат одноклеточного организма: амебы, инфузории, эвглены;

— определите черты сходства и различия данного одноклеточного организма с общим планом строения клетки;

— рассмотрите готовые микропрепараты эпителиальной, костной и мышечной ткани. В чем их сходство и различие?

Сделайте выводы.

ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №5

Критерии биологического вида

Цель работы: на конкретных примерах научиться распознавать некоторые критерии вида и определять виды.

Оборудование: самодельные карточки, содержащие краткий определитель, информацию о среде обитания, физиологических особенностях и распространении конкретных видов растений.

Материал для работы: гербарные экземпляры видов растений (лютики, герани или фиалки), относящихся к одному роду.

Ход работы

1. Определите выданные вам виды растений, запишите в таблице название вида, который вы определили, и его номер на гербарном листе.
2. Прочитайте в карточке сведения о среде обитания вида и дайте характеристику экологического критерия.
3. Найдите сведения о сроках размножения, цветения и раскройте физиологический критерий.
4. Найдите в карточке сведения об ареале вида и составьте описание его географического критерия.
5. Результаты работы по каждому пункту занесите в таблицу.

Вид растения	Морфологический критерий	Экологический критерий	Физиологический критерий	Географический критерий

6. *Сделайте вывод* о критериях, которыми вы руководствовались при определении видов.

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №6

Описание фенотипов местных сортов культурных растений

Цель работы: познакомиться с местными сортами злаковых, овощных или плодовых культур, убедиться в их фенотипических особенностях как следствии направленной селекционной работы.

Оборудование: раздаточные подносы, пинцеты, лупы, препаровальные иглы, листы белой бумаги, таблицы, рисунки и фотографии растений различных сортов.

Материал для работы: гербарии и коллекции растений разных сортов, выведенных массовым отбором (овес Шетиловский, пшеница Мельтурум 120, подсолнечник Пионер Сибири, Омский скороспелый) и индивидуальным отбором (овес Золотой дождь, Победа, пшеница Шехурдина 062 и 0329, Еремеева, Украинка, подсолнечник 631); сорта, выведенные гибридизацией и индивидуальным отбором — озимая пшеница (Безостая 1, Аврора, Кавказ, Мироновская 808, Юбилейная 50, Харьковская 63, Ильичевка), яровая пшеница (Саратовская 29, 36, 210), мягкая пшеница (Грехум 114); сорта подсолнечника, выведенные академиком В. С. Пустовойтом; гибридные сорта кукурузы (Днепропетровская, Грушевская и др.); местные сорта злаковых и овощных культур.

Ход работы

Работа может выполняться в нескольких вариантах в зависимости от ее целей и наличия раздаточного материала. Результаты наблюдений запишите в таблицу.

1. *Знакомство с методами селекции растений.* Еще раз изучите материал учебника о задачах, методах селекции растений и ее достижениях в нашей стране. По результатам работы заполните таблицу.

Метод селекции	При каких формах опыления осуществляется размножение	Генетический эффект
Массовый отбор Индивидуальный отбор Гибридизация		

Ответьте на вопросы: от чего зависят методы отбора? Когда в селекционной практике используют различные методы: массовый отбор, индивидуальный отбор, гибридизацию?

2. *Знакомство с фенотипическими признаками коллекционных сортов.* Внимательно ознакомьтесь с предложенным вам раздаточным материалом.

Определите фенотипические признаки, характеризующие продуктивность сорта.

Результаты наблюдений запишите в таблицу.

Культура	Фенотипические признаки		Причины распространения культур	Вывод в ходе сравнения
	высокоурожайных коллекционных сортов	местных сортов		

3. *Знакомство с фенотипическими признаками местных сортов.* Внимательно ознакомьтесь с предложенными вам местными сортами злаковых или овощных культур.

Определите фенотипические признаки, характеризующие продуктивность данных сортов.

Сравните данные сорта, характеризующие эти признаки, с характеристикой продуктивности коллекционных высокоурожайных сортов.

Результаты наблюдений запишите в таблицу.

