

С.В.Межжерин, Я.А.Межжерина

БИОЛОГИЯ

УРОВЕНЬ СТАНДАРТА, АКАДЕМИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ



11

ББК 28.0я721
М43

*Рекомендовано Министерством образования и науки Украины
(Приказ от 16.03.2011 г. № 235)*

Научную экспертизу проводил Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины

Психолого-педагогическую экспертизу проводил Институт педагогики НАПН Украины

Переведено по изданию:

Межжерин С. В., Межжерина Я. О. Бюлопя : підруч. для 11 кл. загальноосвіт. навч. закл. : рівень стандарту, академ. рівень. – К. : Освіта, 2011.

Межжерин С. В.

М43 Биология : учеб. для 11 кл. общеобразоват. учеб. завед. : уровень стандарта, академ. уровень / С. В. Межжерин, Я. А. Межжерина. — К. : Освіта, 2011. — 336 с. : ил.

ISBN 978-966-04-0833-3.

ББК 28.0я721

ISBN 978-966-04-0833-9 (рос.)
ISBN 978-966-04-0830-2 (укр.)

© С. В. Межжерин, Я. А. Межжерина,
2011

© Перевод, С. В. Межжерин, 2011

© Издательство «Освіта», 2011
© Издательство «Освіта», художественное оформление, 2011

Дорогие друзья

В этом году вы будете изучать самые увлекательные, самые современные разделы биологии. Можно сказать, что все предыдущие годы изучения этого предмета были подготовкой к овладению курсом 11 класса. Только зная ботанику, зоологию, анатомию, физиологию и биохимию, вы сможете постигнуть науки XXI века: генетику и экологию.

Курс общей биологии поможет вам самостоятельно ориентироваться в том, что такое ГМО-продукты и насколько они опасны, расскажет о том, почему у кареглазых родителей рождаются голубоглазые дети, ознакомит с историей развития жизни на всей нашей планете. Вы сформируете собственное мнение о происхождении человека, выработаете принципиально новый — экологический взгляд на мир.

Общая биология — наука, дающая знания, без которых нельзя считать себя современным человеком, разбираться в сложных проблемах человечества XXI века.

Ушёл в историю XX век, который получил название информационного. По мнению учёных, XXI век станет веком биологии, биологической революции, генетики и экологии. Биология сегодня — это наука, формирующая мировоззрение, моральный взгляд на общечеловеческие ценности. Человечество вплотную подошло к пониманию того, что жизнь на Земле может быть уничтожена. Решить проблему выживания человечества на планете поможет, в частности, биология.

Авторы старались подать учебный материал интересно и не очень сложно.

Учебник предназначен ученикам общеобразовательных школ, которые изучают биологию на уровне стандарта и академическом уровне. Материал для изучения на академическом уровне выделен значком . Сведения, представляющие интерес для увлекающихся биологией, выделены другим (мелким) шрифтом.

Вопросы и задания рубрики «Как вы считаете?» предназначены для тех, кто интересуется биологией. Авторы составили эти задания так, чтобы пробудить интерес к предмету, стимулировать фантазию и научную интуицию.

Рубрика «Проверьте себя» предлагает вам вопросы и задания по содержанию параграфа. Она предназначена для самопроверки усвоенного материала.

«Лабораторные работы» помогут выработать навыки лабораторной практики, работы с биологическими объектами.

«Практические работы» — это задачи, которые содержат задания на исследование проявления основных биологических законов. Задачи по генетике помогут научиться определять, какое потомство родится у родителей с данными признаками, а задачи по экологии научат понимать соотношения между звеньями цепи под названием «жизнь».

Надеемся, вам будет интересно учиться по этому учебнику.

Удачи вам в освоении материала, Крепких знаний.
Желаем всем выпускникам успешно окончить школу и выбрать ту дорогу в жизни, о которой мечтаете!

Авторы

Раздел III

ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ ЖИЗНИ



тема 4.

РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ



§ 1.

ПОНЯТИЕ РАЗМНОЖЕНИЯ. БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Термины и понятия: размножение половое, бесполое, делением, вегетативное; бинарное деление; множественное деление; почкование; споры; стерильность.

Почему самовоспроизведение живых организмов называют размножением. Как известно, самовоспроизводство, то есть способность воссоздавать себе подобных, присуще всем без исключения живым существам и является одной из ключевых особенностей живой материи. Ведь никакой, даже самый совершенный, организм не может жить бесконечно долго, а потому непрерывность и преемственность жизни обеспечивается исключительно за счёт размножения — воспроизведения живых организмов, всегда связанного с увеличением их числа. Чем же обусловлена такая особенность воспроизведения живых существ? Дело в том, что все организмы размножаются частями или клетками собственного тела, из которых впоследствии развиваются новые организмы. Как известно, частей всегда больше целого, поэтому изначально потомство всегда многочисленнее родителей.

В том, что размножение происходит с увеличением числа особей, заложен особый смысл. Смерти от болезней и случайных причин, низкая жизнеспособность или стерильность (от лат. *стерилис* — бесплодный) отдельных особей автоматически обуславливают необходимость большего числа потомков, чем родителей. Если к этому добавить, что животные могут существовать исключительно за счёт поедания растений и других животных и сами при этом служат пищей для ряда организмов (паразитов, болезнетворных бактерий, простейших и грибов), то просто необходимо, чтобы в каждом новом поколении численность потомков во много раз превышала численность родительских особей. Ведь иначе возможна ситуация, когда до половозрелого состояния никто из потомков не доживёт, и нить жизни прервётся. Например, для популяции людей подсчитано, что для того, чтобы народонаселение оставалось стабильным, на каждую женщину детородного возраста должно приходиться от 2,1 до 2,3 ребенка. Если новорождённых

будет меньше, то численность населения начнёт падать, больше — возрастать.

Бесполое размножение. Существует две формы воспроизведения живых организмов: **бесполое** и **половое размножение** (рис. 1). Первая — это размножение путём деления тела на две и больше частей или специально предназначенными для этого частями тела, а также **спорами** (от греч. *спора* — сеяние, посев, семя). Процесс бесполого размножения осуществляется **без** какого-либо контакта с особями своего вида, поэтому при таком способе получения потомства не происходит обмен генетической информацией.

Различают несколько вариантов бесполого размножения. Каждый из них свойственен конкретным группам организмов.

Размножение путём **деления** своего тела характерно прежде всего для одноклеточных организмов. Если это эукариотическое существо (простейшее, водоросль, гриб), то в основе клеточных делений лежит митоз. Если это бактерия, то происходит прямое деление, свойственное прокариотам. Воспроизведение одноклеточных может осуществляться путём **бинарных** (от англ. *binary* — двоичный) **делений**, когда материнская клетка делится строго пополам, а может, как у дрожжевых грибов и некоторых бактерий, — **почкованием**. В этом случае в клетке вначале происходит удвоение генетического аппарата, одна из частей которого мигрирует к наружной клеточной мембране, где образуется выпячивание, которое потом отделяется (отпочковывается) от материнской клетки. У некоторых простейших, например фораминифер, споровиков (*вспомните цикл развития малярийного плазмодия*) деления происходят иначе. Вначале в клетке происходит ряд ядерных делений, в результате чего образуется множество ядер, после чего она распадается на соответствующее количество одноядерных клеток. Этот способ размножения получил название **множественного деления**.

На первый взгляд, бинарное деление — самый невыгодный способ размножения. Неслучайно он присущ примитивным одноклеточным организмам. Ведь количество потомков за одно поколение в таком случае может возрасти самое большее в два раза, тогда как при размножении половыми клетками потомство одной пары может составить миллионы особей. Но оказалось, что из-за того, что клеточным делением воспроизводятся наиболее просто устроенные существа, они обладают чрезвычайно высокой скоростью размножения. Учёные подсчитали, что одна бактерия, которая

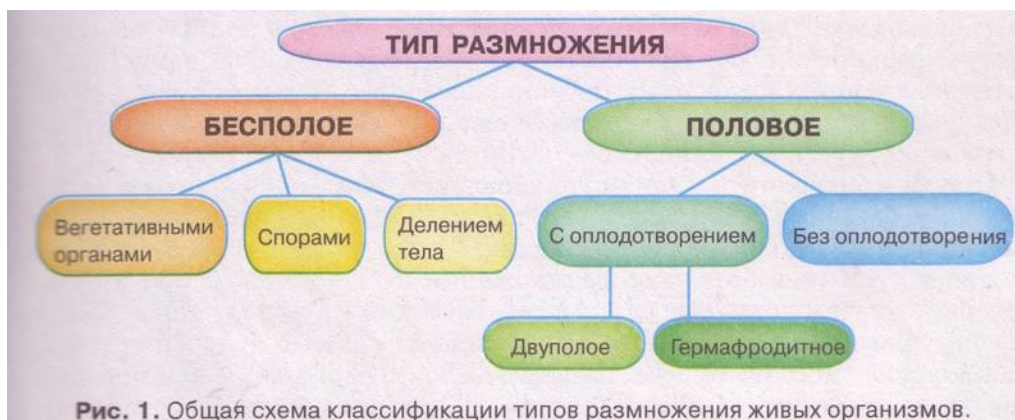


Рис. 1. Общая схема классификации типов размножения живых организмов.

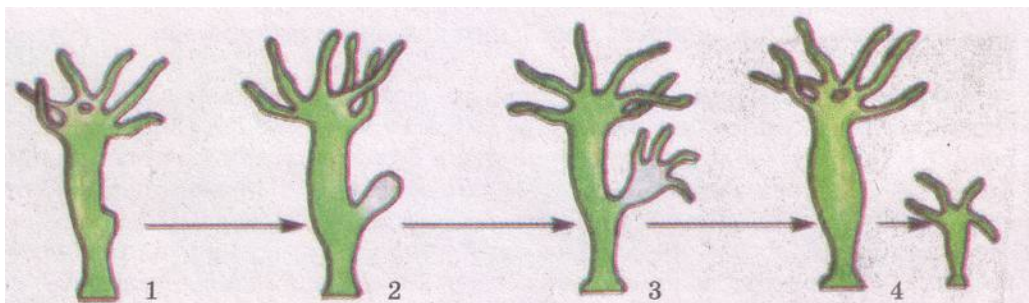


Рис. 2. Стадии бесполого размножения гидры: 1 — начало формирования вегетативной почки; 2 — её рост; 3 — завершение формирования; 4 — обособление.

может делиться каждые 20 минут, способна в подходящих для жизни условиях за шесть часов дать начало 250 тыс. бактерий. Через сутки масса потомков составит уже 4730 тонн. А ещё через трое-четверо суток они могут заполнить собой Мировой океан. Так быстро и эффективно размножаться не может ни один другой организм.

Делением тела на фрагменты могут размножаться примитивные многоклеточные животные, в частности плоские и кольчатые черви. Этот способ размножения обычен у многих водорослей, например у зелёной водоросли *спиругиры*.

Почкование может происходить не только у одноклеточных грибов и бактерий, но и самых примитивных животных — губок и кишечнополостных (рис. 2), тело которых построено всего из двух слоёв клеток (*вспомните, как называется часть тела, из которой образуется новая губка или гидра*).

Ещё один способ бесполого размножения — **вегетативное размножение** свойственно, в основном, высшим растениям. Осуществляется оно специальными органами, в частности побегами различного типа (*вспомните, как размножается пырей, а как — клубника*), луковицами и клубнями. Обычно при вегетативном размножении образуются **колониальные организмы**, состоящие из связанных друг с другом отдельных особей. Они имеют общий обмен веществ и одинаково реагируют на внешние раздражители. К колониальным многоклеточным организмам относятся *коралловые полипы, пырей, ландыш* и другие вегетативно размножающиеся растения.

Способность растений к вегетативному размножению часто используют в растениеводстве. Из-за того, что многие сорта садовых растений (тюльпанов, роз, георгинов) стерильны и не способны образовывать семена, единственной возможностью их воспроизводства становится вегетативное размножение. При искусственном вегетативном размножении обычно используют черенки и отводки — части растений, способные дать начало новым растениям.

При размножении делением, почкованием или специальными вегетативными органами всегда образуется генетически однородное потомство, точная копия материнского организма. И это вполне естественно, ведь в основе процессов бесполого размножения лежат митозы, при которых дочерние клетки получают равный генетический материал. Такое размножение, проводимое в искусственных условиях с целью получения генетически однородного потомства, называют **клонированием**, а образующихся при этом потомков — **клонами** (от греч. *клон* — веточка, побег, отпрыск).



Рис. 3. Организмы, размножающиеся спорами:

а — грибы; б — водоросли; в — мхи; г — плауны; д — хвощи; е — папоротники.

Особым видом бесполого воспроизведения живых организмов является размножение спорами — микроскопическими зачатками, чаще всего состоящими из одной, реже двух, а ещё реже — группы клеток, из которых развиваются многоклеточные организмы. Их предназначение — размножение или переживание организмом неблагоприятных условий.

Спорами размножаются грибы, водоросли и низшие споровые (вспомните, какие отделы царства Растения относят к низшим споровым) растения (рис. 3). Для того чтобы из споры начал развиваться новый организм, не требуется контакта спор друг с другом, как это происходит при половом размножении гаметами, для их прорастания достаточно благоприятных условий (влажности, температуры и прочее).

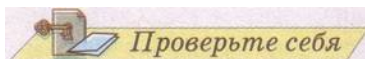
Споры грибов и водорослей чаще всего образуются в результате митозов, а высших растений — только вследствие мейозов.

В первом случае организмы, развивающиеся из спор одного материнского организма, представляют собой клоны, во втором случае они генетически отличаются друг от друга (подумайте почему).

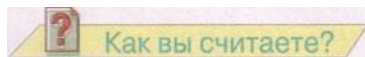
Недостатки бесполого размножения. Если посмотреть, в каких группах организмов распространено бесполое размножение, становится очевидным, что оно присуще лишь низкоорганизованным существам (одноклеточным, грибам, растениям и наиболее примитивным животным). При этом все

многоклеточные организмы (водоросли, грибы, высшие растения и животные) на определённой стадии жизненного цикла обязательно размножаются половым путём, высшие растения ушли от размножения спорами (*вспомните, что собой представляет гаметофит цветковых растений*), а у самых высокоорганизованных животных (членистоногих, моллюсков и позвоночных) бесполого размножения нет вообще. Почему половое размножение является обязательным атрибутом всех многоклеточных организмов? В чём его необходимость? Обычно учёные преимущество полового размножения объясняют так. При бесполом размножении, когда организм воспроизводит только свои точные копии, ограничивается возможность приспособления видов к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды, и только при половом размножении, когда каждая особь оказывается генетически уникальной, всегда есть возможность ответить на её вызовы.

Размножение — это процесс воспроизведения организмом себе подобных организмов, обязательно связанный с увеличением количества особей. Размножение бывает бесполом и половым. Бесполое размножение свойственно наиболее примитивным существам. Оно осуществляется либо делением тела на части, из которых развивается потомство; либо воспроизведением потомства с помощью специальных вегетативных органов или спор.



1. Дайте определение понятию *размножение*. 2. Какими способами воспроизводятся одноклеточные организмы? 3. В чём особенность вегетативного размножения растений? 4. Какими типами спор размножаются цветковые растения, а какими — водоросли и грибы?



1. Почему образование спор у бактерий не является процессом их размножения? 2. Почему не известны случаи бесполого размножения млекопитающих?

§ 2.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС

Термины и понятия: половой процесс; гамета; яйцеклетка; сперматозоид; зигота; конъюгация; копуляция; гермафродит.

Что такое половое размножение. Половое размножение присуще всем многоклеточным организмам, у которых происходит чередование гаплоидной и диплоидной фаз (*вспомните, что такое гаметофит и спорофит растений*). Это процесс, который представляет собой воспроизведение организмами подобных себе организмов с помощью специальных половых клеток —

гамет (от греч. *гамете* — супруга). В отличие от свойственных растениям и грибам диплоидных или гаплоидных одноклеточных спор из которых непосредственно развиваются новые организмы, гаметы гаплоидны. Чтобы дать начало новому диплоидному организму, они должны вначале слиться друг с другом (*определите, какое ещё свойство спор не характерно для гамет*). Это слияние гамет называют половым процессом. При этом мелкая подвижная гамета — сперматозоид (от греч. *сперматос* — семена, *зон* — жизнь и *еос* — вид) проникает внутрь огромной неподвижной яйцеклетки (яйцеклетка человека превосходит сперматозоид в миллионы раз). В результате образуется зигота (от греч. *зиготос* — удвоенный), из которой и развивается новый организм.

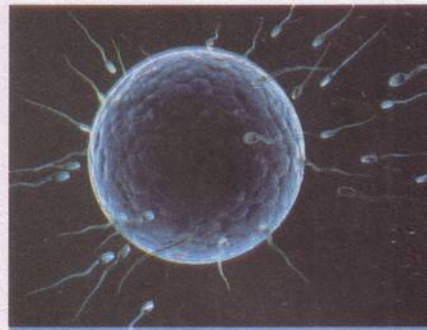


Рис. 4. Так выглядят половые мужские гаметы — сперматозоиды на своём пути к женской гамете — яйцеклетке.

Грандиозные размеры яйцеклеток (рис. 4) связаны с тем, что в их цитоплазме содержится огромное количество желтка — всевозможных включений питательных веществ, необходимых как источник энергии на первых этапах развития зиготы. Таким образом, ключевым процессом полового размножения является *оплодотворение* — слияние двух половых клеток, когда ядра гамет, сливаясь, образуют одно общее ядро зиготы.

У всех многоклеточных животных, высших растений и многих грибов гаметы заметно отличаются друг от друга. Их легко разделить на неподвижные женские яйцеклетки и мелкие, чаще всего подвижные мужские сперматозоиды. Правда, у семенных растений мужские гаметы — спермии — не имеют жгутиков и доставляются к яйцеклетке с помощью пыльцевой трубки. Однако у самых примитивных организмов, размножающихся половым путём, например, некоторых водорослей, половые клетки внешне ничем не отличаются друг от друга, и разделить их на мужские и женские можно только условно.

Организмы, производящие мужские гаметы — сперматозоиды, принято считать особями мужского пола (у животных их называют самцами и обозначают значком ♂), а организмы, продуцирующие яйцеклетки — особями женского пола (у животных их называют самками и обозначают значком ♀). Половые клетки развиваются в специальных органах. У животных мужские половые органы — *семенники*, женские — *яичники*. Растения в процессе эволюции утратили половые органы. Поэтому у покрытосеменных спермии образуются в мужских гаметофитах — пыльцевых зёрнах, а яйцеклетки — в женских гаметофитах — зародышевых мешках (*вспомните, где располагается зародышевый мешок*).

Самое интересное, что раздельнополость — свойство далеко не всех организмов. Грибы и большая часть видов высших растений (*вспомните: большинство видов голосеменных и покрытосеменных — однодомные растения*) — обоеполые существа, а значит, у них нет разделения на мужские и женские особи: один и тот же организм продуцирует и женские, и мужские гаметы. У животных обоеполых особей (рис. 5) принято называть гермафродитами (от греч. *Гермафродит* — сын Гермеса и Афродиты). Причём у плоских червей (планарий, сосальщиков, цепней) женские и мужские



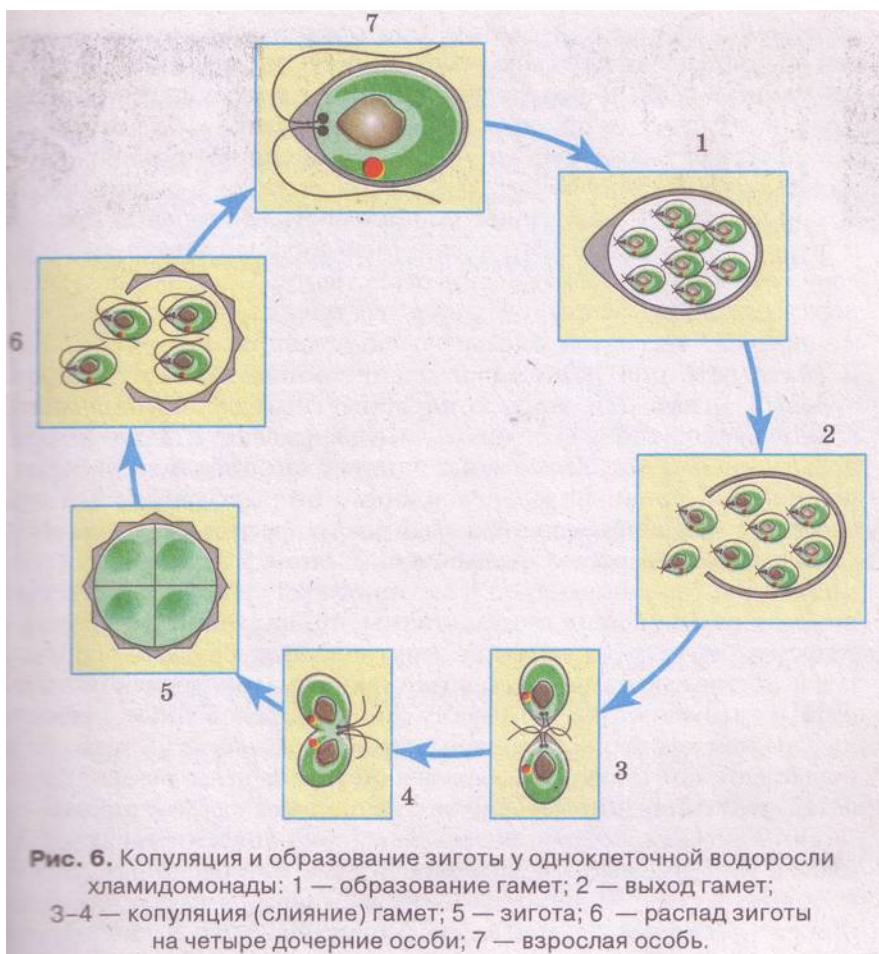
Рис. 5. Гермафродитные животные: а — ленточный червь — лентец широкий; б — дождевой червь обыкновенный; в — пресноводный моллюск — прудовик большой; г — наземный моллюск — улитка виноградная.

гаметы одновременно образуются в яичниках и семенниках. Брюхоногие моллюски в течение жизни меняют свою половую ориентацию. *Прудовик большой* вначале — самец, а затем одновременно и самец, и самка. При этом женские и мужские гаметы у него продуцирует одна и та же гермафродитная половая железа. Высокоорганизованным животным обоеполость не свойственна. У насекомых и позвоночных особи-гермафродиты встречаются крайне редко; они не способны дать потомство.

Правильно ли считать половой процесс синонимом полового размножения. В разговорной речи часто отождествляют половой процесс и половое размножение, но это не одно и то же. У ряда организмов, для которых обязателен половой процесс, размножение происходит исключительно бесполом путем. К таким существам относят многих одноклеточных. Половой процесс инфузорий и бактерий, называемый конъюгацией (от лат. *конъюгацио* — соединение), заключается в передаче генетического материала от одной особи к другой. При этом не происходит увеличения числа особей. К такому результату приводят только следующие за половым процессом клеточные деления. Также не сопровождается увеличением числа особей и копуляция (от лат. *копуляцио* — соединение) — слияние двух одноклеточных организмов в один. Этот тип полового процесса наблюдается у *малярийного плазмодия* (вспомните цикл развития этого паразита) и у одноклеточных грибов — дрожжей (рис. 6). Эти одноклеточные организмы также размножаются только бесполом путём — множественным делением образовавшейся при слиянии зиготы. (*Копуляцией* также называют половой процесс многоклеточных животных, связанный с внутренним оплодотворением, которое осуществляется специальными копулятивными органами путём введения самцами половых продуктов внутрь тела самок.)

Воспроизведение многоклеточных организмов, тело которых построено из миллионов и миллиардов клеток, путём слияния отдельных половых клеток является очень производительным, так как всегда приводит к первоначальному увеличению количества особей в каждом последующем поколении (вспомните, сколько сперматозоидов образуется у мужчины и сколько яйцеклеток вызревает в организме женщины), а потому с полным основанием называется размножением.

Преимущества полового размножения. Даже беглый обзор способов размножения разных групп организмов показывает, что в процессе эволюции бесполое размножение уступает место половому. Действительно, бесполое размножение — это обязательный атрибут всех одноклеточных организмов, грибов, водорослей и споровых растений, а также самых



примитивных многоклеточных животных. Семенные растения уже теряют способность к размножению спорами, а многие из них даже не способны к вегетативному размножению. Высокоорганизованные животные вообще воспроизводятся только половым путём. С чем же связаны преимущества полового размножения? Почему самые совершенные организмы предпочли размножаться с помощью гамет, а не частями тела или спорами?

В отличие от бесполого размножения, которое, по сути, представляет собой процесс копирования исходного материнского организма в ряду поколений, при половом способе воспроизводства каждая особь является уникальной. Это связано с тем, что в процессе образования гаплоидных клеток (спор у растений или гамет у животных) происходит рекомбинация генетического материала родительской особи (вспомните, как происходит рекомбинация хромосом в мейозе и зачем нужен кроссинговер). В результате, несмотря на то, что гаметы или споры образуются в одном организме, а некоторые даже берут начало от общей



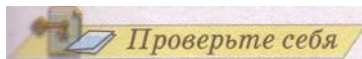
Рис. 7. Уникальность лица каждого человека — результат индивидуального набора генов, который образуется вследствие полового размножения.

исходной материнской клетки, они отличаются друг от друга, так как несут каждая свою генетическую информацию. К тому же гаметы разных родителей, сливаясь друг с другом, образуют в зиготе совершенно новые генетические сочетания. В результате оказывается, что при половом способе размножения каждая особь приобретает «собственное лицо» — свой набор генов, который и определяет уникальность её строения (рис. 7) и функционирования. Это значит, что каждый организм обладает особыми биологическими свойствами. Одни особи лучше переносят жару, вторые — холод, третьи способны быстро размножаться, четвёртые оказываются устойчивыми к болезням. В результате при резком потеплении климата, экстремально суровых зимах или эпидемиях всегда находятся устойчивые к неблагоприятным факторам. Они выживают и дают начало новым поколениям. Когда ж наступают благоприятные условия, появляются новые лидеры, ценность которых состоит в иных способностях, например в быстром размножении.

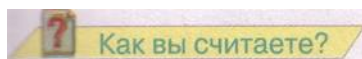
Если при бесполом размножении каждый организм размножается без какого-либо участия особей своего вида, то при половом размножении все организмы, принадлежащие к одному и тому же виду, потенциально связаны «узами брака». Наследственные изменения, возникающие в генетическом аппарате и позволяющие организму иметь определённые преимущества по сравнению с другими особями своего вида, не только повышают его шансы на выживание, но и дают возможность оставить больше потомства с такими полезными свойствами.

Это ключевое положение современной биологии распространяется на организмы, размножающиеся как бесполым, так и половым путём. Однако обмениваться полезными «приобретениями» бесполое организмы не могут. Зато это легко делают существа, размножающиеся половым путём. Поэтому, если генетические особенности одного животного организма, позволяющие ему, к примеру, переносить суровые зимы, у потомков объединяются с другими, не менее полезными, например переносимостью гельминтозов, то у него явно больше шансов выжить и оставить потомство, чем у предков, наделённых только одним из этих положительных свойств. Если к этому добавить, что при половом размножении количество потенциальных потомков во много раз больше, чем при бесполом (*подумайте и сравните, сколько потомков может дать одно растение вегетативным размножением, а сколько — размножением семенами*), то такие положительные изменения в ряду поколений будут накапливаться ещё быстрее. Это значит, что половое размножение даёт гораздо больше материала для эволюции, чем бесполое. Отсюда очевидно, что в эволюционном плане половое размножение имеет все преимущества перед бесполым, а потому самые высокоорганизованные, эволюционно продвинутые организмы на определённом этапе отказались от бесполого размножения.

Половое размножение — это воспроизведение организмами себе подобных организмов с помощью гамет, сопровождающееся половым процессом. Половое размножение встречается только у многоклеточных организмов, имеющих две фазы — гаплоидную и диплоидную. Преимущества этого способа размножения над бесполом связаны с тем, что потомство получает разнообразные свойства, которые существенно повышают устойчивость вида к изменчивым и неблагоприятным условиям среды обитания и даёт гораздо больше исходного материала для эволюции.



- Что такое половое размножение? 2. В чём состоят особенности гермафродитизма плоских червей и брюхоногих моллюсков? 3. Всегда ли половой процесс связан с половым размножением? 4. В чём преимущества полового размножения над бесполом?



1. Почему у самых примитивных многоклеточных организмов гаметы не разделены на мужские и женские? 2. Почему у животных в процессе мейотических делений образуются гаметы, а у растений — споры?

§ 3.

ГАМЕТОГЕНЕЗ, ИЛИ ПРЕДЗАРОДЫШЕВОЕ РАЗВИТИЕ. СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Термины и понятия: гаметогенез; оогенез (овогенез); сперматогенез.

Понятие гаметогенеза. Гаметогенез (от греч. *гамете* и *генезис* — происхождение, зарождение, развитие), или предзародышевое развитие — процесс созревания половых клеток. Эта стадия обязательна для всех многоклеточных организмов и некоторых простейших (*вспомните, у каких простейших имеет место копуляция*). Развитие женских половых клеток отличается от развития мужских половых клеток и у многоклеточных организмов протекает в соответствующих половых органах. Поскольку созревание яйцеклеток и сперматозоидов имеет свои особенности, принято различать эти процессы. Развитие женских гамет называют оогенезом, или овогенезом (от греч. *оон* — яйцо и *генезис*), а мужских — сперматогенезом (от греч. *сперматос* — и *генезис*).

Как устроены гаметы. Женские гаметы — яйцеклетки — один из очень немногих типов клеток многоклеточных животных, имеющих идеальную шарообразную форму. Они неподвижны. Это самые крупные клетки. Обычно их диаметр составляет доли миллиметра. Но бывают и клетки-великаны. Диаметр яйцевой клетки сельдевой акулы, например, равен 22 сантиметрам. Самой большой яйцеклеткой и одновременно клеткой вообще вообще организма, ныне живущего на Земле, считается желток яйца африканского страуса (масса яиц этой птицы колеблется от 1,5 до 2 килограммов. Крупные яйцеклетки — отличительная черта позвоночных животных: рыб, земноводных, рептилий и особенно птиц. У млекопитающих они относительно небольшие. Яйцеклетка человека всего 0,2 мм в диаметре. Гигантские размеры женских половых клеток обусловлены тем, что в их цитоплазме находится много запасательного вещества — желтка (рис. 8).

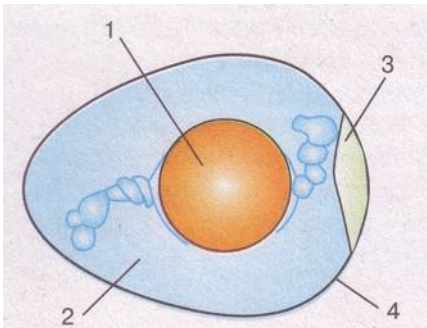


Рис. 8. Строение яйцеклетки на примере птичьего яйца: 1 — яйцеклетка, содержащая желток; 2 — белок; 3 — воздушная камера; 4 — скорлуповая оболочка.

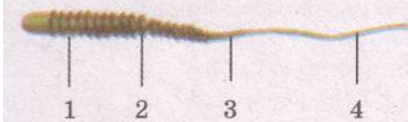


Рис. 9. Строение сперматозоида птицы: 1 — головка; 2 — шейка; 3 — средняя часть; 4 — хвост.

Мужские гаметы, наоборот, очень мелкие клетки, внешне совершенно не похожие на женские. Мужские гаметы животных, водорослей и грибов подвижны. У них есть специальный орган движения — жгутик. Обычно подвижные мужские гаметы называют сперматозоидами, а неподвижные, свойственные высшим растениям, — спермиями. Сперматозоид позвоночных животных имеет форму длинной нити. В нём различают головку, в которой располагается ядро, шейку, где находится центриоль, тело и хвостик — жгутик (рис. 9). Сперматозоиды почти лишены цитоплазмы.

Сейчас каждому просвещённому человеку хорошо известно, что сперматозоид даёт начало новой жизни. Однако значение сперматозоидов в оплодотворении долго оставалось неизвестным. Первооткрывателем сперматозоидов были А. Левенгук и его ученик И. Гам, которые их называли «семенными зверьками». Долгое время сперматозоиды считались какими-то паразитами и только со временем академик Петербургской академии наук К. Е. Бэр в начале XIX века ввёл понятие *сперматозоид* и доказал значение сперматозоидов в оплодотворении.

Как образуются половые клетки у растений. У всех многоклеточных организмов обязательно чередуются гаплоидная и диплоидная фазы, а размножение происходит половым путём. У растений диплоидная стадия жизненного цикла — **спорофит** (от *спора* и греч. *фитон* — растение). На этой стадии происходит мейоз, в результате чего образуются гаплоидные споры, из которых в благоприятных условиях прорастает **гаметофит** (от *гамета* и *фитон*) — гаплоидная стадия. Именно на этой стадии путём митоза образуются гаметы. В процессе эволюции растений всё большее значение приобретала диплоидная стадия. У цветковых растений, в отличие от папоротников или плаунов, гаметофит просто стал частью спорофита.

Мужской гаметофит цветковых растений — **пыльцевые зёрна**. Именно здесь формируются спермии (рис. 10). Они образуются в **пыльниках**, где в большом количестве содержатся материнские клетки пыльцы. Именно эти клетки проходят мейоз, превращаясь в **лшкросп-о/ш**, некоторых, собственно, и образуются пыльцевые зёрна. Вначале пыльцевые зёрна одноклеточные. После первого митотического деления они становятся двухклеточными. Одна клетка, которая называется вегетативной, перестаёт делиться. Из неё образуется пыльцевая трубка. Во второй клетке — генеративной — происходит ещё один митоз; в ней образуются два ядра. В результате формируется зрелое пыльцевое зерно, состоящее из двух клеток, одна из которых — двухъядерная.

Женский спорофит развивается в **семяпочке**, где находятся материнские клетки — **макроспоры** (рис. 11). Из каждой из них путём мейоза образуется четыре **макроспоры**, три из которых погибают. Оставшаяся макроспора, называемая **зародышевым мешком**, и является женским гаметофитом. Он

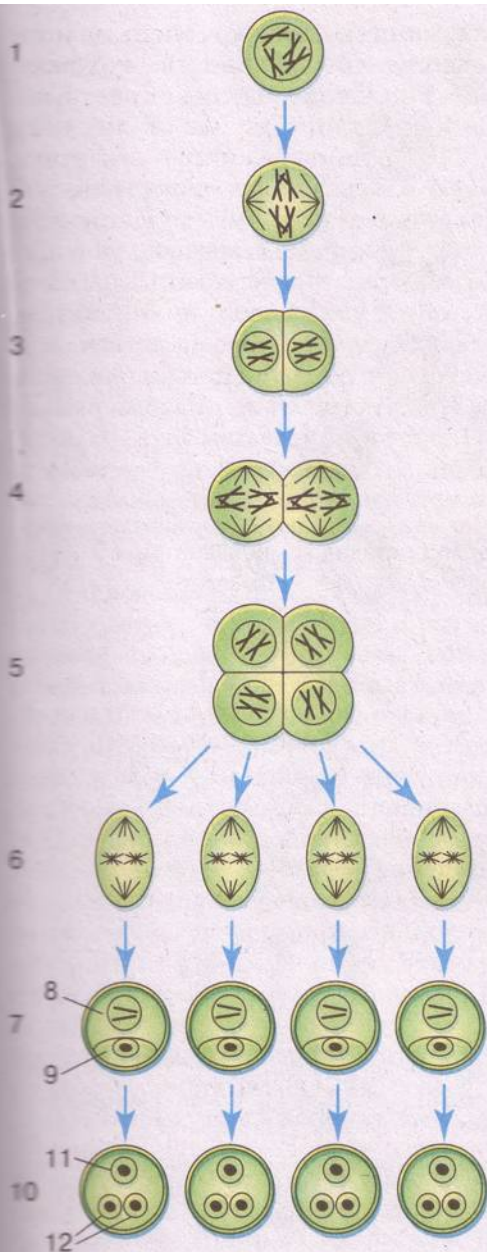


Рис. 10. Образование мужских гамет у цветковых растений: 1 — материнская микроспора; 2 — метафаза-1; 3 — телофаза-1; 4 — метафаза-2; 5 — стадия четырёх спор; 6 — первый митоз в микроспорах; 7 — двухклеточные пыльцевые зёрна; 8 — вегетативная клетка; 9 — генеративная клетка; 10 — зрелые пыльцевые зёрна; 11 — ядро пыльцевой трубки; 12 — спермии.

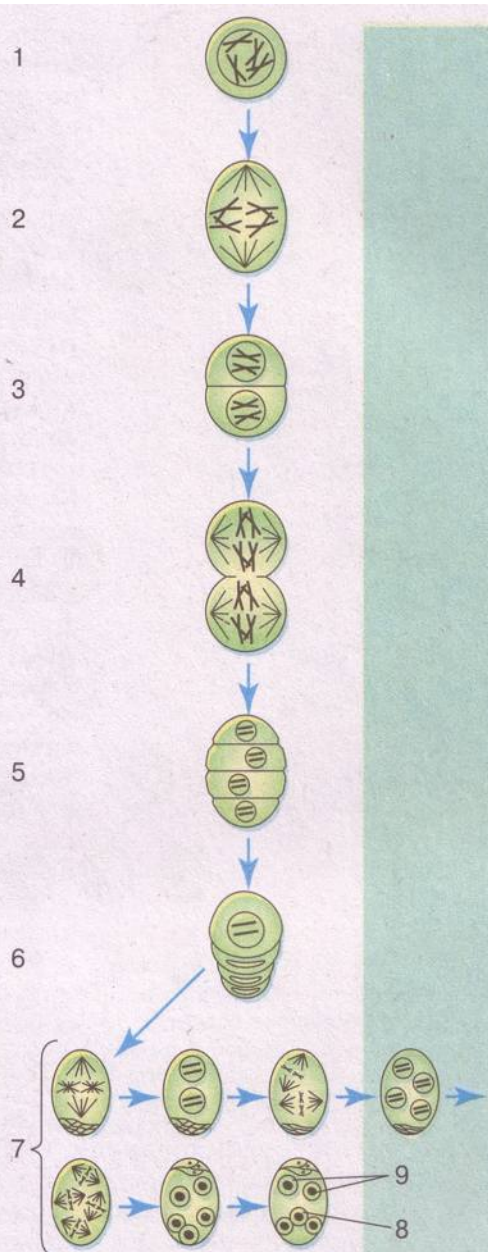
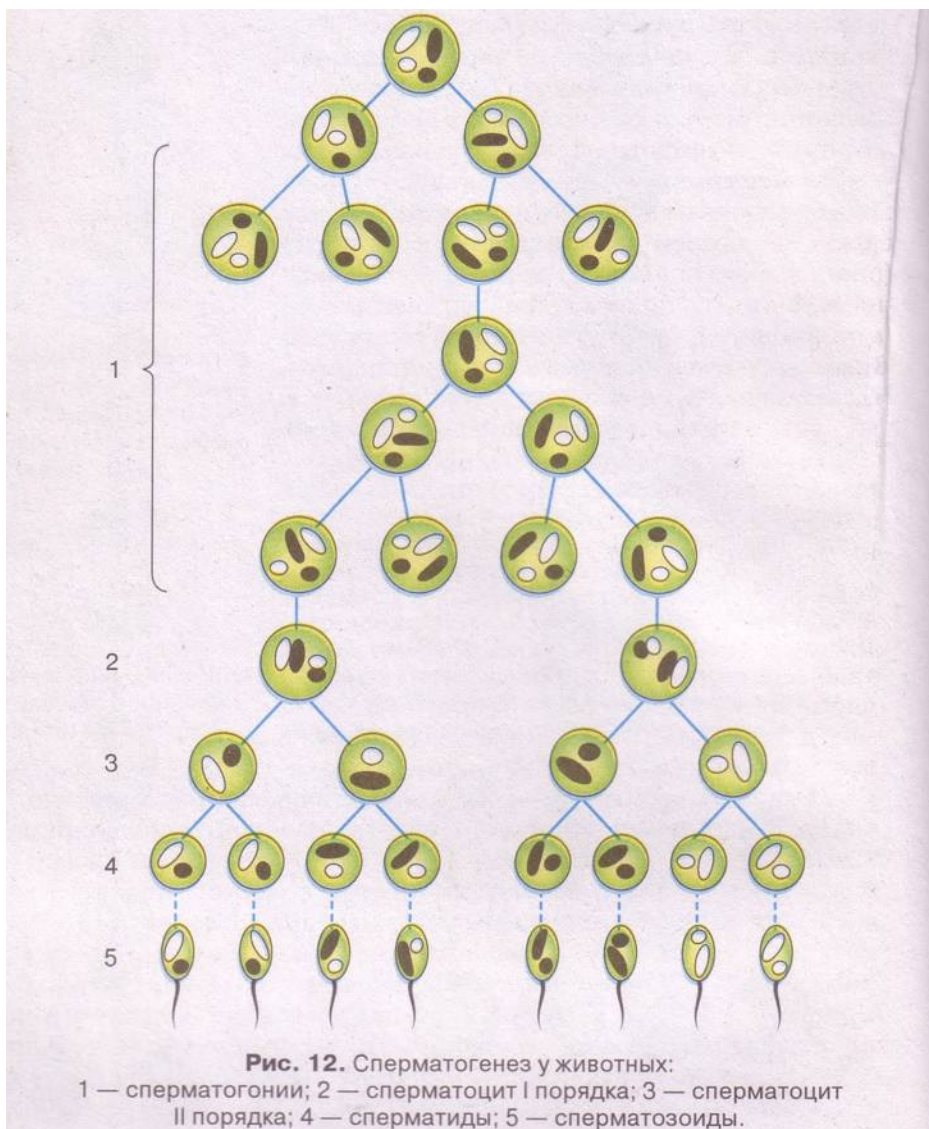


Рис. 11. Образование женских гамет у цветковых растений: 1 — материнская макроспора; 2 — метафаза-1; 3 — телофаза-1; 4 — метафаза-2; 5 — стадия четырёх макроспор; 6 — дегенерация трёх макроспор; 7 — три митотических деления зародышевого мешка, приводящие к образованию зрелой женской гаметы; 8 — яйцеклетка; 9 — ядра, образующие центральное тело.