Обоснуйте, почему многие высокопродуктивные сорта не находят распространения в вашей местности.

Ответьте на вопрос: в каком поколении эффект гетерозиса наиболее высокий и почему? Обоснуйте причину экономической выгоды посевов гибридными семенами, а не чистосортными. Какое значение для практики селекции растений имеет учение Н. И. Вавилова о центрах многообразия и происхождения культурных растений?

Сделайте вывод.

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 7

Приспособленность организмов к условиям среды обитания и ее относительный характер

Цель работы: рассмотреть примеры приспособленности организмов к среде обитания, использовать знания о движущих силах эволюции для объяснения механизма возникновения приспособленности.

Материал для работы: гербарные экземпляры растений, коллекции насекомых, иллюстрирующие приспособленность организмов к среде обитания.

Ход работы

Внимательно рассмотрите экземпляры растений или животных, выясните их видовую принадлежность.

Укажите черты приспособленности к условиям среды обитания изучаемых объектов.

Опишите с позиций учения о движущих силах эволюции возможный путь возникновения какой-либо приспособительной черты.

Докажите ее относительность.

Результаты работы занесите в таблицу.

Растение или животное	Условия среды обитания	Черты приспособленности	Механизм возникновения приспособления	Относительный характер приспособленности

Сделайте вывод.

ЧЕЛОВЕК И ПРИРОДА

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №8

Определение признаков негативного антропогенного воздействия на почвы

Цель работы: ознакомиться с различными антропогенными нарушениями на знакомом участке местности; предложить меры, обеспечивающие снижение антропогенных воздействий на почву.

Оборудование: карта (план, схема) местности.

Ход работы

1. Выберите хорошо знакомый вам участок местности (вблизи школы, места жительства, отдыха).

2. Укажите виды антропогенных нарушений почвы, заполнив соответствующие графы в таблице.

Нарушение	В чем выражается нарушение
Сельскохозяйственное	Перекрытие почвенного профиля (укажите в чем)
Лесохозяйственное	Эрозия почв (ветровая, водная)
Промышленное	Механическое нарушение (уплотнение, переувлажнение, иссушение), замусоривание, пожарища и др.
Строительное	Загрязнение почв (засоление, закисление, загрязнение нефтепродуктами, удобрениями, тяжелыми металлами и др.)
Транспортное	Уплотнение почвенного слоя
Рекреационное	Уплотнение, замусоривание, пирогенные нарушения

Опишите, по возможности подробнее, нарушения почв.

Нарушения	Описание нарушений
Площадь распространения	Форма участка, протяженность, ширина, общая площадь и т. д.
Признаки выявленных нарушений	В чем выражаются нарушения?
Стадия нарушения	Начальная, развитая, сильная, катастрофическая и др.
Вид воздействий, ставших причиной нарушений	Укажите вид воздействия
Характер воздействий (по интенсивности и продолжительности)	Низкое, среднее, высокое, очень высокое; продолжительное, периодическое (подчеркните нужное)
Влияние на природный комплекс	В чем выражается влияние?

3. Приложите к описанию иллюстративный материал: карты, схемы, фотографии, зарисовки, образцы природных объектов и др.

4. Нанесите на карту (план, схему) отметки об антропогенном нарушении почв местности (используйте данные о местности: наименование населенных пунктов, улиц, дорог, рек, ориентиров и т. д.).

5. Сформулируйте предложения по снижению антропогенных воздействий на почву.