Примечание. Чёрные тельца внутри клеток — хромосомы матери, незаполненные — хромосомы отца. Слева — рекомбинация хромосом имела место, справа — рекомбинация не произошла.

проходит три митоза. В результате в зародышевом мешке образуются восемь ядер. Они собираются в три группы: две полярные, содержащие по три ядра (в одной из них находится яйцеклетка), и центральную, состоящую из двух центральных ядер, которые, сливаясь, дают диплоидное **центральное тело** (вспомните, как происходит процесс двойного оплодотворения у растений).

Гаметогенез животных. Гаплоидная стадия развития животных сводится к периоду жизни половых клеток. Образование гамет у высших животных и, особенно, человека изучено в

деталях. Этот процесс принципиально отличается от гаметогенеза цветковых растений тем, что гаметы животных образуются в результате мейоза, а не следующих за мейозом митотических делений.

Сперматогенез у мужских особей происходит в семенниках и представляет собой серию преобразований одних клеток в другие (рис. 12). Причём этапы сперматогенеза чётко привязаны к зонам семенных канальцев (вспомните строение семенников человека). В самом начале канальцев размещаются очень мелкие первичные половые клетки округлой формы — *сперматогонии* (от греч. *сперматос* и *гонос* — рождение). В период развития организма они постоянно делятся с помощью митоза, увеличивая свою численность в миллионы раз. Эту часть семенников называют *зоной размножения*. У половозрелых организмов часть клеток увеличивается в размерах. Этот процесс происходит в *зоне роста*. Далее зародышевые клетки преобразуются в *сперматоциты* (от греч. *сперматос* и *китос* — вместилище) *I* порядка. Они проходят стадию первого мейотического деления, превращаются в *сперматоциты II* порядка и, в свою очередь, проходят стадию второго мейотического деления. Мейоз происходит в *зоне созревания*. В результате образуются четыре клетки — *сперматиды*, которые преобразуются в сперматозоиды. Процесс созревания сперматозоидов сопровождается резким уменьшением размеров ядра и объёма цитоплазмы, а также формированием хвостика, благодаря которому сперматозоид активно двигается.

Оогенез высших животных и человека так же состоит из четырёх стадий и происходит в яичниках (рис. 13). Сначала в период эмбрионального развития путём митоза размножаются зародышевые клетки — *оогонии* (от греч. *оон* и *гонос*), из которых развиваются *ооциты I* порядка. В период роста, который может длиться годами, размер клеток увеличивается в тысячи раз. После первого деления мейоза образуются *ооциты II* порядка и первичное *полярное тельце*. В дальнейшем происходит второе деление мейоза, при котором образуется гаплоидное яйцо — *оотида* и вторичное полярное тельце. Оба полярных тельца со временем распадаются. Таким образом, вследствие мейотических делений в процессе оогенеза из одной оогонии образуется только одна яйцеклетка, которая вбирает весь накопленный за период развития желток. Образование женских половых клеток происходит последовательно по зонам яичников аналогично зонам созревания сперматозоидов в семенниках.

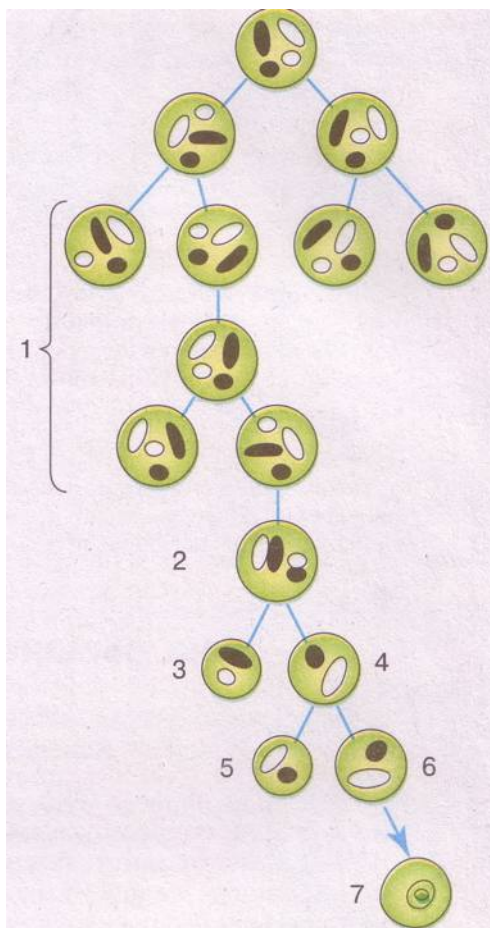
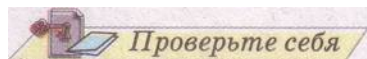


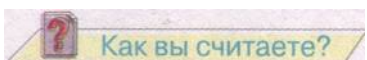
Рис. 13. Оогенез у животных: 1 — оогонии; 2 — ооцит I порядка; 3 — первое полярное тельце; 4 — ооцит II порядка; 5 — второе полярное тельце; 6 — оотида; 7 — зрелая яйцеклетка.

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

Процесс гаметогенеза, или предзародышевого развития, представляет собой процесс созревания половых клеток. Он происходит в половых органах и имеет как общие, так и отличительные черты у растений и животных. Главное отличие состоит в том, что у животных гаметы образуются в результате мейотических делений, а у растений эта роль отведена последующим после мейоза митотическим делениям.



1 Что такое оогенез и что такое сперматогенез? 2. В чём состоят особенности строения яйцеклетки, а в чём — сперматозоида? 3. Чем мужские гаметы цветковых растений отличаются от сперматозоидов животных? 4. Благодаря каким делениям образуются гаметы растений? 5. Каким образом возникают полярные тельца?



1 Почему гаметогенез ещё называют предзародышевым развитием? 2. Почему размеры яйцеклеток увеличиваются в соответствии с уровнем организации позвоночных в ряду: рыбы, амфибии, рептилии, птицы, а у плацентарных млекопитающих они гораздо меньше?



§ 4.

РАЗНООБРАЗИЕ ФОРМ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Термины и понятия: амфимиксис, автомиксис, чистая линия, партеногенез, апомиксис, гиногенез.

Самый распространённый тип полового размножения. Несмотря на то, что в основе полового размножения лежит единый универсальный механизм — слияние гамет, тем не менее, разным группам организмов присущи свои варианты полового процесса. Причём в каждом случае формируется разная генетическая структура потомства, что имеет большое значение для эволюции вида.

Самый распространённый способ полового размножения — амфимиксис (от греч. *амфи* — с двух сторон и *миксис* — смешивание), когда яйцеклетку одной особи оплодотворяет сперматозоид (спермий) другой особи. Такой способ полового размножения свойственен всем раздельнополым организмам, а также большинству животных-гермафродитов (рис. 14). У растений понятие *амфимиксис* можно считать тождественным понятию *перекрёстное опыление*. При таком способе оплодотворения проявляется главное преимущество полового размножения: каждая особь становится генетически уникальной, так как содержит свою особую комбинацию генов (*вспомните, что происходит во время мейоза*).

Самооплодотворение. Ещё один способ полового размножения — самооплодотворение — называют автомиксисом (от греч. *ауто* — сам и *миксис*). При такой форме полового размножения яйцеклетку оплодотворяет мужская гамета своего же организма. У растений автомиксис является следствием самоопыления. Он встречается у многих видов (*вспомните, типичными самоопыляющимися растениями являются горох, фиалки, пшеница, помидоры, ячмень, фасоль*). У животных такой тип полового размножения крайне редок. Только плоские паразитические ленточные

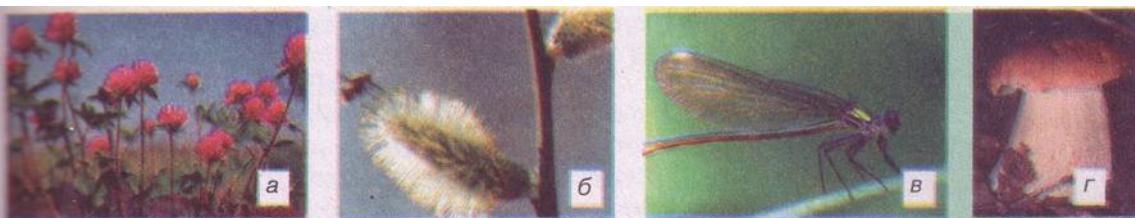


Рис. 14. Самые обычные виды украинской фауны и флоры, размножающиеся амфимиксисом: а — клевер луговой; б — ива козья; в — стрекоза красотка блестящая; г — белый гриб — боровик.

черви постоянно размножаются путём самооплодотворения. Все остальные виды животных, даже гермафродиты, способные одновременно производить женские и мужские гаметы, его избегают. Это достигается тем, что мужской копулятивный орган располагается на теле таким образом, что самооплодотворение оказывается механически невозможным. У перекрёстноопыляемых растений в процессе эволюции также выработались механизмы, предотвращающие самоопыление. Например, у одного и того же растения пыльца и пестик созревают в разное время. Кроме того, у некоторых видов растений имеются специальные генетические механизмы, препятствующие самоопылению. Если перекрёстноопыляемые растения искусственно опыляют собственной пылью несколько поколений подряд, то получится чистая линия — генетически идентичное потомство (рис. 15). Таким образом, все самоопыляющиеся растения являются чистыми линиями (вспомните: точно такая же структура образуется при вегетативном размножении, когда всё потомство от одной материнской особи называют клоном). Таким образом все самоопыляемые растения — это не что иное, как совокупность чистых линий.

Исследования показали, что несмотря на механизмы, препятствующие самоопылению, например у перекрёстноопыляемых хвойных деревьев, часть семян всё же образуется в результате самоопыления. Отслеживая судьбу деревьев, выросших из таких семян, учёные отметили их низкую жизнеспособность: они гибнут совсем молодыми. А все вековые сосны и ели, как показал специальный генетический анализ, оказались потомками, полученными в результате перекрёстного опыления. Поэтому учёные считают, что самооплодотворение ведёт к пониженной жизнеспособности потомства, а потому в процессе эволюции выработались механизмы, препятствующие автомиксису.

Половое размножение без полового процесса. Совершенно особым способом полового размножения является партеногенез (от греч. *партенос* — девственница и *генезис*), или, как его ещё называют, девственное размножение. При партеногенезе развитие зародыша начинается с неоплодотворённой, яйцеклетки, то есть слияния ядер яйцеклетки и сперматозоида не происходит. Это парадоксальный случай полового размножения, когда воспроизводство себе подобных с помощью



Рис. 15. Лабораторные линии: а — мыши домовая и б — крысы серой — типичные примеры чистых линий, полученных искусственным путём вследствие не менее чем 20 поколений родственных скрещиваний.



Рис. 16. Парте-
нетические виды жи-
вотных фауны Украи-
ны: а — тля; б — даф-
ния; в — дождевой
червь дендробена
восьмигранная; г —
карась серебряный.

гамет осуществляется без полового процесса. В настоящее время известны тысячи видов растений и животных, кото-
рые размножаются партеногенезом (рис. 16). Такой способ
размножения описан у множества видов растений, плос-
ких и малощетинковых червей, ракообразных, клещей,
насекомых. Среди позвоночных животных он в естествен-
ном виде встречается у рыб, амфибий и пресмыкающихся.
Птицы и млекопитающие — одни из немногих животных,
у которых в природе партеногенеза не бывает.

В лабораторных условиях у некоторых видов домашней птицы
можно вызвать партеногенетическое размножение, но при этом
рождаются не самки, как у карасей и ящериц, а самцы. И это
естественно, поскольку у птиц гомогаметным является мужской пол.

Различают несколько вариантов партеногенеза.

- *Партеногенетическое размножение перепончато-
крылых* (наездников, Муравьев, пчёл, ос и др.). При этом
способе размножения из неоплодотворённой яйцеклетки
развивается самец, тело которого состоит из гаплоидных
клеток, а из оплодотворённой — диплоидная самка.
Такой тип партеногенеза ещё называют гаплоидным.
- *Циклический партеногенез* встречается у тлей и дафний
(вспомните, к каким классам членистоногих относят-
ся эти крохотные животные). В течение благоприят-
ных для жизни летних месяцев из неоплодотворённых
диплоидных яиц появляются самки, которые, в свою
очередь, порождают новые поколения партеногенетичес-
ких самок. И так в течение сезона происходит несколько
раз. Когда же наступает осень, из недоразвившихся из-за
холодной воды яиц появляются самцы, участвующие в
размножении. В этот период у самок происходит мейоз
и они производят гаплоидные яйцеклетки, которые
зимуют в оплодотворённом виде. Из перезимовавших
диплоидных яиц весной снова появляются партеноге-
нетические самки. Таким образом цикл замыкается.
- *Клоновый партеногенез*. Этот способ размножения
присущ многим видам растений, планариям, дождевым
червям, карасям, скальным ящерицам и океаничес-
ким гекконам. В этом случае развитие зародыша начи-
нается в неоплодотворённых яйцеклетках и никогда
не сопровождается сменами двуполых и однополых
генераций, как у тлей или дафний. Яйцеклетки могут
содержать два, три, четыре, а у дождевых червей —
пять, восемь и даже десять хромосомных наборов. При
этом потомки (все они самки), оказываются точными
генетическими копиями матери. Поэтому их, как и при
вегетативном размножении, называют клоном. Такой
способ полового размножения, при котором образуется
клон самки, в научной литературе называют **апомик-
сисом** (от греч. *apo* — без и *миксис*).

Интересной разновидностью клонового партеногенеза является гиногенез (от греч. *гине* — женщина и *генезис*) или, как его ещё называют, спермийзависимый партеногенез. Этот способ полового размножения часто встречается у пресноводных рыб, в том числе у *карася серебристого* (см. рис. 16, г), обитающего в водоёмах Украины. В этом случае потомство, которое полностью состоит из клоновых самок, также происходит от неоплодотворённых яйцеклеток. Однако дробление икры гиногенетических самок обязательно инициируют сперматозоиды других видов рыб. При этом слияние ядер и, значит, оплодотворение не происходит. Поэтому такого рода взаимодействия сперматозоида и яйцеклетки ещё называют ненастоящим, *псевдополовым процессом*.

Почему возник партеногенез. При изучении разнообразия способов полового размножения так и напрашивается вопрос: почему в природе возник такой странный способ размножения, как партеногенез? Ведь очевидно, что амфимиксис является самым надёжным и эффективным способом полового размножения.

Если проанализировать распространённость партеногенеза, то оказывается, что с его помощью воспроизводятся многие массовые и многочисленные представители мировой фауны. Таким способом размножаются перепончатокрылые, являющиеся одним из самых богатых видами отрядов весьма многочисленных насекомых (*чего стоят только одни муравьи*), а также многие виды дождевых червей, тлей и дафний, которые составляют существенную массу живого вещества и играют заметную роль в биоценозах. Очевидно, такая распространённость партеногенетического размножения связана с какими-то особыми свойствами, которыми наделяет организмы этот способ воспроизводства.

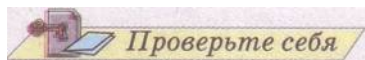
Если причины гаплоидного партеногенеза перепончатокрылых до сих пор точно не выяснены, то относительно обстоятельств возникновения циклического и клонового партеногенеза многое понятно. Основная его причина — невозможность нормального хода мейоза у некоторых организмов. Оказывается, особи, устойчиво размножающиеся в природе путём партеногенеза, — это гибриды близких видов, часто встречающиеся у дождевых червей, дафний, тлей, карасей, ящериц и многих других видовых групп. Из-за того, что Их кариотип представлен хромосомными наборами разных родительских видов, у них нарушается конъюгация хромосом (*вспомните, на какой стадии мейоза происходит этот процесс*), в результате чего гаметы образуются не путём редукционного деления, а с помощью митоза, а потому оказываются диплоидными. Это значит, что при определённой зрелости или сигналах извне (например, при взаимодействии с чужеродным сперматозоидом) диплоидные яйцеклетки начинают делиться и образуют новый организм.

То, что партеногенез даёт определённые преимущества его обладателям, следует хотя бы из того, что это явление широко распространено в мире животных и растений. Уже только поэтому можно утверждать, что многие виды стали такими массовыми исключительно благодаря девственному размножению. Известно, что организмы, размножающиеся с помощью партеногенеза, хотя и ограничены в своих эволюционных возможностях, тем не менее наделены свойствами, дающими им очевидные преимущества перед амфимиктическими собратьями. Оказывается, они лучше приспособлены к

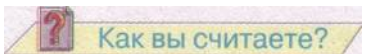
РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

жизни в условиях сурового континентального климата (поэтому их гораздо меньше в тропиках). Доказано, что такой способ размножения способствует быстрому распространению вида. Опыт свидетельствует, что достаточно одной особи дождевого червя, случайно завезённой в горшке с домашним растением, чтобы сделать вид массовым на другом континенте. Так произошло с партеногенетической формой пастбищного червя (тот самый червь, который выползает из своей норки после дождя). В середине XX столетия его завезли из Европы в Австралию, где он прекрасно прижился. Партеногенетические особи способны жить разрежено, тогда как для амфимиктически размножающихся организмов необходимо концентрирование особей на определённой территории.

Существует несколько вариантов полового размножения, отличия между которыми связаны с особенностями полового процесса. Партеногенез — единственный способ полового размножения без полового процесса, при котором развитие зародыша начинается из неоплодотворённой яйцеклетки. Как оказалось, этот странный способ полового размножения наделяет организмы некоторыми преимуществами. Не случайно многие массово встречающиеся виды животных и растений являются «поклонниками» партеногенетического способа воспроизводства.



1. Что такое амфимиксис? 2. Какие механизмы ограничивают самооплодотворение у растений и животных? 3. Почему партеногенез ещё называют девственным размножением? 4. У каких групп животных происходит гаплоидный партеногенез, а у каких — диплоидный?



1. Почему у самоопыляемых растений не происходит вырождение в ряду поколений, тогда как у перекрёстноопыляемых самоопыление неизбежно приводит к этому результату? 2. Почему партеногенезом не могут размножаться млекопитающие?

Тестовые задания к теме 4

1. Укажите, к какой форме воспроизводства относится размножение спорами:
 - а) половой; б) вегетативной; в) бесполой; г) партеногенетической.
2. Укажите, что такое спора:
 - а) яйцеклетка растения; б) семя; в) микроскопический зачаток; г) вегетативная почка.
3. Укажите, при каком способе бесполого размножения образуются клоны:
 - а) партеногенезе; б) вегетативном размножении; в) спороношении; г) самооплодотворении.
4. Укажите, у каких из перечисленных животных имеется исключительно половое размножение:
 - а) моллюсков; б) плоских червей; в) кишечнополостных; г) многощетинковых червей.
5. Укажите, какой из указанных процессов не является половым:
 - а) оплодотворение; б) копуляция; в) конъюгация; г) редукционное деление.
6. Укажите, у каких организмов никогда не бывает полового размножения:
 - а) одноклеточных; б) гермафродитов; в) плоских червей; г) самоопыляемых растений.

7. Укажите главное преимущество полового размножения над бесполом:
а) огромная скорость размножения; б) множество потомков; в) стабильность генетической информации, которая передаётся из поколения в поколение; г) генетическая уникальность каждой особи.
8. Укажите, каким ещё термином обозначают гаметогенез:
а) конъюгация; б) редукционное деление; в) мейоз; г) предзародышевое развитие.
9. Укажите, как называют мужские гаметы растений, не имеющих жгутиков:
а) сперматозоиды; б) спермии; в) пыльцевые зёрна; г) микроспоры.
10. Укажите, из чего непосредственно образуются пыльцевые зёрна:
а) микроспор; б) макроспор; в) завязи; г) пыльников.
11. Укажите, что является женским половым органом цветковых растений:
а) цветок; б) зародышевый мешок; в) завязь; г) семяпочка.
12. Укажите, какое из определений спорофита правильное:
а) гаплоидная стадия развития растения; б) диплоидная стадия развития растения; в) гаплоидная стадия жизненного цикла растений; г) диплоидная стадия жизненного цикла растений.
13. Установите соответствие между видом живого существа и способом его размножения:

амёба	фрагментация
пырей	почкование
папоротник	вегетативное размножение
гидра	споры
	деление тела

- 14 *. Установите соответствие между типом партеногенеза и видом животного:

-артеногенез перепончатокрылых	мышь домовая
циклический партеногенез	осы
клоновый партеногенез	тли
гиногенез	
	карась серебряный

- 15*. Установите правильно последовательность созревания сперматозоидов:
а) сперматиды; б) сперматозоиды; в) сперматоциты; г) спермато-

Лабораторная работа 1

СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

Цель. Сравнить строение мужской и женской половых клеток. Научиться делать вывод об отличиях функций клеток, исходя из отличий их строения.

* Задание для академического уровня изучения курса биологии.

Оборудование. Микроскоп, готовые микропрепараты женских и мужских половых клеток.

Инструкция. Настройте микроскоп. Рассмотрите готовые микропрепараты яйцеклетки и сперматозоида.

Оформление результатов работы. Зарисуйте яйцеклетку и сперматозоид. Отдельно зарисуйте яйцеклетку и сперматозоид, показав различия их размеров.

Задание. Заполните в тетрадях таблицу приведённой ниже формы. Сравните строение яйцеклетки и сперматозоида.

Признак	Яйцеклетка	Сперматозоид
Размер		
Способность к активному передвижению		
Цитоплазматическая мембрана		
Цитоплазма		
Ядро		
Митохондрии		

Исходя из особенностей строения этих двух клеток, обоснуйте отличия их функционирования.

ТЕМА 5.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ



§ 5. СТАНОВЛЕНИЕ ГЕНЕТИКИ КАК НАУКИ, ЕЁ ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ

Термины и понятия: генетика, дискретные признаки, гипотеза пангенезиса, мутация, ген, хромосомная теория наследственности.

Что изучает наука генетика. Удивительно, но наука об одном из главных свойств живого — способности наследовать и сохранять в ряде поколений признаки — одна из самых молодых биологических наук. Предметом её исследования является не только наследственность — способность потомства сохранять признаки родителей, но и изменчивость — в то же время отличаться от них. Таким образом, генетика (от греч. *генезис*) является наукой о законах и механизмах наследственности и изменчивости.

Люди всегда интуитивно понимали, что все организмы передают свои особые признаки потомству: у кошки рождаются только котята, из яиц курицы всегда вылупятся цыплята, а из семян риса никогда не вырастет пшеница. Тем не менее, научные представления об этой истине начали формироваться всего около 100 лет назад.

Ещё в древние времена люди, по сути, уже занимались прикладной генетикой — селекцией, приручая диких животных, отбирая среди собак самых разумных и преданных, среди коров — самых удойных, среди коней — самых выносливых, резвых и послушных, среди культурных растений — те, что отличались самыми крупными и вкусными плодами. Именно от животных или растений, наделённых наиболее желательными для человека свойствами, получали потомство, которое наследовало признаки родителей. Результатом многовековой работы стало одомашнивание диких животных и возникновение культурных растений. Со временем были выведены разные породы домашних животных и сорта растений.

Представления о механизмах наследования до возникновения генетики. Услышав слова «чистокровный» или «полукровка», современный человек даже не задумывается о том, свидетельствами чего они являются, какими путями развивались представления о механизмах наследственности. Учёные всегда понимали, что существует какая-то материальная субстанция, способная передавать признаки от родителей потомкам. Ещё около 150 лет назад считалось, что такой субстанцией является кровь, вернее, какое-то вещество, содержащееся в крови: смешиваясь, как две жидкости, эти «преемственные факторы крови» передаются потомкам. Эта ошибочная гипотеза наследования признаков была названа пангенезисом (от греч. *пан* — всё и *генезис*). Согласно этой концепции, каждая клетка организма с током крови передаёт половой клетке мелкий зародыш — *гемулу*, из которой у будущего организма разовьётся такая же



Рис. 17. Ф. Гальтон.



Рис. 18. Г. Мендель.

клетка. Теорию пангенезиса выдвинул в 1868 г. Ч. Дарвин: ему просто необходимо было подвести какую-то материальную основу под явление наследования признаков. Его двоюродный брат *Френсис Гальтон* (1822—1911) проводил опыты по проверке правильности гипотезы пангенезиса. Для этого он переливал кровь от тёмных кроликов светлым, ожидая, что имеющиеся в крови гемулы тёмноокрашенных клеток разовьются в тёмные пятна на шерсти светлых кроликов. Однако гипотеза не подтвердилась. Переливание крови не оказало никакого влияния на окрас шерсти потомства. Гипотеза пангенезиса была настолько искусственной и умозрительной, что даже её автор Ч. Дарвин с самого начала считал её «временной», а позднее признал ошибочной.

Гипотеза пангенезиса напоминала гипотезу наследования признаков, предложенную ещё античным врачом Гиппократом. По мнению великого эллинского учёного, «семена» мужчины и «семена» женщины создаются всеми частями человеческого тела, поэтому они несут информацию о всех этих частях. При слиянии «семян» матери и отца признаки вступают в борьбу, и у ребёнка проявляется признак-победитель.

Как формировалась современная генетика. В то время, когда ещё существовали представления о крови как носителе наследственности, 8 марта 1865 г. на заседании Брюнского (сейчас этот город называется Брно) общества натуралистов и врачей выступил с докладом чешский монах августинского ордена *Грегор Мендель* (1822—1884). Он рассказал о «скучных» вещах: о том, какие странные количественные соотношения жёлтых и зелёных, морщинистых и гладких горошин он получил, скрещивая растения гороха. Выступление докладчика не произвело никакого

впечатления на слушателей. Никто из присутствующих на заседании даже не подозревал, что является свидетелем зарождения новой науки, которой предназначено стать царицей биологии, и видит перед собой человека, чьи портреты будут помещены во все учебники биологии, чьё имя будет известно во всём мире как имя основоположника генетики.

Результаты опытов Менделя опровергали представление о том, что наследственные факторы смешиваются, подобно двум растворам, и доказывали, что признаки родителей наследуются отдельно как дискретные (от лат. *дискретус* — прерывающийся) признаки.

Мендель с детства увлекался садоводством, интересовался растениями и мечтал преподавать естественные науки. Однако, сдавая экзамены на звание преподавателя, получил неудовлетворительные оценки по биологии и геологии. Ещё дважды Мендель пытался пересдать биологию и каждый раз проваливался на экзаменах. (*Интересно, что бы подумали его экзаменаторы, сумей они заглянуть в будущее?*) Однако Мендель не разочаровался в биологии и с увлечением занялся гибридизацией растений, изучая математические закономерности распределения признаков у гибридов. Особенно

интересными оказались опыты с растениями гороха, которые отличались такими качественными признаками: семена гладкие или морщинистые, жёлтые или зелёные, выпуклые или с перетяжками. Потомство, полученное от скрещивания разных форм растений, Мендель подсчитывал. До него такого математического анализа никто никогда не делал. Оказалось, что количественные соотношения у потомков разных поколений всегда одинаковые. Он опубликовал результаты своих исследований и разослал их 40 наиболее известным ботаникам того времени, однако никто из них не нашёл ничего интересного в работе чешского монаха. Мендель попробовал повторить свои опыты с другим растением — *ястребинкой* и с животными — *пчёлами*. К сожалению, эти опыты ничего не

Дело в том, что случайно он выбрал объекты, наследование признаков которых, как сейчас стало понятным, в принципе не может быть таким, как у гороха, поскольку размножение этих видов происходит при помощи партеногенеза. В результате и сам учёный перестал верить в своё открытие. Через три года после исторического доклада

Г. Менделя избрали настоятелем монастыря и он прекратил биологические исследования, так никогда и не узнав, что результаты его исследований, опубликованные в материалах заседания Брюнского общества натуралистов и врачей, через 35 лет будут подтверждены, и его имя станет именем основоположника генетики.

Категорическое несогласие с гипотезой пангенезиса высказал выдающийся биолог *Август Вейсман* (1834—1914). Продолжительные занятия с микроскопом повредили его зрение.

Будучи вынужден прекратить любимые микробиологические исследования, он посвятил себя теоретическим аспектам биологии и сделал дерзкие предположения, которые со временем оказались просто гениальной предтечей будущих открытий.

В частности, именно он выдвинул гипотезу о том, что количество хромосом в половых клетках должно быть вдвое меньше, чем в соматических. В противоположность теории пангенезиса, учёный предположил, что зачаточные клетки и клетки тела — принципиально разные. Также он выдвинул идею, что неизвестный тогда наследственный фактор должен иметь дискретную природу. Это со временем подтвердило открытие носителей наследственной информации — генов. Вейсман предложил гипотезу «бессмертной зачаточной плазмы». Согласно ей существует «бессмертная частица жизни», которая, в отличие от смертных соматических клеток, никогда не умирает и передаётся от родителей потомству в ряду поколений.

А. Вейсман действительно сделал значительный вклад в генетику. Неслучайно в Советском Союзе в 40–50 годах XX ст., когда была запрещена истинная генетика, ей дали бранное название «вейсманизм — менделизм — морганизм». Кроме того, учёный внёс значительный вклад в эволюционное учение. В частности, он доказал ненаследственный характер приобретённых при жизни механических повреждений; возразил против принципа развития под влиянием чисто внутренних причин; признал главным фактором эволюции естественный отбор, на помощь которому приходит смешение родительских «зачаточных плазм».

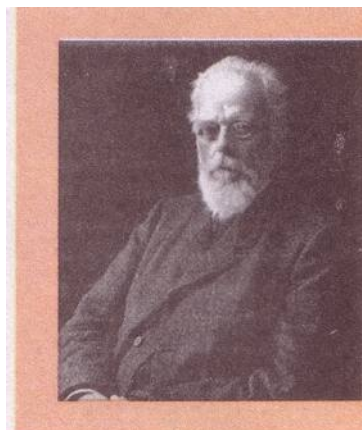


Рис. 19. А. Вейсман.



Рис. 20. Г. Де Фриз.

В начале XX ст. ботаники: немецкий — *Карл Эрх Корренс* (1864—1933), австрийский — *Эрх Чермак* (1871—1962) и голландский — *Гуго Де Фриз* (1845—1935) провели серию опытов по гибридизации растений, подтвердивших основные выводы Г. Менделя о независимом наследовании родительских признаков и о численных соотношениях этих признаков в потомстве.

В 1901 г. Гуго Де Фриз ввёл в биологическую терминологию понятие мутация (от лат. *мутацио* — изменение). Сам термин был не новый: в XIX столетии это слово использовали в геологии для обозначения резких изменений ископаемых остатков животных. Однако Фриз применил его уже в современном значении: мутация — внезапное скачкообразное изменение наследственного признака.

Дальнейшее развитие генетики стало лавинообразным. Буквально каждый год вводились новые понятия, которые стали ключевыми в современной биологии. В 1902—1903 гг. У. Саттон предположила, что «наследственные факторы» находятся в хромосомах. В 1906 г. английский натуралист В. Бэтсон ввёл название новой науки — генетика. В 1909 г. датский ботаник В. Йоханнсен предложил термин *ген*, который стал ключевым понятием этой науки.

Ген (от греч. *генос* — род) — это структурная и функциональная единица наследственности. Сначала считали, что один ген определяет наследование одного признака. Однако дальнейшие исследования показали, что многие признаки кодируются группами генов. Однако независимо от того, какое количество генов определяет один признак, всегда один ген определяет развитие одной полипептидной цепи.

Поэтому сейчас принята концепция «один ген —

одна полипептидная цепь» (*вспомните, как происходят процессы транскрипции и трансляции*).

Ещё один учёный, который внёс чрезвычайно большой вклад в становление генетики как науки, — *Томас Хант Морган* (1866—1945). Как ни удивительно, но очень много научных открытий основывается не только на крепких знаниях, таланте и упорстве. Часто для успеха просто необходимы интуиция и удача. Например, необыкновенный успех опытов Менделя во многом обусловлен тем, что интуитивно учёный выбрал замечательный объект для опытов — горох. Последовавшая неудача, заставившая Менделя отказаться от дальнейших исследований, — также явилась результатом выбора неподопытных объектов — на этот раз неудачных. Морган для своих исследований выбрал не просто удачный, а идеальный объект, который стал со временем известнейшей генетической моделью — плодовой мушку *дрозофилу* (рис. 22).



Рис. 21. Т. Морган.

Идеальным объектом для генетических исследований дрозофила стала благодаря своим свойствам: у мушки всего 4 пары хромосом, её жизненный цикл составляет 10—20 суток, за которые одна самка даёт около 400 потомков.

Плодовых мушек легко изучать на протяжении всей их жизни. Кроме того, в клетках слюнных желез личинок дрозофил есть гигантские хромосомы, очень удобные для исследований, поскольку не нуждаются в микроскопах с очень большим увеличением.

С 1908 г. Морган начал свои исследования. Сначала он брал дрозофил в бакалейных и фруктовых магазинах. Он вылавливал их сачком, получив на это разрешение хозяев магазинов, которые потешались над чудачком-мухоловом. Тридцатипятиметровая комната для опытов, так называемая «fly-room» (мушинная комната) в Колумбийском университете, где Морган проводил свои исследования, быстро стала притчей во языцех. Всё помещение было заставлено бутылками, банками, плошками и колбами, в которых летали тысячи мух, копошились прожорливые личинки, все стекла этих сосудов были обвешаны куколками дрозофил. Бутылок не хватало, и ходили слухи, что рано утром по пути к лаборатории Морган и его студенты похищали бутылки для молока, которые жители Манхэттена выставляли вечером за двери!

Морган изучал выращенных им мух. Оказалось, что они внешне довольно сильно отличаются: кроме обычных красноглазых мух встречаются белоглазые, желтоглазые и даже розовоглазые. Бывают мухи с длинными и короткими крыльями и мухи с искривлёнными сморщенными крылышками, не способные летать. Дрозофилы отличаются формой и окраской брюшка, ног, антенн и даже щетинок, укрывающих их тело.

Морган скрещивал дрозофил, следя за наследованием огромного числа всех этих признаков. Анализируя результаты наблюдений, он пришёл к выводу, что некоторые признаки передаются потомкам вместе. Исходя из этого, Морган предположил, что гены, определяющие эти «сцепленные» признаки, не разбросаны по всей клетке, а сцеплены в особые «островки». Получалось, что все наследственные признаки мухи делятся на четыре «сцепленные» группы. Уже было известно, что у дрозофилы четыре пары хромосом. Отсюда Морган сделал вывод, что гены локализируются в хромосомах, причём в каждой хромосоме находится цепочка из сотен генов. Учёный установил: чем больше расстояние между двумя генами в хромосоме, тем выше вероятность разрыва цепи — гены, расположенные близко, разделяются крайне редко. Исходя из этих наблюдений, Морган составил карты расположения генов в хромосомах дрозофилы. Произошло это уже через год после утверждения в науке термина *ген*!

Кроме того, Морган установил, что некоторые признаки передаются только самцам или только самкам. Он сделал вывод, что гены, отвечающие за эти признаки, локализованы в хромосомах, которые определяют пол. Так им было открыто существование половых хромосом.

Результатом исследования Морганом дрозофил стала хромосомная теория наследственности. Её мы будем изучать чуть позже. Главный постулат этой теории такой: материальную основу наследственности представляют собой хромосомы, в которых локализованы гены.



Рис. 22. Дрозофила — популярнейший объект генетических исследований: а — самец; б — самка.

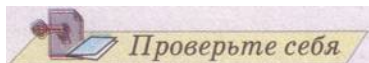
В 1933 г. Томас Морган был удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине «За открытия, связанные с ролью хромосом в наследственности». Он единственный из родоначальников генетики, кто удостоился такой чести.

Таким образом, в самом начале истории генетики можно выделить две фундаментальные вехи, которые определили суть этой науки. Первая — этап гибридологических исследований, начавшийся с опытов Менделя, доказавших существование некоторых дискретных наследственных факторов, которые передаются от родителей потомкам, подчиняясь определённым математическим законам. Вторая — цитологические исследования, основывающиеся прежде всего на опытах Моргана, доказавших, что носителями наследственных факторов являются хромосомы.

Задачи современной генетики. Генетика — одна из самых молодых и самых перспективных биологических дисциплин. В зависимости от объекта исследования выделяют генетику растений, животных, микроорганизмов, человека; от используемых методов — молекулярную генетику, биохимическую генетику, цитогенетику; от проблемы, которая стоит перед отдельным направлением, — эволюционную генетику, генетику развития, физиологическую генетику и другие. Генетические исследования широко применяют в медицине, сельском хозяйстве, микробиологической промышленности. Существуют целые области прикладной генетики — селекция и генетическая инженерия.

Как это ни удивительно, но главные задачи современной генетики почти не отличаются от задач, которые ставили перед собой ещё Мендель и Морган: 1) механизмы хранения и передачи генетической информации от родителей потомству; 2) способы и пути реализации этой информации в виде признаков и свойств организмов; 3) разнообразие типов, причин и механизмов изменчивости всех живых существ; 4) взаимосвязь процессов наследственности и изменчивости как движущих факторов эволюции органического мира.

Генетика является одним из самых жизненно важных направлений современной биологии. Она возникла немногим более столетия назад. Причиной её стремительного развития стала необходимость использования человечеством знаний, полученных этой наукой, как для развития других направлений биологии, так и для решения важных практических задач, прежде всего, выведения новых высокопроизводительных пород животных и высокоурожайных сортов растений, а также для потребностей медицины.



Проверьте себя

1. В чём состоит заслуга Менделя? 2. Кто является автором хромосомной теории наследственности? В чём суть этой теории? 3. Почему именно дрозофила оказалась замечательным объектом генетических исследований? 4. Какие задачи возникают перед современной генетикой?



Как вы считаете?

1. Если бы не существовало дрозофилы, то какой организм можно было бы настолько же успешно использовать в генетических исследованиях? 2. Какие новые задачи могут возникнуть перед генетикой во второй половине XXI века?

§ 6.

МЕТОДЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Термины и понятия: методы (гибридологический, цитогенетический, генеалогический, близнецовый, метод исследования патологии обмена веществ, дерматоглифический); молекулярно-генетические методы, рестриктаза, амплификация, геномика.

Объекты генетических исследований. Для исследования генетического аппарата живых существ используют специальные методы. Иногда исследователям приходится просто наблюдать за организмами, иногда — вторгаться в самые тонкие молекулярные структуры клетки. Поэтому, прежде всего, нужны подходящие для этого объекты. Все объекты генетических исследований, на которых, как на моделях, изучают основные закономерности наследственности и изменчивости, должны отвечать определённым требованиям: лёгкое получение из природы; свободное культивирование; многочисленное потомство; короткий репродуктивный период.

Таким требованиям среди прокариотов лучше всего отвечают *кишечная палочка* (рис. 23), среди эукариотов — *дрозофила*. Конечно, генетические исследования проводятся на всех живых организмах, но в качестве лабораторных объектов чаще всего используют эти два вида. Именно им наука обязана самыми большими открытиями в области генетики.

Методы исследований в генетике. Наверное, главным методом генетических исследований является гибридологический метод, или метод скрещивания. Именно он позволил Г. Менделю заложить основы генетики. И сегодня этот метод успешно используется учёными в генетических исследованиях. Суть его проста. Сначала проводятся скрещивания организмов, имеющих признак, интересующий исследователя, потом у полученного потомства изучают закономерности наследования этого признака. С помощью гибридологического метода можно установить, каким образом наследуется тот или иной признак.

Цитогенетический метод — более современный метод генетических исследований. Для его применения необходимы световой микроскоп с высокой разрешающей способностью (приходится изучать структуры, находящиеся в ядре), специальное оборудование и технические приборы. Сущность цитогенетического метода — это, прежде всего, изучение числа, формы и размеров хромосом. Хромосомные параметры, как правило, уникальны для каждого вида животных и растений (рис. 24).

В каждой соматической клетке человека содержится 23 пары хромосом. В современных лабораториях для цитогенетического исследования

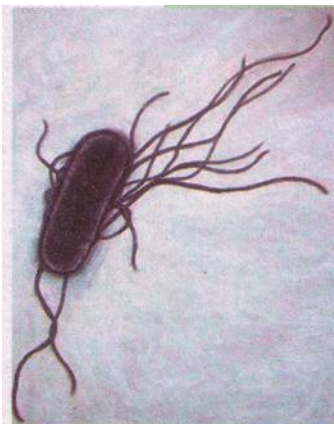


Рис. 23. Электронно-микроскопическое изображение кишечной палочки.

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

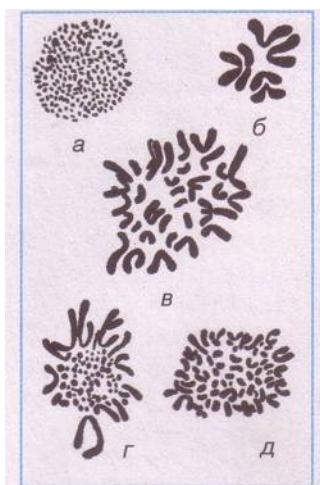


Рис. 24. Так выглядят кариотипы: а — речного рака; б — малярийного комара; в — домашней кошки; г — курицы; д — лошади во время метафазы митоза.