6. *Сделайте выводы.*

Предметный указатель

Автотрофы 83
Агроценоз 151
Адаптация 116, 268
Аллельные гены (аллели) 181
Анализирующее скрещивание 187
Анаэробы 53
Антеридии 103
Антропогенез 289
Антропология 6
Ароморфоз 279
Архегонии 103
АТФ (аденозинтрифосфорная кислота) 27
Аутосомы 49, 195
Аэробы 53

Бактерии 50
Белки 19—23
Биогенетический закон 283
Биогеоценоз 139
Биологическая эволюция 247
Биологический круговорот веществ 147
Биологический прогресс 278
Биологический регресс 279
Биология развития 106
Биоразнообразие 130
Биосинтез белка 69
Биосфера 162, 164
Биотехнология 7, 231
Биоценоз 137
Борьба за существование 251, 253
Ботаника 6

Варианта 203
Вариационная кривая 203
Вариационный ряд 203
Вид 123
Видообразование 275, 277
Вирусология 6
Вирусы 54
Включения клетки 42
Внутривидовая гибридизация 227

Газообмен 87
Гамета 97
Гаметангии 103
Гаметогенез 99
Ген 66
Генетика 174
Генетический код 67
Генная инженерия 233
Геном 205
Генотип 179, 199
Генофонд 259
Гермафродитизм 98
Гетерозигота 181
Гетерозис 227
Гетеротрофы 83
Гибридизация 178
Гибриды 178
Гипотеза чистоты гамет 181
Гистология 6
Гомеостаз 13, 82, 147, 168
Гомозигота 181

Движущие силы эволюции 249, 260
Денатурация 20
Дигибридное скрещивание 183
Доминантный признак 179
Доминирование 186
Дрейф генов 262
Дыхание 87

Естественный отбор 251, 255, 265, 267

Заказники 159
Закон гомологических рядов наследственной изменчивости 209
Закон зародышевого сходства 283
Закон независимого комбинирования признаков (независимого наследования) 185
Закон расщепления 179
Закон сцепленного наследования 192
Заповедники 158
Зигота 97
Зоология 6

Идиоадаптации 279
Изменчивость 13, 174, 251
Изоляция 262
Интерфаза 73
Искусственный отбор 253

Клетка 29
Клеточная инженерия 232
Клеточное дыхание 61, 87
Клеточный матрикс 39
Клеточный центр 45
Клеточный цикл 73
Клонирование 232
Комплекс Гольджи 41
Конкуренция 117
Консументы 141
Конъюгация 77
Критерии вида 124
Кроссинговер 77

Лизосомы 41
Локус 192

Макроэволюция 278
Макроэлементы 15
Матричный синтез 72
Мезодерма 108
Мейоз 77
Методы биологической науки 7
Методы генетики 176
Методы генетики человека 213
Микология 6
Микробиологический синтез 231
Микробиология 6
Микротом 31
Микротрубочки 45
Микрофиламенты 45
Микроэволюция 274
Микроэлементы 15
Митоз 74
Митохондрии 43
Модификационная изменчивость 201
Молекулярная биология 6, 24
Мониторинг 157
Моногибридное скрещивание 179
Моносахариды 17
Мутагенез 207
Мутагены 207
Мутации 205
Мутационный процесс 260

Надмембранный комплекс 33, 36
Наследственность 13, 174
Натриево-калиевый насос 37
Национальные парки 159
Норма реакции 203
Нуклеиновые кислоты 23, 24—27
Нуклеотид 24

Общая дегенерация 281
Овогенез 101
Олигосахариды 18
Онтогенез 106
Оплодотворение двойное 104
Оплодотворение 101
— наружное 102
— внутреннее 102
Орган 81

Органоиды 39
Отдаленная гибридизация 229
Охраняемые природные территории 158

Палеонтология 6
Паразитизм 117
Партеногенез 97
Переходные формы 283
Пиноцитоз 38
Пищеварительные вакуоли 41
Плазмиды 51
Пластиды 43
Пластический обмен 58
Подмембранный комплекс 37
Полиплоидия 205, 227
Полисахариды 18
Половые хромосомы 49, 195
Популяционные волны 260
Популяция 125, 259
Почкование 96
Правило единообразия гибридов первого поколения 179
Признаки, сцепленные с полом 197
Принцип комплементарности 26
Продуценты 139
Прокариоты 50

Развитие непрямое 110
Развитие прямое 110
Раздражимость 13
Размножение бесполое 94
— деление клеток 96
— спорообразование 96
— почкование 96
— размножение фрагментами 96
— вегетативное размножение 96
Размножение половое 97
Расы 295
Регуляция гуморальная 81
Регуляция нервная 81
Редуценты 141