берут мазок периферической крови («анализ крови из пальца») и выделяют лейкоциты, которые помещают в специальную среду. Хромосомы становятся видимыми под световым микроскопом только во время клеточных делений, поэтому добавлением специальных веществ стимулируют деление лейкоцитов. После того как клетки начинают готовиться к делению, в среду добавляют другое вещество, которое останавливает процесс деления клеток на определённой стадии. Потом используют специальный краситель, делающий хромосомы заметными. Исследователь подсчитывает число хромосом, по специальным признакам определяет, какой паре принадлежит та или иная хромосома, и таким образом делает вывод о структуре и числе хромосом в наборе.

Цитогенетический метод широко применяют в медицине для выявления причин ряда заболеваний человека, связанных с нарушением числа хромосом, поломками или изменениями структуры некоторых из них.

Генеалогический метод ещё называют методом родословных. Его суть состоит в изучении изменения любого признака в ряду поколений подопытного организма. Для этого следует изучить как можно больше его родственников, составить родословную, в которой отметить всех, имеющих анализируемый признак.

Задолго до появления генетики этим методом пользовались люди, особенно тщательно заботившиеся о получении здоровых и успешных потомков. В династиях египетских фараонов и европейских королей тщательно изучали родословные, записывали рождение каждого ребёнка в специальные книги. Да и многие другие семьи составляли родословные и знали свой род намного дальше, чем современные семьи, где, как правило, знают своих предков не далее прабабушек и прадедушек.

Изучая родословную, можно с той или иной вероятностью предусмотреть появление больного ребёнка, предугадать, какую внешность будут иметь потомки, даже то, какие черты характера унаследует ребёнок от своих предков. При генеалогическом методе исследований изучают как патологические признаки и болезни, так и наследование обычных признаков, например, внешности человека: цвет глаз, курчавость волос, форма носа и так далее.

Известно, что многие представители королевской династии Габсбургов имели довольно большой нос с горбинкой и выпяченную нижнюю губу. Одной из представительниц этого королевского дома была королева Франции Анна Австрийская, описанная А. Дюма в «Трёх мушкетёрах»:

«Анне Австрийской было в то время лет двадцать шесть или двадцать семь, и она находилась в полном расцвете своей красоты. У неё была походка королевы или богини. Отливавшие изумрудом глаза казались совершенством красоты, были полны нежности и в то же время величия. Маленький ярко-алый рот не портила даже нижняя губа, слегка выпяченная, как у всех отпрысков австрийского королевского дома...». Описанная автором нижняя губа королевы — генетический признак, наследование которого изучено генеалогическим методом на примере родословной Габсбургов.



Название собачьего корма «Педигри» происходит от английского слова "pedigree" (породистый, племенной), которое в свою очередь происходит от французского «pied de grue», что означает «отпечаток ноги журавля». Этот отпечаток напоминает линии, расходящиеся на генеалогическом древе. Таким образом, слово *педигри* является термином, которым в генетике животных обозначают понятие «родословная». При построении родословных используют и другие термины: того, для кого составляют родословную, то есть главного исследуемого, называют *пробандом*, его родных братьев и сестёр — *сибсами*, браки между родственниками — *инбридингом* (рис. 25).

Интересным примером генеалогического метода как способа изучения механизма наследования генетической болезни может служить родословная последнего представителя Российского царского дома царевича Алексея Романова. Как известно, мальчик страдал гемофилией – редчайшим генетическим заболеванием, при котором кровь не сворачивается и не образует тромба, закупоривающего рану. Исследователи, изучавшие родословную царской семьи, определили, что фатальный ген Алексей получил от своей прабабки, английской королевы Виктории, которая, не будучи больной, носила в своём генотипе гены, вызывающие гемофилию. Эти гены Виктория передала одному из своих сыновей, некоторым внукам и правнукам, в том числе и российскому царевичу.

Близнецовый метод. Суть этого метода состоит в наблюдении за однояйцевыми (монозиготными) близнецами (рис. 26). Напомним, что появление таких близнецов возможно в том случае, когда на первых этапах деления зигота распадается на две или больше частей, из которых развиваются



Рис. 26. Монозиготные близнецы: попробуйте найти между ними отличия.

самостоятельные организмы. Все эти организмы имеют одинаковый генетический аппарат, то есть их можно назвать клонами. Сравнивая близнецов, изучают сходства и отличия генетически обусловленных признаков, таких, как: цвет глаз, кожи и волос, форма рта, носа, губ и ушных раковин, родимые пятна, рисунок кожных узоров на пальцах и ладонях. Кроме того, метод включает анализ состояния здоровья и течения различных заболеваний. Изучая близнецов, можно определить, как окружающая среда влияет на организм, какие изменения вызывают условия жизни, ведь генетические наборы

близнецов одинаковы, и все отличия в строении их тел, характерах, состоянии здоровья объясняются исключительно влиянием внешней среды.

Эти четыре метода — классические методы генетических исследований. В последнее время применяют ещё и другие методы.

Метод исследования патологии обмена веществ используют для массовых обследований людей, среди которых необходимо выявить страдающих наследственными нарушениями обмена веществ. Во всём мире в первые дни жизни у новорождённых детей берут мазок крови из большого пальца ноги. С помощью специальных химических реактивов определяют, нет ли у ребёнка такого наследственного нарушения обмена веществ, как *фенилкетонурия* — заболевания, связанного с неправильным обменом аминокислот, сопровождающегося накоплением фенилаланина и его токсичных продуктов. Следствием фенилкетонурии может стать тяжёлое поражение организма и умственная отсталость. Эту наследственную болезнь необходимо диагностировать на самых ранних сроках жизни, потому что при соблюдении специальной диеты (продукты практически не должны содержать фенилаланина) ребёнок вырастает практически здоровым: генетический дефект остаётся, но внешне болезнь не проявляется и позволяет человеку вести нормальный образ жизни.

Дерматоглифический метод — метод исследования отпечатков ладоней. Как известно, каждый человек имеет чётко индивидуальный характер рисунка на кончиках пальцев и ладонях. Все знают о том, что отпечатки пальцев исследуют в криминалистике, но немногим известно, что дерматоглифический метод применяют и для генетических исследований. Дело в том, что у больных с наследственными хромосомными патологиями кожный рисунок ладоней имеет свои особенности. Обследуя родителей, можно заподозрить такую же болезнь и у их детей (рис. 27).

Сам метод очень простой: на поверхность стеклянной пластинки наносят чёрную типографскую краску. Человек прижимает ладони к этой пластинке и затем делает отпечатки ладоней на листе бумаги. Специалист изучает оттиски ладоней через увеличительное стекло, оценивая их специфические признаки.

Молекулярно-генетические методы исследований стали достижением биологической науки второй половины XX ст. Они позволяют изучить саму структуру ДНК, определить сходства и отличия ДНК разных организмов, их

участков, найти повреждения в структуре ДНК и даже расшифровать первичную последовательность оснований в ДНК или РНК. Молекулярно-генетические исследования — это разнообразные методы и методики. Общим для всех их является, во-первых, выделение образца ДНК исследуемого организма и, во-вторых, использование генно-инженерных технологий. Для получения ДНК берут любые клетки, которые содержат ядра. Чаще всего у человека — это лейкоциты крови, клетки слизистой оболочки рта (для их получения достаточно легко провести шпателем по внутренней поверхности щеки) или, если изучается геном эмбриона, — околоплодная жидкость.

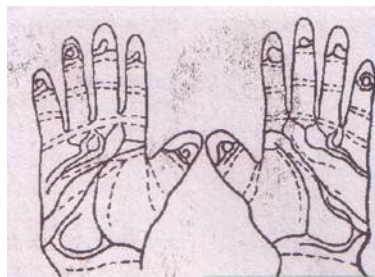


Рис. 27. По расположению основных дерматоглифических линий на ладонях человека можно определить носителей наследственных болезней.

Преимущество молекулярно-генетических методов в том, что для их проведения необходимо совсем незначительное количество материала. Изучить ДНК организма можно по одному единственному волосу, ничтожному мазку крови, малюсенькому кусочку кожи или кости.

Для проведения молекулярно-генетических исследований почти всегда используют только небольшой фрагмент ДНК, содержащий интересующие гены. Для получения такого фрагмента применяют специальные ферменты **рестриктазы** (от лат. *рестрикций* — ограничение). Их особенностью является то, что они режут молекулу ДНК в строго определённом месте. Используя наборы разных рестриктаз, удаётся вырезать из молекулы ДНК нужные фрагменты небольшого размера.

Следующий этап — увеличение количества полученных фрагментов ДНК. Это возможно благодаря способности молекулы ДНК к самоудвоению. Увеличение копий ДНК называют **амплификацией** (от лат. *амплификация* — усиление, увеличение). В живом организме амплификация — естественный процесс репликации ДНК, а в лабораторных условиях его подменяет специальная методика — **полимеразная цепная реакция (ПЦР)**. Полученная ДНК является материалом для исследований.

Современные молекулярно-генетические методы позволяют с наивысшей точностью установить родственные отношения двух особей, в том числе и давно умерших людей, если доступны их биологические материалы (кости, волосы). Суть методики проста: сравнивая определённые участки ДНК разных людей, определяют степень сходства последовательности нуклеотидов этих участков. Именно так были идентифицированы члены погибшей семьи последнего российского императора Николая II.

Молекулярно-генетические методы, благодаря их большой точности, используют в судебной медицине, например, метод «генетических отпечатков пальцев». Из минимального количества биологического материала, найденного на месте преступления (крови, слюны, волос, спермы), выделяют ДНК и расщепляют её на фрагменты. Эти фрагменты

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

разделяют в специальных носителях, получая картинку расположения полос, которую и называют генетическими отпечатками пальцев. Она уникальна для каждого человека, совпадая только у однояйцевых близнецов. Ведь каждый человек по нюансам нуклеотидных последовательностей, как и по папиллярным узорам, уникален. «Генетические отпечатки пальцев» вносят в специальную базу и точно так же, как настоящие отпечатки пальцев сравнивают с «генетическими отпечатками пальцев» подозреваемого. Этот метод также позволяет установить отцовство – у родителей и детей отпечатки в определённой степени похожи.

Изучением ДНК организма в целом занимается наука **геномика**. Проект «Геном человека», стартовавший в 1990 году и ещё не завершённый, стал одной из самых грандиозных научных программ. Главная цель этого проекта — определить последовательности нуклеотидов ДНК человека (табл. 1).

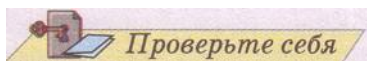
Таблица 1

Степень сходства геномов человека и живых организмов других видов

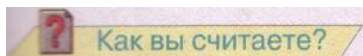
Сравниваемые виды	Степень сходства геномов
Человек — человек	99,9 %
Человек — шимпанзе	98,7 %
Человек — горилла	98,38 %
Человек — собака	95 %
Человек — круглый червь	74 %
Человек — банан	50 %
Человек — нарцисс	35 %

В современной генетике применяют большое количество методов исследований, однако основным как был, так и остаётся гибридологический метод. Именно он позволяет наблюдать, каким образом наследуются признаки.

Современные генетики широко пользуются физическими и химическими методами в молекулярных исследованиях, позволяющих изучить тонкую структуру генетического аппарата организмов. Результаты генетических исследований используются в медицине, зоологии, ботанике, эволюционной биологии, криминалистике, селекции пород животных и сортов растений, биотехнологиях.



1. Каким должен быть модельный объект генетических исследований?
2. Какой метод генетических исследований стал основой нового направления развития биологии как науки?
3. Почему гибридологический метод остаётся основным методом генетических исследований со времён Менделя до наших дней?
4. В каких сферах жизни можно использовать результаты генетических исследований?



1. Можно ли найти что-либо общее в методах генетических исследований? 2. Представьте себе генетику будущего. Какие новые методы генетических исследований могут появиться?

§ 7.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ И СИМВОЛИКА

Термины и понятия: ген, локус, аллель, доминантный аллель, рецессивный аллель, гомозигота, гетерозигота, геном, генотип, фенотип, гибрид.

Ген, локус, аллель и другие основные понятия генетики. Предметом изучения генетики как науки являются закономерности наследования признаков и свойств организма. Наследственные свойства организма передаются в процессе размножения. При половом размножении наследственную информацию несут половые клетки, при бесполом — соматические, однако и в том, и в другом случае её носителями служат гены или, как их ещё называют, единицы наследственности. Это главное, центральное понятие генетики. Каждый ген расположен в определённой хромосоме, в которой занимает четко определённое место. Место в хромосоме, её участок, где находится конкретный ген (рис. 28), называют локусом (от лат. *локус* — место, участок).

Каждая соматическая клетка организма содержит диплоидный набор хромосом (его обозначают $2n$, где n — число хромосом в гаплоидном наборе). Все хромосомы парные. Гены, которые влияют на разные проявления одного и того же признака: жёлтую или зелёную окраску семян гороха, голубой или карий цвет глаз человека (рис. 29), белую или красную расцветку лепестков мака-самосейки (рис. 30), расположены в одинаковых локусах парных (гомологических) хромосом. Их называют аллельными генами, или аллелями (от греч. *аллелон* — взаимный). Разные аллели гена располагаются в тех же локусах гомологических хромосом. Хромосома может содержать только один аллель какого-либо гена.

В каждой паре гомологических хромосом одна — отцовская, вторая — материнская. Соответственно, один аллель каждого гена потомство получает от отца, другой — от матери.

Аллельное состояние генов всегда альтернативное, то есть аллели имеют разные и, как правило, противоположные свойства. Например, цвет лепестков белый или красный, человек нормального роста или карлик, кот рыжий или чёрный определяют разные аллели одного и того же гена. Причём один аллель чаще всего сильнее другого. Это значит, что если у одной особи присутствуют два аллеля, то внешне будет проявляться только один из них, более сильный. Такой аллель называют доминантным (от лат. *доминантис* — господствующий). Он подавляет проявление второго аллеля того же гена. «Слабый» аллель, который подавляется, называют рецессивным (от лат. *рецессус* — отступление).

В обеих гомологических хромосомах могут находиться одинаковые (оба доминантных или оба рецессивных) аллеля гена. Такой организм называют *гомозиготным* (от лат. *гомо* — одинаковый и *зигота*). Понятно, что внешне будет проявляться тот единственный признак, который определяют эти аллели. В гомологических хромосомах могут содержаться разные аллели



Рис. 28. Так схематично выглядит расположение локусов (чёрные полоски) на двух хроматидах.



Рис. 29. Карий цвет глаз человека определяет доминантный аллель, голубой — рецессивный.



Рис. 30. Белая и красная окраска лепестков мака обусловлены разными аллелями одного и того же гена.

одного гена: в одной хромосоме — доминантный, в другой — рецессивный. Такой организм называют **гетерозиготным** (от лат. *гетеро* — разный и *зиготос*). В этом случае внешне будет проявляться «сильный» ген, который определяет доминантный признак.

Аллельные гены в гомозиготном или гетерозиготном состоянии составляют генотип, соответственно гомозиготный или гетерозиготный. Также генотипом принято называть всю совокупность генов, присущих данной особи.

Признаки и свойства организма, являющиеся следствием проявления генотипа, называют фенотипом (от греч. *файнотип* — представляю). Фенотипом называют или определённые признаки организма, обусловленные гомозиготными или гетерозиготными сочетаниями генов, определяющими конкретный признак (зелёный или карий цвет глаз, высокий или низкий рост), или внешний вид человека в целом, например, высокий блондин с синими глазами, курносый носом, широким лицом и пухлыми губами, который формируется всеми генами (генотипом) организма.

Вместе с тем в генетике часто используют ещё один, близкий по своему смыслу к понятию генотип, термин — геном. Это весь генетический материал (то есть ДНК) гаплоидного набора хромосом. В чём же различие междутерминами «геном» и «генотип»? Дело в том, что ДНК, кроме генов, содержит и дополнительные участки, выполняющие другие функции. Значение некоторых из них и сейчас остаётся загадкой.

Влияние среды на наследование или проявление признаков. На формирование признаков влияет не только генотип организма, но и окружающая среда, в которой этот организм развивается. Некоторые признаки совсем не подвержены влиянию окружающей среды и зависят только от генетического кода. Например, группа крови человека не изменится под влиянием того, в каких условиях он рос и живёт. На формирование многих других признаков окружающая среда влияет. Например, если мужчина генетически запрограммирован быть сильным богатырём, но в процессе развития ему постоянно не хватало питательных веществ и микроэлементов, может сформироваться хлипкий человек среднего роста.

Символика, используемая в генетике. Как мы уже узнали из предыдущего параграфа, основным методом генетики был и остаётся гибридологический. Это связано с тем, что главный вопрос генетики — механизм передачи признаков родительских форм потомству, а исследовать его можно, прежде всего, именно этим методом.

В генетике Гибридизацией называют не всякое скрещивание, а только такое, в котором скрещиваемые особи чётко различаются своими генотипами. Потомство, получаемое от таких скрещиваний, называют гибридным (от лат. *гибрида* — помесь), а отдельные особи — гибридами.

Для записи результатов скрещиваний в генетике используют специальные символы. Гены, относящиеся к одной аллельной паре, обозначают одной буквой латинского алфавита. Доминантные аллели записывают прописной буквой, например А, рецессивные — малой, например, а. Таким образом, запись АА означает: гомозиготный генотип (организм) по данному признаку содержит два доминантных аллеля гена А, запись аа — гомозиготный генотип (организм) по данному признаку содержит два рецессивных аллеля гена А, запись Аа — гетерозиготный генотип (организм).

Для записи схемы скрещивания в генетике родительское поколение принято обозначать буквой Р (от лат. *парентс* — родители), скрещивание — знаком Х. Записывая схему, на первое место ставят женский пол, который обозначают символом  (зеркало Венеры), на второе — мужской, обозначаемый символом  (щит и копьё Марса).

Гибриды, полученные в результате скрещивания, обозначают буквой F (от лат. *филиала* — дети): первое поколение — F1, второе — F2 и так далее.

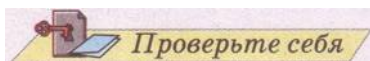
При образовании гамет в результате мейоза гомологичные хромосомы (те, в которых находятся аллельные гены) расходятся в разные гаметы. Гомозиготный (АА или аа) организм имеет два одинаковых аллеля, и все гаметы несут только этот ген, а значит гомозиготные особи дают только один тип гамет. Гетерозиготный организм имеет аллели А и а и образует равное число гамет, которые несут первый и второй ген. Таким образом, гетерозиготная особь, в отличие от гомозиготной, продуцирует два типа гамет (табл. 2).

Таблица 2

Пример записи схемы скрещивания

Родители	♀	♂
P.(генотипы родителей)	АА	аа
	×	
G (гаметы родителей)	А	а
F1 (гибриды первого поколения)	Аа	

Генетика — наука с чётко прописанной терминологией. Приступая к изучению генетики, прежде всего необходимо определиться со смыслом основных генетических понятий: ген, локус, аллель, генотип, фенотип, гомозигота и гетерозигота. Употребление этих терминов предполагает использование специальной символики, которую нужно запомнить.



1. Что является единицей наследственности? 2. Какие гены называют аллельными? 3. В чём различие понятий *генотип* и *геном*? 4. Какую особь в генетике называют гибридной, а какую — нет? 5. Фенотип определяет генотип или наоборот? Почему?



1. Почему для обозначения понятия *единица наследственности* использовали латинское слово *genus* (дженус) — род? 2. Почему именно генетикатребует очень чёткой терминологии?

§ 8.

ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ, ИХ СТАТИСТИЧЕСКИЙ ХАРАКТЕР

Термины и понятия: моногибридные, дигибридные и полигибридные скрещивания, законы Менделя, закон чистоты гамет; решётка Пеннета; менделирующие признаки, менделевское наследование.

В чём повезло Г. Менделю. Наверное, в каждой науке есть что-то, что со временем становится объектом поговорок и притч. В физике это — яблоко Ньютона, в химии — периодическая система элементов, которая приснилась Менделееву, в генетике — горох Менделя. Самой большой удачей Г. Менделя стал именно выбор объекта исследований — *гороха посевного*. Это самоопыляющийся вид, поэтому все растения, выбранные учёным для исследований, имели гомозиготные аллели генов по всем интересующим его признакам. Сам того не зная, Мендель использовал в своих исследованиях *чистые линии* растений, которые и сегодня являются идеальными моделями для проведения гибридологических опытов. Как вы, наверное, помните, чистая линия — это группа генетически однородных организмов, гомозиготных по всем генам. У растений чистые линии получают путём самоопыления, у животных — близкородственными скрещиваниями (когда братьев из поколения в поколение скрещивают с их сёстрами).

Ничего не подозревая, Г. Мендель проводил серии опытов, в которых последовательно изучал наследование: только одного признака — моногибридные (от лат. *моно* — один и *гибрид* — скрещивание); двух признаков — дигибридные (от лат. *ди* — два и *гибрид* — скрещивание); многих признаков — полигибридные (от лат. *поли* — много и *гибрид* — скрещивание).

Первый закон Менделя Суть опытов Менделя проста: он сажал жёлтую и зелёную горошины, выращивал из них растения, потом искусственно переносил пыльцу с цветков одного растения на цветки другого и подсчитывал, какое количество зелёных и жёлтых горошин будет в каждом бобе. Такие же опыты Г. Мендель проводил с гладкими и морщинистыми горошинами, другими признаками гороха. Неожиданным оказалось то, что в потомстве всегда соблюдалась математическая закономерность между числом жёлтых и зелёных или гладких и морщинистых горошин.