Репликация ДНК 26
Рецессивный признак 179
Рибосомы 39

Саморегуляция 13
Селекция 222
Сети питания 145
Синтетическая теория эволюции (СТЭ) 257
Сперматогенез 99
Спорообразование 96
Среды жизни 118
Статистическая закономерность модификационной изменчивости 203
Сукцессия 149
Сцепление генов 190
Сцепленное наследование 190

Тилакоиды 45, 62
Ткань 14, 81
Трансгенные сорта 234
Транскрипция 69
Трансляция 71
Триплетность 68
Трофический уровень 141

Ультрамикроэлементы 16
Урбоценоз 153
Уровни организации живого 14

Фаги 56
Фагоцитоз 38
Факторы среды 114
Фенотип 179
Филогенетические ряды 283
Фотосинтез 62
Фотосинтетики 83
Функции живого вещества 166

Хемосинтез 65
Хемосинтетики 83

Хищничество 117
Хроматин 26, 46
Хромосомная инженерия 233
Хромосомная теория наследственности 192
Хромосомы 26, 48

Цепи питания 141
Цитокинез 76
Цитология 6, 29
Цитоплазматическая мембрана 33
— молекулярное строение 35, 36
— функции 37, 38

Человеческие расы 295

Экологическая пирамида 146
Экология 121
Экосистема 137
Экскреция 91
Эктодерма 108
Эмбриология 6
Эндоплазматическая сеть (ЭПС) 41
Энергетический обмен 58
Энтодерма 108
Эукариоты 33

Ядерный аппарат клетки 46

Содержание

Старшеклассникам об учебнике 3

Введение

Биология как часть культуры 4
Биология как наука 4

Раздел I
УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВЫХ СИСТЕМ

Молекулярный уровень

§ 1. Основные свойства живой природы 12
§ 2. Химические элементы и неорганические вещества, входящие в состав клеток 15
§ 3. Органические вещества клетки: углеводы и липиды 17
§ 4. Органические вещества клетки: белки 19
§ 5. Органические вещества клетки: нуклеиновые кислоты и АТФ 23

Клеточный уровень

§ 6. Клеточная теория. Методы цитологии 29
§ 7. Строение клеток эукариот: поверхностный аппарат 33
§ 8. Цитоплазма: синтетический аппарат и аппарат внутриклеточного переваривания 39
§ 9. Цитоплазма: энергетический и опорно-сократительный аппараты 42
§ 10. Строение клетки: ядерный аппарат 46
§ 11. Прокариоты — доядерные организмы 50
§ 12. Вирусы — неклеточная форма жизни 54
§ 13. Обмен веществ и энергии в клетке. Энергетический обмен 58
§ 14. Фотосинтез — процесс пластического и энергетического обменов. Хемосинтез 62
§ 15. Ген и генетический код 66
§ 16. Биосинтез белков 69
§ 17. Клеточный цикл, его периоды 73
§ 18. Мейоз 77

Организменный уровень

§ 19. Организм как биологическая система 80
§ 20. Типы питания организмов. Минеральное питание 82
§ 21. Дыхание организмов. Газообмен 87
§ 22. Экскреция как процесс саморегуляции организма 91
§ 23. Размножение организмов 94
§ 24. Гаметогенез и оплодотворение 99
§ 25. Индивидуальное развитие организмов — онтогенез 106
§ 26. Организм и среда 114

Популяционно-видовой уровень

§ 27. Вид и его критерии 122
§ 28. Популяция — элементарная единица вида 125
§ 29. Разнообразие биологических видов 129

Биогеоценотический уровень

§ 30. Биогеоценоз, его состав и структура 137
§ 31. Функционирование биогеоценозов 146
§ 32. Развитие биогеоценозов 148
§ 33. Антропогенные экосистемы 151
§ 34. Охрана биогеоценозов как путь сохранения биоразнообразия 156