В первом поколении потомства, полученного от скрещивания двух разных линий гороха (линии, которая всегда давала только зелёные горошины, и линии, все горошины которой были жёлтыми), все горошины были только жёлтого цвета.

Именно это наблюдение позволило Менделю установить закономерность, со временем названную первым законом Менделя, или законом единообразия гибридов первого поколения: *первое поколение гибридов единообразно по фенотипу и генотипу*.

Учёный просто констатировал факт: все гибриды первого поколения одинаковые и подобны одной из родительских форм. К сожалению, сам он не мог знать, с чем связана такая закономерность. Однако сейчас несложно разобраться в сути этого явления — в его цитологических основах.

В горохе жёлтая окраска семян является доминантной, а зелёная — рецессивной. Поскольку для опытов использовались чистые линии, все растения с жёлтыми горошинами были доминантными гомозиготами по генам окраски семян (обозначим этот аллель буквой А), то есть имели генотип АА. Все растения с зелёными плодами были рецессивными гомозиготами по этому гену и имели генотип аа. Как известно, к каждой половой клетке переходит только одна хромосома из пары, поэтому растения с жёлтыми семенами производили только гаметы А, а растения с зелёными семенами — только гаметы а. Объединение таких гамет в одной зиготе давало генотип Аа, который был одинаковым для всех потомков (так как в таком случае никакие комбинации, кроме Аа — невозможны).

Таким образом, первое поколение растений, полученных от скрещивания особей разных чистых линий, было гетерозиготным по гену окраски семян и имело жёлтую окраску горошин в соответствии с тем, что доминантный аллель (определяющий жёлтый цвет) доминирует над рецессивным (определяющим зелёный цвет).

Второй закон Менделя и закон чистоты гамет. Дальнейшие исследования Мендель проводил уже с горошинами полученных им гибридов. Снова посадив горошины, он таким же образом начал скрещивать между собой растения, которые из них выросли. Дождавшись созревания семян, он подсчитывал соотношение зелёных и жёлтых горошин. Получалось: сколько бы горошин ни завязалось на растениях, всегда $1/4$ часть горошин были зелёными, а $3/4$ — жёлтыми.

Это наблюдение со временем сформулировали как второй закон Менделя — закон расщепления: *при скрещивании гибридов первого поколения между собой наблюдается расщепление признаков в соотношении 3:1*.

Результат опытов позволил Менделю сделать сенсационный для его времени вывод: признак, исчезающий у гибридов первого поколения, на самом

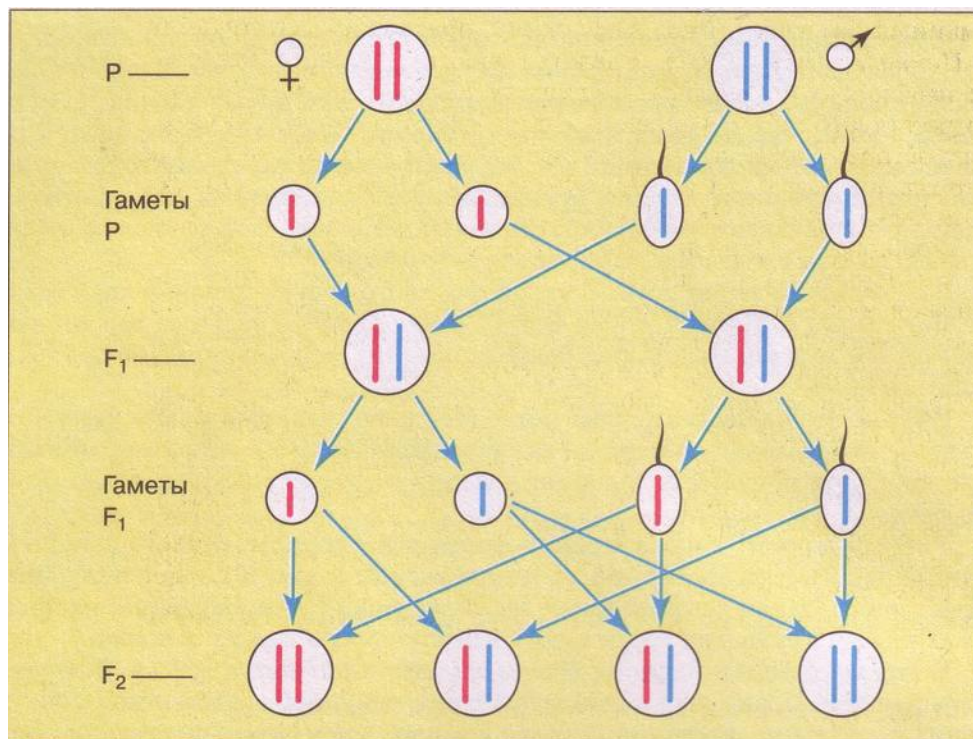


Рис. 31. Цитологические основы моногибридного скрещивания и закона чистоты гамет. Хромосомы, несущие доминантный признак (жёлтый цвет окраски гороха) — красные, хромосомы, несущие рецессивный признак — синие. Из схемы видно, что в каждую гамету попадает только один аллель.

деле не теряется, а только на некоторое время подавляется и проявляется во втором гибридном поколении.

Кроме того, Г. Мендель сделал ещё одно революционное предположение, со временем полностью подтверждённое. При жизни учёного не было ничего известно о том, что носителями информации являются гены, что существуют хромосомы, и набор их парный, о том, что такое мейоз. Однако Мендель сумел увидеть, что при образовании гибридов наследственные факторы (так он называл гены) не смешиваются, а хранятся в неизменном виде. Кроме того, он определил, что в каждую гамету попадает только один фактор, то есть гаметы «чисты» от смешанных признаков. Таким образом, у гибрида присутствуют оба фактора — доминантный и рецессивный, а проявление признака определяет, какой из них доминантный, а какой рецессивный. То, что Мендель назвал гипотезой чистоты гамет, сегодня называют **законом чистоты гамет: при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один аллель из пары аллелей данного гена** (рис. 31).

Решётка Пеннета Для удобства анализа цитологических основ процессов, происходящих при скрещивании гибридов первого поколения и получении гибридов второго поколения, с помощью генетической символики делают специальные записи. Для этого используют модель — решётку Пеннета. Она представляет собой таблицу, в которой удобно записывать, какие гаметы принимают участие в размножении и какие гибриды будут получены в разных

комбинациях этих гамет. Эту схему предложил англичанин *Р. Пеннет* (1875—1967). Сделать решётку Пеннета несложно: необходимо нарисовать таблицу, у которой число столбцов соответствует числу вариантов гамет, продуцируемых отцовским организмом, а количество строк — числу вариантов гамет, которые производятся организмом матери. Потом в строки по вертикали записывают генотипы материнских гамет, а вверху по столбцам — варианты отцовских гамет. На пересечении вертикальных и горизонтальных линий записывают генотипы потомков и получают все варианты возможных гибридных форм и их количественные соотношения. В качестве примера рассмотрим классический опыт Менделя с зелёными и жёлтыми горошинами.

Первое скрещивание. Переносим пыльцу с цветков растения с бобами зелёного цвета на пестики цветков растения с бобами жёлтого цвета. Генотип гороха с жёлтыми семенами — АА, гороха с зелёными семенами — аа. Гаметы отцовского организма только а, гаметы материнского организма только А.

Составим решётку Пеннета (табл. 3), из которой следует, что все гибридные особи первого поколения F1 имеют генотип Аа, хотя по фенотипу все растения подобно материнской особи имеют жёлтую окраску бобов.

Таблица 3

**Генотипы и фенотипы потомков в первом поколении
моногибридного скрещивания**

♂	♀	А
		Аа жёлтые
а		

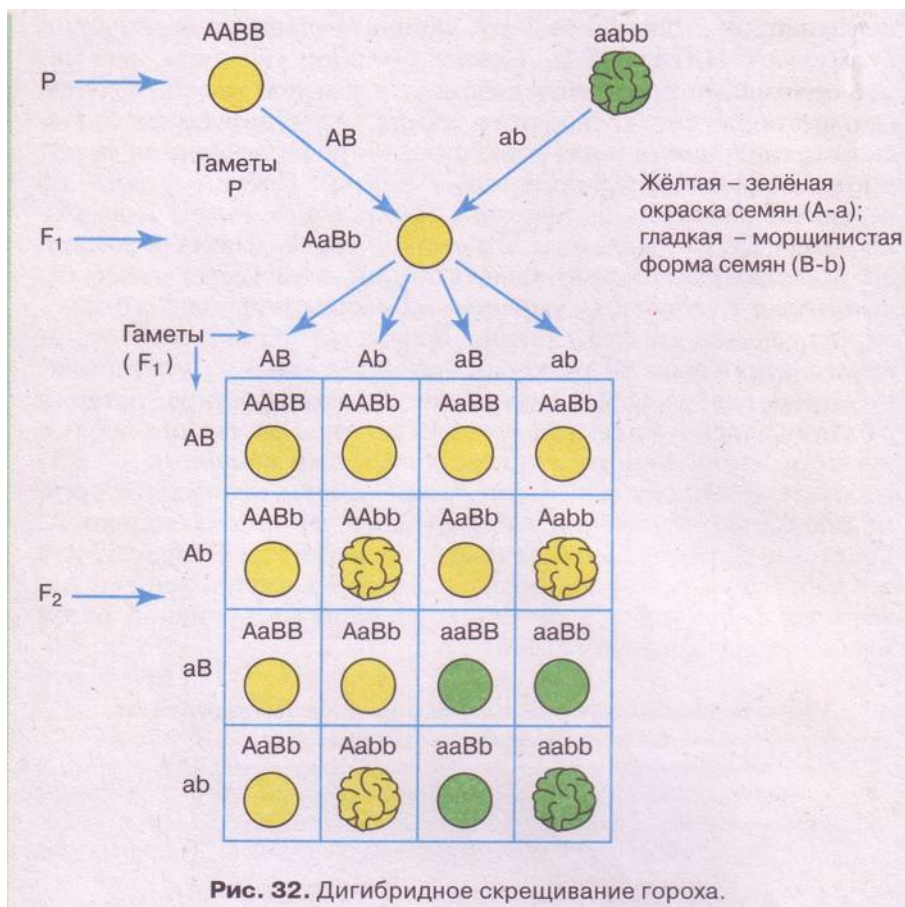
Второе скрещивание. Гибриды первого поколения имеют генотип Аа. Гаметы отцовского организма А или а. Гаметы материнского организма А или а.

Составляем решётку Пеннета (табл. 4). Чётко видно, что гибриды второго поколения F2 имеют три разных генотипа: АА, Аа и аа. Соотношение всех возможных генотипов: 1АА : 2Аа : 1аа. Тогда как фенотипов два: жёлтые горошины (это растения с генотипами АА и Аа) и зелёные горошины (растения с генотипом аа). Соотношение фенотипов — 3 жёлтые горошины : 1 зелёная горошина.

Таблица 4

**Генотипы и фенотипы потомков во втором поколении
моногибридного скрещивания**

♂	♀	А	а
		АА жёлтые	Аа жёлтые
А			
а		Аа жёлтые	аа зелёные



Третий закон Менделя. Дальнейшие свои опыты Мендель немного усложнил. Теперь, вместо статистики наследования одного признака, он начал изучать, как наследуются два независимых признака, выбрав первым признаком хорошо известную окраску горошин, а в качестве второго — форму горошин, которая бывает или гладкой (доминантный признак), или морщинистой (рецессивный признак). Такое скрещивание, при постановке которого изучают закономерности наследования двух признаков, как вы помните, называется дигибридным.

Скрестив чистые линии доминантной и рецессивной форм, Мендель получил в первом поколении в полном соответствии с законом единообразия гибридов первого поколения растения с семенами доминантного типа: все горошины были жёлтые гладкие.

Скрещивание гибридов первого поколения между собой дало очень интересный и неожиданный результат (рис. 32): горошины полученных растений имели четыре фенотипа, которые распределялись в соотношении: 9 частей гладких жёлтых горошин (полностью доминантный фенотип), 3 час-

ти гладких зелёных горошин (по одному признаку доминантный, по второму — рецессивный), 3 части морщинистых жёлтых горошин (также по одному признаку доминантный, по второму — рецессивный) и 1 часть морщинистых зелёных горошин (полностью рецессивный фенотип).

Рассмотрим генетические аспекты скрещивания этих растений с помощью решётки Пеннета, обозначив ген, ответственный за окраску горошин, буквой А, а ген, ответственный за их форму, — буквой В. Родительские формы — чистые линии по двум признакам: жёлтые гладкие (ААВВ) и зелёные морщинистые (аавв). При опылении растения с жёлтыми гладкими бобами пыльцой растений с зелёными морщинистыми бобами будут образовываться следующие гаметы: гаметы матери АВ и гаметы отца ав.

Составляем решётку Пеннета для первого поколения (табл. 5), согласно которой все особи в поколении F1 имеют генотип АаВв и доминантный фенотип жёлтый гладкий.

Таблица 5

Генотипы и фенотипы потомков в первом поколении дигибридного скрещивания

♂ \ ♀	♀	АВ
♂	ав	АаВв жёлтый гладкий

При втором скрещивании у материнского организма уже будет четыре гаметы (АВ, Аb, аВ, ав) и такие же гаметы (АВ, Аb, аВ, ав) — у отцовского. Составляем решётку Пеннета (табл. 6).

Таблица 6

Генотипы и фенотипы потомков во втором поколении дигибридного скрещивания

♂ \ ♀	♀	AB	Av	aB	av
AB		AABV жёлтые гладкие	AABv жёлтые гладкие	AaBV жёлтые гладкие	AaBv жёлтые гладкие
Av		AABv жёлтые гладкие	AAvv жёлтые морщинистые	AaBv жёлтые гладкие	Aavv жёлтые морщинистые
aB		AaBV жёлтые гладкие	AaBv жёлтые гладкие	aaBV зелёные гладкие	aaBv зелёные гладкие
av		AaBv жёлтые гладкие	Aavv жёлтые морщинистые	aaBv зелёные гладкие	aavv зелёные морщинистые

Как ни странно, но у гибридов второго поколения появились новые формы горошин, которых не было ни у родительских организмов, ни у «прародителей»: зелёные гладкие и жёлтые морщинистые горошины. Из такого, каза-

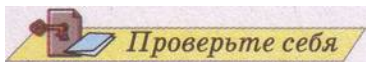
РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

лось бы, простого наблюдения Мендель сделал гениальный вывод: разные признаки наследуются независимо друг от друга и могут создавать новые комбинации признаков у потомства. Это и есть третий закон Менделя, или закон независимого наследования: *каждая пара Признаков наследуется независимо от других пар.*

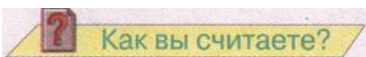
Таким образом, если рассматривать у полученных гибридов наследование каждого признака отдельно, то получим соотношение гладких и морщинистых горошин 12:4, жёлтых и зелёных тоже 12:4. Сократим эти числа на 4 и получим всё то же соотношение 3:1, что и для гибридов второго поколения при моногибридном скрещивании. Таким образом, при дигибридном скрещивании во втором поколении образуется 9 генотипов и 4 фенотипа.

Признаки, которые наследуются согласно законам Менделя, называют **моногогенными** (то есть определяемыми одним геном), или **менделирующими признаками**, а соответствие наследования признаков законам Менделя в процессе какого-либо скрещивания — менделевским наследованием.

Эксперименты Менделя доказали, что признаки, которые определяют одним геном, не исчезают и могут появляться в ряду поколений. Кроме того, учёный доказал, что разные признаки наследуются независимо друг от друга. Таким образом, он установил дискретную природу наследования.



1 При каких типах скрещиваний выполняется второй, а при каких — третий закон Менделя? 2, В чём заключалась идея гипотезы чистоты гамет? 3. Для чего была придумана решётка Пеннета? 4, Какие признаки называют менделирующими?



1 Что в работе Менделя стало результатом гениальной наблюдательности и научного анализа, а в чём ученому просто повезло? 2. Известны ли вам менделирующие признаки человеческой внешности? Если нет, то какими они должны быть?

§ 9. ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ АЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Термины и понятия доминирование; неполное доминирование; кодоминирование; сверхдоминирование; анализирующее скрещивание.

Мнимые отклонения от законов Менделя. Вспомним: признаки, которые наследуются согласно законам Менделя, называют менделирующими, а соответствие их наследования этим законам — менделевским наследованием. Почему используют такие названия? Разве не все чёткие качественные признаки наследуются согласно законам Менделя? Оказывается, что иногда при постановке гибридологических опытов наблюдается расщепление признаков у потомства, отличающееся от установленного Менделем. Существуют правила и даже законы генетики, объединённые под общим понятием **мнимые отклонения от законов Менделя**. Почему мнимые? Потому что во всех этих случаях только фенотипическое проявление признаков отличается от менделевского наследования, тогда как генотипы наследуются точно по законам Менделя. Все эти отклонения, как правило, являются



Рис. 33. Три типа окраски лепестков космеи, вызванные разными генотипами: *а* — доминантная гомозигота $\mathbb{A}\mathbb{A}$; *б* — гетерозигота $\mathbb{A}\mathbb{a}$; *в* — рецессивная гомозигота $\mathbb{a}\mathbb{a}$.

следствием взаимодействия генов между собой. Рассмотрим, к чему могут привести взаимодействия аллельных генов.

Доминирование Это классический, можно даже сказать, простейший тип взаимодействия генов: один аллель — доминантный, второй — рецессивный. Доминантный аллель подавляет действие рецессивного, поэтому и гетерозиготы, и доминантные гомозиготы фенотипически имеют доминантный признак. Во втором поколении гибридных скрещиваний особи с гомозиготным фенотипом выщепляются в соотношении к доминантным — 1:3.

Все опыты Менделя — типичные примеры полного доминирования.

Неполное доминирование — тип взаимодействия генов, при котором в гетерозиготе проявляется не доминантный признак, а что-то среднее, промежуточное между доминантным и рецессивным признаками.

Примером такого типа взаимодействия генов является наследование окраски цветков садового растения *космеи* (его народное название «растрёпанная барышня»). Условно доминантный гомозиготный генотип (его записывают буквами с особыми обозначениями $\mathbb{A}\mathbb{A}$) обеспечивает малиновую окраску лепестков, условно рецессивный генотип ($\mathbb{a}\mathbb{a}$) — белую. Гетерозиготные растения ($\mathbb{A}\mathbb{a}$) имеют бледно-розовую окраску венчика (рис. 33).

При неполном доминировании гетерозиготный организм узнать легко, в отличие от полного доминирования, когда отличить гетерозиготу от доминантной гомозиготы по внешним признакам невозможно. Именно поэтому при неполном доминировании количество фенотипов отвечает количеству генотипов. В первом поколении все гибриды одинаковые — гетерозиготы и имеют промежуточную розовую окраску. Во втором поколении расщепление признаков отвечает отношению 1:2:1, а именно: одна часть растений — с малиновыми лепестками цветков (доминантные гомозиготы), две части —

с розовыми венчиками (гетерозиготы) и одна часть — с белыми цветками (рецессивные гомозиготы).

Таблица 7

Генотипы и фенотипы родительских растений, их гаметы, а также генотип и фенотип потомства при неполном доминировании окраски цветков космеи

Р:	♀	♂
	АА (малиновые)	аа (белые)
	×	
G:	А	а
F1:	Аа (розовые)	

Таблица 8

Расщепление по фенотипу и генотипу во втором поколении гибридных скрещиваний при неполном доминировании окраски цветков космеи

♂ \ ♀	А	а
А	АА (малиновые)	Аа (розовые)
а	Аа (розовые)	аа (белые)

Примерами неполного доминирования могут также служить случаи наследования окраски тела у андалузских кур (АА — чёрные, аа — белые, Аа — серебристые) или длина колосьев у пшеницы (АА — длинные, аа — короткие, Аа — средней длины).

Кодоминирование. Это такой тип взаимодействия аллельных генов, при котором каждый из аллелей проявляет своё действие, и ни один аллель не подавляет действие другого. В результате у гетерозигот формируется новый признак.

Типичным примером такого взаимодействия аллельных генов является наследование групп крови у человека. Вспомним, что группы крови определяет наличие на поверхности эритроцитов специфических белков агглютиногенов. Это может быть агглютиноген А, агглютиноген В, или вообще отсутствие агглютиногена. Соответственно данные признаки кодируются тремя аллелями: А, В, о. Два первых — доминантные, третий — рецессивный. Аллели могут образовывать шесть генотипов: АА, АО, ВВ, ВО, оо, АВ. При этом формируются 4 фенотипа, которые называют *группами крови*. Первая группа крови — рецессивная гомозигота оо, вторая группа крови — доминантная гомозигота АА и гетерозигота АО при участии доминантного аллеля, третья группа крови — доминантная гомозигота при участии второго доминантного аллеля

ВВ и гетерозигота ВО при участии доминантного аллеля, четвёртая группа крови — гетерозигота АВ. Поскольку последнюю группу крови определяет присутствие в генотипе доминантных аллелей, то ни один из них не может подавить другой, и поэтому они сосуществуют в одном фенотипе. Это значит, что такая особь имеет как агглютиноген А, так и агглютиноген В.

Интересно, что такая же, как у человека, система групп крови (ABO) присуща и шимпанзе. У других человекообразных обезьян присутствуют агглютиногены А и В, но отсутствует группа крови 0. Сходство крови человека и шимпанзе настолько велико, что, если соблюсти соответствие групп крови, то можно безболезненно переливать кровь от шимпанзе человеку или от человека шимпанзе. Такие случаи известны науке. Кровь от шимпанзе переливали человеку для спасения его жизни, когда человеческую кровь подходящей группы было невозможно достать.

Особенности наследования групп крови давно используются в судебной экспертизе для установления отцовства. Ведь имеющий I группу крови не может иметь детей с IV группой крови, и наоборот. В этом можно убедиться, если детально проанализировать таблицу (табл. 9).

Таблица 9

Наследование групп крови у человека

Группа крови (генотип)	♀	I 00	II AA, AO	III BB, BO	IV AB
♂	Гаметы	0 0	A 0	B 0	A B
I 00	0 0	00 I	AO, 00 I, II	00, BO I, III	AO, BO II, III
II AA, AO	A 0	00, AO I, II	AA, AO, 00 I, II	любая	AA, AO, BO, AB II, III, IV
III BB, BO	B 0	00, BO I, III	любая	00, BO, BB I, III	AO, BB, BO, AB II, III, IV
IV AB	A B	AO, BO II, III	AA, AB, AO, BO II, III, IV	AO, AB, BB, BO II, III, IV	AA, BB, AB II, III, IV

Интересно, что среди разных рас и народностей группы крови распределяются неравномерно. Оказывается, что 80 % американских индейцев имеют I группу крови, а III и IV группы у них никогда не встречаются. У северян Европы преобладают I и II группы крови. Индейцы Южной Америки, аборигены Австралии — люди с I группой крови. Среди жителей Центральной и Восточной Азии преобладает III группа крови. Самый распространённый в мире аллель — 0, на втором месте — аллель А. Самым редким является аллель В. Исследование изменчивости групп крови у разных народов позволяет сделать выводы об истории этих этносов, воссоздать их расселение и возможные пути миграций.

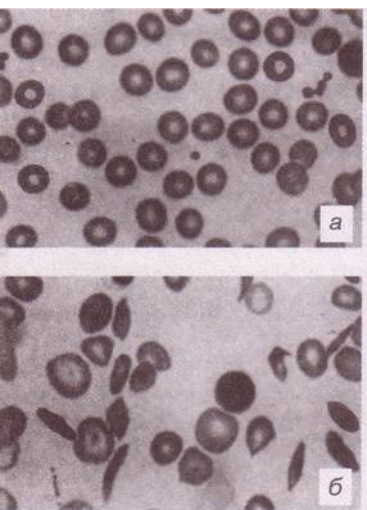


Рис. 34. Изменчивость формы эритроцитов у людей с разными типами гемоглобина: а — эритроциты особи с нормальным типом гемоглобина (гомозигота AA); б — эритроциты особи с дефектным гемоглобином S (гомозигота aa).

Сверхдоминирование — случай гораздо большего фенотипического проявления признака у гетерозиготной особи, чем у каждой из гомозиготных. Рассмотрим в качестве примера ген, обеспечивающий форму эритроцита человека. Доминантный аллель А определяет нормальный гемоглобин А и обеспечивает нормальную округлую форму эритроцита, рецессивный аллель а — дефектный гемоглобин S ненормальной серповидной формы (рис. 34). Генотип aa вызывает тяжёлое, часто смертельное заболевание — серповидноклеточную анемию. У гетерозигот анемия почти не заметна, поскольку форма эритроцитов практически не изменена. Казалось бы, рецессивный аллель вообще должен исчезнуть из популяции, поскольку его носители гораздо менее жизнеспособны, чем владельцы доминантного аллеля А. Однако в тропической Африке и других районах, где распространена малярия, в популяциях человека постоянно присутствуют все три генотипа — AA, Aa и aa. Более того, от 20 до 40 % населения являются гетерозиготами Aa. Дело в том, что дефектный аллель защищает организм от заболевания малярией. Гомозиготы с нормальным доминантным аллелем могут заболеть малярией и погибнуть. Гомозиготы с «дефектным» аллелем с высокой вероятностью могут умереть от анемии. Однако гетерозиготы по этим

аллелям не болеют серповидноклеточной анемией и стойки к малярии.

Летальные аллели как особый случай нарушений менделевского насле-

Иногда мнимые отклонения от менделевского наследования вызывают летальные аллели.

Летальными называют аллели, при фенотипическом проявлении которых организм гибнет чаще всего на ранних стадиях онтогенеза. Как правило, летальные гены — рецессивны и соответственно к летальному исходу приводит их гомозиготное состояние. В случае если летальный эффект имеет гомозиготное состояние гена, расщепление признаков у родившегося потомства также будет отличаться от менделевского.

Несмотря на то, что летальные аллели могут вызвать гибель организма на стадиях гаметы, зиготы, эмбриона, детёныша, тем не менее, если проследить распределение генотипов, учитывая и погибшие организмы, оно будет точно соответствовать законам Менделя.

Пример летальных аллелей — наследование окраски меха у лисиц. Признак платиновой окраски шерсти у лисиц контролирует, как считается, доминантный ген А; соответственно рецессивный ген определяет серебристо-чёрную окраску. При скрещивании платиновых лисиц между собой наблюдается расщепление на платиновых и серебристо-чёрных в соотношении 2:1. Оказалось, что доминантные гомозиготы AA умирают на ранних этапах эмбриогенеза, поскольку аллель А — летальный (табл. 10). У гетерозигот смертельный эффект этого гена компенсируется действием

рецессивного аллеля а. Доминантные гомозиготы, не имеющие такой «подстраховки», гибнут.

Таблица 10

**Расщепление по фенотипу и генотипу
во втором поколении гибридных скрещиваний у лисиц
с разным типом окраски шерсти**

♂ \ ♀	A	a
A	AA умирают	Aa (платиновая окраска)
a	Aa (платиновая окраска)	aa (серебристо-чёрная окраска)

Ещё один, встречающийся довольно редко, тип аллельного взаимодействия генов — *межаллельная комплементация*, при которой в гетерозиготном по двум рецессивным мутантным аллелям организме оказывается возможным формирование доминантного признака. Таким образом, иногда в генетике бывает точно так же, как в алгебре — минус на минус даёт плюс.

Определение генотипа особи, имеющей доминантный фенотип. По фенотипу особи далеко не всегда можно определить её генотип. Часто внешние признаки доминантной гомозиготы и гетерозиготы совпадают. Как же быть в этом случае? У самоопыляющихся растений генотип можно определить в следующем поколении: если это доминантная гомозигота, её потомки будут точными копиями родительской особи, а если родительское растение — гетерозигота, у потомков произойдёт расщепление признаков в соответствии со вторым законом Менделя.

Чтобы определить генотип животных или растений, у которых самооплодотворение невозможно, применяют так называемое анализирующее скрещивание. Скрещивают особь, генотип которой нужно определить, с анализатором — рецессивной гомозиготой по исследуемому признаку (табл. 11). Если изучаемая особь была гомозиготой, то все её потомки будут иметь доминантный фенотип, если гетерозиготой, то половина их будут иметь рецессивный фенотип.

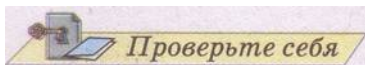
Таблица 11

**Расщепление по фенотипу и генотипу при анализирующем
скрещивании в случае, когда анализируемая материнская
особь является гетерозиготой**

♂ \ ♀	Гаметы	Гаметы	
		A	a
a		Aa	aa
a		Aa	aa

Случаи наследования признаков, объединённых общим понятием «мнимые отклонения от законов Менделя», могут быть вызваны разными типами взаимодействия генов, а также наличием летальных генов, которые при фенотипическом проявлении приводят к гибели организма.

Для выявления генотипа особей, имеющих доминантный фенотип, применяют анализирующее скрещивание: скрещивание анализируемой особи с особью-анализатором — рецессивной гомозиготой по исследуемым признакам.



1. Какие вы знаете типы взаимодействий аллельных генов? 2. Сколько фенотипов в первом и втором поколении при полном и неполном доминировании? 3. Что такое кодоминирование? Приведите пример такого наследования признака. 4. Дайте определение понятия сверхдоминирование. 5. Какая особь при анализирующих скрещиваниях выступает анализатором?



1. В чём состоит роль явления сверхдоминирования в эволюции? 2. Почему одни признаки наследуются по типу полного доминирования, а другие — по типу неполного доминирования?



§ 10.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Термины и понятия: комплементарность; эпистаз; плейотропия; полимерия; ген-супрессор; синдром Марфана.

Почему взаимодействуют неаллельные гены. Представление о том, что один ген определяет один признак, сейчас устарело. Генотип — целостная система, а гены — не какие-то абстрактные бусинки, каждая из которых механически отделена от остальных. Друг на друга влияют не только гены. Самое главное — взаимодействуют продукты их активности — белки. Если эти белки — ферменты, то изменение структуры генов оказывает влияние если не на метаболизм в целом, то хотя бы на ход отдельных реакций, что обязательно ведёт к фенотипическим изменениям организма.

Можно даже сказать, что один ген тем или иным образом влияет на все признаки организма, а фенотипическое проявление каждого признака в той или иной мере зависит от всего генотипа. Такая трактовка, возможно, является некоторым преувеличением, но, тем не менее, современная генетика точно знает, что между собой взаимодействуют не только аллельные гены, но и гены разных локусов, определяющие разные признаки. При взаимодействии двух неаллельных генов распределение генотипов у потомства происходит точно так же, как



и при нормальном дигибридном скрещивании. Однако фенотипы в зависимости от типа взаимодействия распределяются у потомков совсем в других количественных соотношениях. Сегодня определяют несколько типов таких взаимодействий.

Комплементарность (от лат. *комплементум* — дополнение) — такое взаимодействие неаллельных генов, при котором одновременное действие двух доминантных генов разных локусов даёт новый признак. Каждый из доминантных генов, которые называют комплементарными, может проявляться самостоятельно, если другой находится в рецессивном состоянии, но их общее присутствие в зиготе обуславливает новое состояние признака.

В качестве примера комплементарного действия генов рассмотрим наследование окраски шерсти *домовой мыши* (рис. 35). В самом простом случае оно зависит от двух генов. Ген А отвечает за наличие пигмента, ген В — за цвет этого пигмента. При наличии доминантного аллеля А пигмент производится, и мышь окрашена, тогда как особь с генотипом *aa* лишена пигмента и имеет белый цвет шерсти независимо от того, какой цвет пигмента «запрограммирован» геном В. Доминантный аллель В обуславливает серый цвет шерсти, рецессивный — чёрный. Таким образом особь с генотипами с участием доминантных аллелей А и В будет иметь серый окрас «дикого типа». Если в генотипе у неё доминантный аллель А и рецессивная гомозигота *bb* — мышь будет чёрной, а если у неё будет гомозиготный генотип *aa* — то соответственно белой (если хотите, составьте решётку Пеннета и попробуйте подсчитать соотношение фенотипов во втором поколении дигибридного скрещивания).

Ещё один пример комплементарного действия генов — наследование окраски оперения у волнистых попугайчиков (рис. 36). Ген А отвечает за синтез голубого пигмента. При доминантном аллеле А голубой пигмент



Рис. 36. Фенотипы окраски попугаев при комплементарном действии генов: а — особи, в обоих генах которых присутствует лишь один доминантный аллель (ген А у особи справа, и ген В у особи слева); б — особь, в генах которой присутствуют два доминантных аллеля (А и В).

и получал зелёный цвет. То же самое происходит с оперением птиц: смешение жёлтого и голубого пигментов даёт новый признак — зелёную окраску оперения попугайчиков (*попробуйте определить, какие именно типы окраски могут быть у попугайчиков во втором поколении дигибридных скрещиваний*).

Эпистаз, или ещё один тип взаимодействий двух неаллельных генов. Тип взаимодействия генов, при котором один ген подавляет действие другого, неаллельного гена, называют эпистазом (от греч. *эпи* — сверху, над и *стасис* — стояние). Ни в коем случае не путайте понятия *эпистаз* и *доминирование*. При доминировании взаимодействуют аллельные гены, когда доминантный аллель подавляет рецессивный. При эпистазе один структурный ген, даже расположенный на другой хромосоме, подавляет другой. Тот ген, который подавляет действие другого, называют *супрессором*.

Эпистаз бывает двух типов: доминантный, когда доминантный аллель одного гена подавляет проявление другого гена, и рецессивный (в этом случае функцию супрессора берёт на себя рецессивный аллель).

Этот тип взаимодействия генов был открыт при анализе наследования масти лошадей. Известно, что вороную (чёрную) окраску шерсти определяет доминантный аллель В, рыжую — рецессивный аллель б. Другой ген С контролирует развитие и пигментацию волос. Наличие доминантного аллеля С вызывает у лошадей раннее поседение волос и, соответственно, определяет серую масть, тогда как рецессивный аллель с не вызывает раннего поседения. Наличие хотя бы одного доминантного аллеля С (в виде гомозиготы или гетерозиготы) приводит к тому, что масть лошадей из-за ранней седины всегда будет серой независимо от того, какую окраску шерсти — вороную или рыжую — определяют гены цвета окраски шерсти. В данном случае имеет место доминантный эпистаз (рис. 37).

Эпистатическим действием рецессивного гена можно объяснить случай отклонения от стандартного наследования групп крови у человека, названного «бомбейским феноменом».

есть, и оперение попугайчика — голубое. При рецессивном аллеле а голубого пигмента нет, и оперение белое. Ген В отвечает за синтез жёлтого пигмента. При доминантном аллеле В жёлтый пигмент есть, и оперение попугайчика — жёлтое. При рецессивном аллеле жёлтый пигмент отсутствует.

Таким образом, комбинирование аллелей этих двух локусов даёт комбинацию окраски оперенья. Что же будет, если в генотипе птицы присутствуют доминантный аллель А (голубой пигмент) и доминантный аллель В (жёлтый пигмент)? Наверное, каждый из вас хоть раз в жизни смешивал жёлтую и голубую краски



Рис. 37. Изменчивость окраски лошадей — типичный пример доминантного эпистаза: *а* — вороная (генотип при участии доминантного аллеля В по первому гену и рецессивный генотип *сс* — по второму); *б* — серая (по первому гену любой генотип, по второму с участием доминантного аллеля С); *в* — рыжая (рецессивный генотип *bb* и рецессивный *сс*).

От брака женщины с I группой крови (00) и мужчины со II группой крови (AA) родился ребенок с IV группой крови (AB), что невозможно с точки зрения генетики (*вспомните предыдущий параграф*). Женщина категорически настаивала, что её муж является отцом ребёнка, и, как выяснилось, это действительно было правдой. При исследовании оказалось, что женщина унаследовала от матери ген В, а от отца ген 0. То есть генетически была обладательницей III группы крови. Однако её эритроциты были лишены каких-либо агглютиногенов, что характерно для всех, имеющих I группу крови. Было установлено, что у этой женщины особый ген Х находится в рецессивном гомозиготном состоянии *хх*. В такой ситуации действие гена В подавляется и агглютиноген не вырабатывается. Именно поэтому она имела I группу крови. Её ребёнок был гетерозиготой Хх. Поэтому у него был активен ген В, подавленный у матери, и он имел IV группу крови. Именно так и должно было получиться при скрещивании особей со второй и третьей группами крови.

В Индии есть селение, где доля гомозигот *хх* существенно выше, чем в человеческой популяции в целом. Для его жителей применяют законы наследования групп крови с учётом эпистатического действия неаллельных генов.

Плейотропия. Случай множественного действия гена, когда один ген может влиять на развитие нескольких признаков, называют плейотропией (от греч. *плеон* — больше и *тропос* — направление). Явление плейотропии объясняется тем, что гены плейотропного действия контролируют синтез определённых ферментов, принимающих участие во многих обменных процессах в клетке и в организме в целом и тем самым одновременно влияющих на проявление и развитие многих признаков.

Примером плейотропного действия генов является ген белой окраски шерсти у кошек. Доминантный аллель *W* этого гена определяет не только белый цвет шерсти, но и цвет глаз и глухоту голубоглазых кошек.

При скрещиваниях лабораторных мышей иногда появляются необычные жёлтые мыши. Ген, ответственный за развитие



Рис. 38. Выдающиеся личности с синдромом Марфана: а — Г. Х. Андерсен; б — А. Линкольн; в — Н. Паганини.

такой окраски шерсти, одновременно вызывает зябкость, бесплодие и карликовость.

У дрозофилы ген белого цвета глаз также влияет на цвет тела, длину крыльев, снижает плодовитость и уменьшает продолжительность жизни.

Плейотропным действием одного гена объясняется наследственная патология — **синдром Марфана** у человека. Эта патология характеризуется тем, что доминантный аллель одного гена обуславливает аномалию пальцев («паучьи пальцы»), а также дефект хрусталика глаза, аномалию скелета и сердца. Кроме таких негативных влияний, этот ген «дарит» своему владельцу повышенный уровень адреналина в крови, а вместе с ним чрезвычайную трудоспособность, очень быстрые реакции, словом, качества, которые отвечают эпитету «горячий человек».

Неслучайно, что синдромом Марфана страдали многие известные люди (рис. 38), которые сумели создать свою судьбу, добиться славы и популярности благодаря чрезвычайному трудолюбию и высокой жизненной активности. Узнать таких знаменитостей очень легко: вспомните, кто из известных людей был очень высоким, худощавым, нескладным, имел длинный тонкий нос и предлинные «паучьи» пальцы.

Синдром Марфана — цена чрезвычайного успеха Никколо Паганини, чьи длинные пальцы и невероятная лихорадочность при выполнении музыкальных произведений стали легендой. Вплоть до XX в. ходили слухи, что в молодости Паганини обратился к помощи хирурга, который сделал ему операцию, чтобы повысить гибкость рук. Синдромом Марфана страдал Авраам Линкольн, который, начав свою карьеру лесорубом, благодаря ошеломляющему трудолюбию стал президентом США. Линкольн имел высокий рост — 193 см, чрезвычайно длинные ступни и кисти рук, гибкие пальцы, узкую грудную клетку, нескладную фигуру — типичное телосложение при синдроме Марфана. Эту болезнь имел ещё один чрезвычайно талантливый человек — великий детский писатель Ганс Христиан Андерсен. Сегодня премия имени Андерсена — своеобразная «Нобелевская премия» детским писателям. Известно, что свои произведения Андерсен переписывал по 10 раз. Необыкновенное трудолюбие, потрясающая чуткость и возбудимость нервной системы, впечатлительность и эмоциональность — результат действия адреналина — сделали сына сапожника известным многим поколениям читателей всего мира. Внешность Андерсена современники описывали так: «Он был высокий, худощавый и крайне своеобразный по осанке и движениям. Руки и ноги его были несоразмерно длинными и тонкие, кисти рук широкие и плоские, а ступни ног таких огромных размеров, что ему, вероятно, никогда не приходилось беспокоиться, что кто-нибудь подменит его калоши. Нос его был так называемой римской формы, но тоже несоразмерно большой и как-то особенно выдавался вперёд».

Полимерия (от *поли* — много и *мерос* — части) — явление, противоположное плейотропии. Если для плейотро-

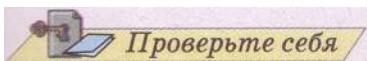
пии характерна формула «один ген → много признаков», то для полимерии наоборот: «много генов → один признак», то есть обусловленность одного признака действием нескольких генов.

Большинство признаков любого организма находятся под контролем полимерных генов. Степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей. Чем больше доминантных аллелей, тем сильнее проявляется признак. Поскольку в случае полимерии за формирование одного и того же признака отвечают несколько неаллельных генов, то их обозначают одной и той же буквой S1, S2, S3 и т.д.

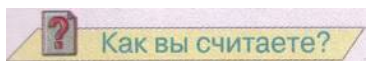
У человека по типу полимерии наследуется пигментация кожи: цвет кожи определяется действием четырёх генов, расположенных в разных хромосомах. Чем больше доминантных аллелей, тем больше образуется меланина, и тем интенсивнее окраска кожи. У самых светлокотых европейцев генотип, определяющий цвет кожи, имеет вид s1s1 s2s2 s3s3 s4s4, а у наиболее темнокожих африканцев — S1S1 S2S2 S3S3 S4S4.

От брака между чернокожей женщиной и белым мужчиной рождаются мулаты, имеющие промежуточную окраску кожи от светлой до тёмной. По типу полимерии наследуется много признаков: масса тела, рост, параметры физической силы, здоровье и умственные способности человека; молочность скота, яйценосность кур, длина колосьев у злаков, содержание сахара в корнеплодах сахарной свёклы или жиров в семенах подсолнечника и так далее.