Биосферный уровень

§ 35. Биосфера как глобальная экосистема 162
§ 36. Биосферные функции живого вещества 166
§ 37. Гомеостаз биосферы 168

Раздел II
НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Закономерности наследственности

§ 38. Генетика как наука 174
§ 39. Закономерности наследования. Моногибридное скрещивание ... 177
§ 40. Дигибридное скрещивание 183
§ 41. Доминирование. Анализирующее скрещивание 186
§ 42. Сцепленное наследование. Хромосомная теория наследственности 190
§ 43. Генетика пола. Наследование, сцепленное с полом 194
§ 44. Генотип — целостная система 199

Закономерности изменчивости

§ 45. Модификационная изменчивость 201
§ 46. Наследственная изменчивость. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости 205

Генетика человека

§ 47. Генетика человека как наука 211
§ 48. Наследственные болезни человека 215
§ 49. Заболевания, связанные с наследственной предрасположенностью. Медико-генетическое консультирование 219

Генетика и селекция

§ 50. Основы селекции как науки 222
§ 51. Методы селекции растений, животных, микроорганизмов 226
§ 52. Биотехнология. Генная инженерия. 231

Раздел III
ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ
Представления о возникновении жизни. Эволюция органического мира

§ 53. Становление и развитие представлений о происхождении жизни 240
§ 54. История развития эволюционных идей 246
§ 55. Эволюционное учение Ч. Дарвина 250

Синтетическая теория эволюции

§ 56. Кризис дарвинизма. Формирование синтетической теории эволюции 256
§ 57. Популяция — элементарная единица эволюции. Движущие силы эволюции 258
§ 58. Естественный отбор — направляющий фактор эволюции 264
§ 59. Адаптации как результат действия естественного отбора 268

Микро- и макроэволюция

§ 60. Микроэволюция как процесс видообразования 274
§ 61. Макроэволюция как процесс формирования надвидовых таксонов 277
§ 62. Доказательства макроэволюции 282

Происхождение человека — антропогенез

§ 63. Антропогенез с точки зрения эволюции 288
§ 64. Особенности и единство современных рас человека 295

Человек и природа

§ 65. Современный экологический кризис 299
§ 66. Пути преодоления современного экологического кризиса 304

Лабораторные работы 310
Предметный указатель 320

Учебное издание

Андреева Наталья Дмитриевна

БИОЛОГИЯ
10—11 классы

УЧЕБНИК
для общеобразовательных учреждений
(базовый уровень)

Генеральный директор издательства *М. И. Безвиконная*
Главный редактор *К. И. Куровский*. Редактор *Л. А. Приходько*
Иллюстрации, оформление и художественное редактирование: *Т. С. Богданова*
Технический редактор *Г. З. Кузнецова*
Корректоры *Л. А. Ключникова, Л. С. Щербакова*
Компьютерная верстка и графика: *Е. Н. Подчепаева*

Формат 70×90 $^{1}/_{16}$. Бумага офсетная. Гарнитура «Школьная».
Печать офсетная. Усл. печ. л. 24,0.
Тираж 7000 экз. Заказ № 465

Издательство «Мнемозина». 105043, Москва, ул. 6-я Парковая, 29 б.
Тел.: 8 (499) 367 5418, 367 5627, 367 6781; факс: 8 (499) 165 9218.
E-mail: ioc@mnemozina.ru
www.mnemozina.ru

Магазин «Мнемозина»
(розничная и мелкооптовая продажа книг, «КНИГА — ПОЧТОЙ», «ИНТЕРНЕТ-магазин»).
105043, Москва, ул. 6-я Парковая, 29 б. Тел./факс: 8 (495) 783 8284; тел.: 8 (495) 783 8285.
E-mail: magazin@mnemozina.ru
www.mnemozina.ru

Торговый дом «Мнемозина» (оптовая продажа книг).
Тел./факс: 8 (495) 665 6031 (многоканальный).
E-mail: td@mnemozina.ru

Отпечатано в ООО «Чебоксарская типография № 1».
428019, г. Чебоксары, пр. И. Яковлева, 15.