Генотип — целостная система, поэтому между собой могут взаимодействовать не только аллельные, но и неаллельные гены, то есть гены, которые находятся на разных участках хромосом и кодируют разные полипептидные цепи. Существует несколько типов взаимодействия неаллельных генов. Комплементарность — взаимодействие неаллельных генов, при котором одновременное действие нескольких доминантных генов даёт новый признак. Эпистаз — тип взаимодействия неаллельных генов, при котором один ген подавляет действие другого гена, неадлельного ему. Плейотропия — множественное действие гена; один ген может влиять на развитие нескольких признаков. Полимерия — обусловленность одного признака действием нескольких генов.



В чём состоит отличие аллельных генов и неаллельных генов? 2. Какие типы взаимодействий неаллельных генов вы знаете? 3. Приведите примеры комплементарного действия генов. 4. Что такое эпистаз? 5. Можно ли полимерию и плейотропию называть противоположными генетическими явлениями?



Почему взаимодействие неаллельных генов является свидетельством того, что генотип — целостная система? 2. Какое преимущество может получить организм от того, что некоторые его признаки определяются суммарным действием многих пар генов, а не двумя или несколькими аллелями?

ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ. СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ. КРОССИНГОВЕР

Термины и понятия: сцепленное наследование; группа сцепления; закон Моргана; морганида; генетическая карта хромосомы.

Хромосомная теория наследственности и её положения. Считается, что формирование хромосомной теории наследственности стало следующим этапом развития клеточной теории. Главные положения хромосомной теории сейчас рассматривают как постулаты современной клеточной теории.

Вспомните мушиную комнату, о которой шла речь при изучении истории генетики. В ней проводились опыты, ставшие основой одного из самых важных открытий в биологии — хромосомной теории наследственности. Оно было сформулировано ещё в начале XX ст. и остаётся актуальным поныне.

Ещё до исследований Моргана, сразу же после переоткрытия законов Менделя учёные заметили, что при формировании половых клеток хромосомы ведут себя, как гены. Но именно Морган через 10 лет после переоткрытия законов наследования доказал, что гены находятся в хромосомах. Именно он сформулировал главное положение хромосомной теории наследственности: *гены находятся в хромосомах и расположены там в линейном порядке.*

Современные молекулярно-генетические исследования подтвердили эти положения. Реализация программы «Геном человека», в рамках которой исследовалось, какие именно гены расположены в каких именно хромосомах (рис. 39), дала следующие результаты. Было установлено, что каждая хромосома содержит от нескольких сотен до нескольких тысяч структурных генов — всего 32 135 генов. Причём количество генов в хромосоме часто не совпадает с её размерами. Например, 5-я огромная субметацентрическая хромосома несёт только 609 генов, а самая маленькая акроцентрическая 22-я хромосома имеет 1092 гена.

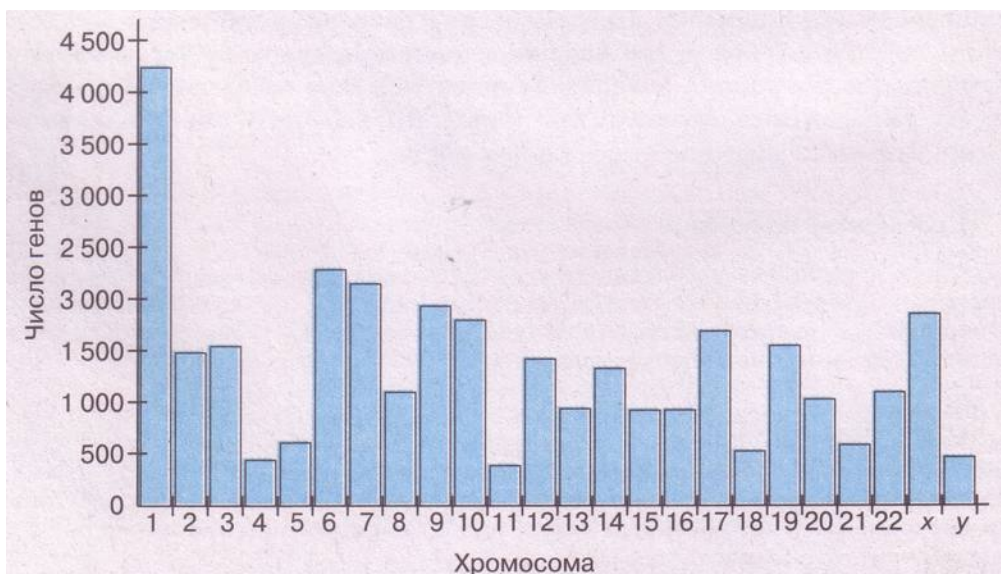


Рис. 39. Число генов в каждой из хромосом человека.

Со времён Моргана хромосомная теория постоянно развивалась и в современном виде включает несколько положений.

- *гены находятся в хромосомах;*
- *каждый ген занимает определённое место в хромосоме;*
- *гены в хромосомах расположены в линейном порядке;*
- *каждая хромосома представляет собой группу сцепления;*
- *число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом;*
- *между гомологичными хромосомами происходит обмен аллельными генами;*
- *расстояние между генами пропорционально проценту кроссинговера между ними.*

Сцепление признаков, или закон Моргана. Согласно третьему закону Менделя, гены, расположенные в разных хромосомах, передаются потомству независимо друг от друга. Впервые сцепленное наследование признаков при дигибридном скрещивании обнаружили английские генетики У. Бэтсон и Р. Пеннет у горошка душистого при изучении наследования окраски цветков и формы пыльцевых зёрен. Однако именно опыты Моргана показали, что гены, расположенные в одной хромосоме, образуют **группы сцепления** и передаются потомству все вместе.

На основе этих наблюдений было сформулировано правило, которое со временем стали называть **законом Моргана**: *гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно, или сцеплено*. Соответственно наследование генов, находящихся в **одной** хромосоме, называется **сцепленным наследованием**.

Количество групп сцепления генов отвечает количеству хромосом гаплоидного набора. Таким образом, у человека 23 группы сцепления генов, у дрозофилы — 4, у бизона — 53, у собаки — 39, а у папоротника *ужовника густорядного* — 660!

Примером генов, наследуемых сцеплено, у человека может служить группа сцепления, содержащая локус Rh, где локализованы аллели резус-фактора, и локус эллиптоцитоза — доминантной мутации, вызывающей овальную форму эритроцитов. Другой пример — группа сцепления, которая несёт в себе локус, где локализованы аллели группы ABO и локус, который содержит дефекты локтей и коленной чашечки.

Кроссинговер, или мнимое исключение из закона Моргана. Продолжая опыты по изучению сцепленного наследования, Морган обнаружил отклонения от закона сцепленного наследования. Среди гибридов второго поколения обязательно встречалось незначительное число особей с рекомбинацией признаков, за которые отвечают гены, лежащие в одной хромосоме. Как это можно объяснить? Морган сделал предположение о том, что рекомбинация признаков может быть вызвана кроссинговером (от англ. *cross* — скрещивать и *over* — над) — обменом участками гомологических хромосом (рис. 40). Далее он установил следующее. Гены, которые находятся в одной хромосоме, сцеплены не абсолютно.



Рис. 40. Схема кроссинговера. Рецессивные аллельные гены двух разных локусов (светлые точки), вначале расположенные в одной хромосоме, вследствие кроссинговера оказались в разных гомологических хромосомах.

Кроссинговер может произойти на любом участке хромосомы. Очевидно, что чем дальше друг от друга расположены локусы в одной хромосоме, тем чаще между ними может происходить обмен участками и наоборот — чем ближе находятся локусы, тем реже между ними происходит кроссинговер. Локусы, расположенные в хромосоме бок о бок, разделяются кроссинговером крайне редко. Поэтому говорят, что у признаков, которые кодируются этими структурными генами, полное сцепление.

Опыт, на основе которого Морган открыл кроссинговер, заключался в следующем. Учёный провёл очередное скрещивание дрозофил: муху дикого типа, гомозиготную по двум доминантным признакам (серое тело и нормальные крылья) скрестил с мухой, гомозиготной по двум рецессивным признакам (мутация «чёрное тело» и мутация «короткие крылья»). В полном соответствии с первым законом Менделя все гибриды первого поколения были гетерозиготами с фенотипическим проявлением доминантных признаков: серое тело и нормальные крылья. Дальше Морган провёл анализирующее скрещивание между гибридами первого поколения и рецессивными гомозиготными по двум признакам мухами.

В результате Морган ожидал получить один вариант из двух возможных.

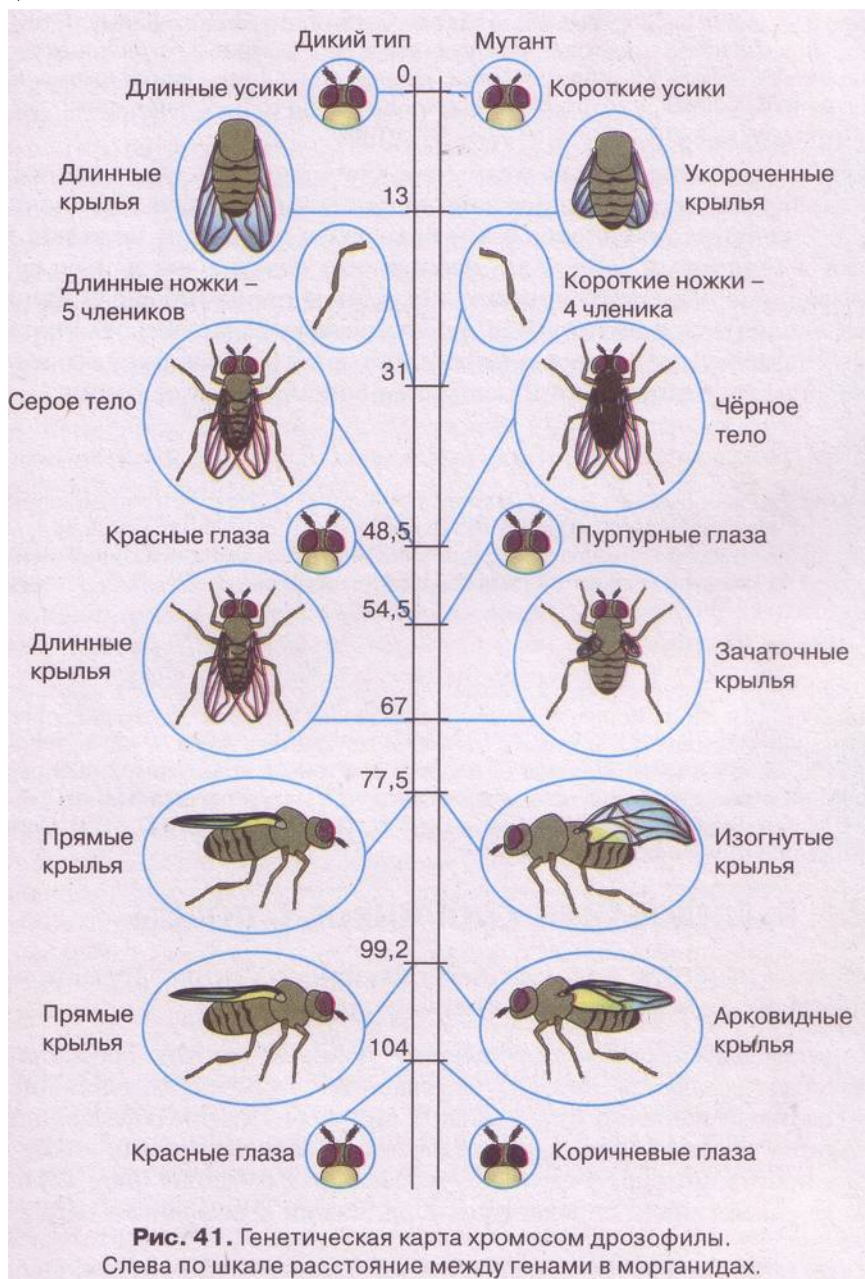
I вариант. Если гены, которые определяют указанные признаки, локализованы в разных хромосомах и наследуются независимо друг от друга, то будут получены равные количества таких мух: 25 % серых с нормальными крыльями, 25 % чёрных с короткими крыльями, 25 % серых с короткими крыльями и 25 % чёрных с нормальными крыльями;

II вариант. Если гены находятся в одной хромосоме и наследуются сцепленно, то можно ожидать получение 50 % мух с серым телом и нормальными крыльями и 50 % мух с чёрным телом и короткими крыльями.

На самом деле появились потомки четырёх типов: 41,5 % серых с длинными крыльями; 41,5 % чёрных с короткими крыльями; 8,5 % серых с короткими крыльями; 8,5 % чёрных с длинными крыльями.

Результат приближался к соотношению 50:50, из чего можно было сделать вывод, что гены всё-таки локализованы в одной хромосоме. Однако вместе с тем появились особи с новыми фенотипами: 8,5 % с серым телом и короткими крыльями и 8,5 % с чёрным телом и длинными крыльями. Всего таких новых фенотипов оказалось $8,5 \% + 8,5 \% = 17 \%$, то есть 17 % особей, полученных при анализирующем скрещивании, имели перекombинацию признаков, вызванную кроссинговером. Общий процент особей, чей фенотип явился результатом кроссинговера, называется **частотой кроссинговера** и характеризует расстояние между генами. Чем больше процент кроссинговера, тем дальше отстоят друг от друга гены в хромосоме и наоборот, чем меньше процент кроссинговера, тем ближе расположены гены.

Что такое генетическая карта. Морган со своими сотрудниками, используя гибринологический метод и подсчитывая частоту кроссинговера, предложил строить генетические карты, на которых указывать порядок генов в хромосоме и расстояние между ними. Таким образом, генетическая карта хромосомы — *схема взаимного расположения и расстояния генов, локализованных в этой хромосоме*. За единицу измерения на этой карте принят 1 % кроссинговера, или, как её со временем называли, морганида (рис. 41).

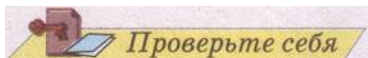


РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

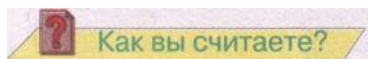
При расстоянии в 50 и более морганид признаки наследуются независимо (*подумайте почему*), даже если отвечающие за них гены локализованы в одной хромосоме. В рассмотренном нами случае с дрозофилами вышло, что 17 % мух имели рекомбинацию признаков «цвет тела» и «форма крыльев». Это значит, что расстояние между геном, ответственным за цвет тела мухи, и геном, ответственным за форму крыльев, равно 17 морганидам.

Моргану так же улыбнулась удача, как и Менделю. Ведь сначала он собирался проводить свои опыты на кроликах; но спонсоры, финансировавшие его работу, решили, что кролики — слишком дорогой объект и решительно отказали учёному. Тогда Морган и обратился к плодовым мушкам. Можно сказать, что именно благодаря экономности спонсоров уже в начале XX столетия Томас Морган сделал все свои открытия. Начиная свои опыты на кроликах, у которых не 4, как у дрозофилы, а 22 пары хромосом, то ему понадобилось бы для этого несколько десятилетий.

Одним из самых важных открытий биологии XX столетия является формулирование хромосомного закона наследственности. Согласно этому закону все гены размещаются в хромосомах в линейном порядке. В соответствии с законами Менделя независимо наследуются, только гены, расположенные в разных хромосомах. Гены, находящиеся в одной хромосоме, наследуются вместе. Однако со временем выяснилось, что и здесь есть своё исключение — кроссинговер, который представляет собой обмен участками гомологических хромосом в процессе их конъюгации.



1. В чём суть хромосомной теории наследственности? 2. Назовите её основные положения. 3. Что такое группа сцепления? 4. Сколько групп сцепления у человека и дрозофилы? 5. Существует ли абсолютное сцепление между генами, находящимися в одной хромосоме? 6 Как строят генетические карты хромосом?



1. Почему возник кроссинговер? 2. Может ли кроссинговер проходить непосредственно через ген? 3.* При анализирующем скрещивании самки дрозофилы, гетерозиготной по двум локусам (AaBb), было получено потомство: AaBb — 48 %, Aabb — 2 %, aaBb — 2 %, aabb — 48 %. Как располагаются эти гены в хромосоме? 4 В результате скрещиваний установили, что частота кроссинговера между генами равна: C — B = 8 %; D — F = 6 %; A — B = 9 %; A — F = 4 %; A — C = 1 %; C — D = 3 %; A — D = 2 %. Попробуйте определить порядок генов в хромосоме.

§ 12. НАСЛЕДОВАНИЕ, СЦЕПЛЕННОЕ С ПОЛОМ

Термины и понятия: половые X-хромосома и Y-хромосома; признаки, сцепленные с полом; тельце Барра; мозаицизм.

Что такое хромосомное определение пола. У многих организмов есть специальные хромосомы, которые называют половыми. Их соединение в зиготе обуславливает женский или мужской пол особи. Таким образом, пол особи формируется чётко во время оплодотворения и зависит от того, какие именно гаметы в нём принимают участие. У человека и дрозофилы (рис. 42) оказался именно такой механизм определения пола. Самки дрозофилы — гомогаметны

* Для углублённого изучения.

(XX), так как несут две огромные X-хромосомы, полученные от матери и отца, самцы — гетерогаметны (XY), поскольку имеют огромную X-хромосому от матери и крошечную Y-хромосому от отца.

Такое определение пола в царстве животных является, скорее, исключением, чем правилом. У рептилий и птиц гетерогаметны самки. У перепончатокрылых насекомых (пчёл, Муравьёв, ос, шмелей, наездников) самцы появляются из неоплодотворённых яиц и потому гаплоидны, тогда как самки диплоидны, так как рождаются из оплодотворённых яиц. У прямокрылых (кузнечиков, саранчи) самцы в одном из двух гаплоидных наборов имеют

на одну хромосому меньше. А у рыб вообще пол может определяться после оплодотворения. Если икринки или личинки развиваются в подходящих условиях, формируется равное соотношение полов, если в экстремальных условиях, то доля самцов резко увеличивается и даже доходит до 100 %.

Что называют наследованием, сцепленным с полом. Исходя из того, что мы уже знаем о существовании групп сцепления и явлении сцепленного наследования, становится ясно, почему некоторые признаки человека или дрозофилы бывают закодированными только в хромосомах, определяющих пол, то есть представленными или только у самцов, или только у самок. Такие характеристики и свойства организмов называют признаками, сцепленными с полом.

Гены, ответственные за формирования этих признаков, локализованы в половых хромосомах. Оказывается, в X-хромосоме и Y-хромосоме имеются как гомологические участки, которые содержат аллельные гены, так и участки, которые не имеют аллельных генов во второй половой хромосоме. Именно благодаря гомологическим участкам половые хромосомы способны к конъюгации. В X-хромосоме участок, несущий неаллельные гены, намного больше, поскольку сама X-хромосома намного крупнее Y-хромосомы. В Y-хромосоме этот участок меньше, но тоже имеется.

Признаки, развитие которых определяют гены, расположенные в негомологическом участке X-хромосомы, называют сцепленными с полом. Таких признаков у человека описано около 200 (одни определяются рецессивными генами — дальтонизм, гемофилия, другие имеют доминантную природу — рахит, тёмная эмаль зубов). Кроме того, существует ряд генов, которые есть только в Y-хромосоме, но отсутствуют в X-хромосоме.

Интересным также является и то обстоятельство, что фенотипическое проявление генов, находящихся в половых хромосомах, намного чаще наблюдается у мужчин, чем у женщин. Этому имеются две причины.

1. Отсутствие гомологии участка Y-хромосомы, в котором содержатся особые гены, на X-хромосоме. Не случайно



здесь содержатся гены, отвечающие за «мужские» признаки. Вполне естественно, что в Y-хромосоме локализован ген, который определяет развитие мужского пола. Но, кроме того, здесь есть и другие гены, которые не имеют гомологов на X-хромосоме. У человека это гены, отвечающие за оволосение ушной раковины, развитие перепонки между пальцами ног и др. Понятно, что такие признаки передаются только от отца сыну и ни при каких условиях не могут возникнуть у женщин, поскольку женский пол лишён Y-хромосомы и, соответственно, этих генов.

2. Отсутствие гомологии участку X-хромосомы на Y-хромосоме. Гены, сцепленные с X-хромосомой, имеют очень разное фенотипическое проявление. В том случае, если признак определяется рецессивным геном, у женщины он фенотипически проявится только в случае рецессивной гомозиготы — ведь всегда имеется вторая X-хромосома, которая может «подстраховать» своим доминантным аллелем и не дать развиваться рецессивному признаку. У мужчин такой «подстраховки» в виде аллельной пары нет, поэтому все рецессивные аллели, которые находятся в их единственной X-хромосоме, проявляются фенотипически.

Типичным случаем наследования гена, сцепленного с X-хромосомой, является гемофилия — заболевание, характеризующееся несвёртываемостью крови. Её появление вызвано действием рецессивного мутантного гена. Болеют гемофилией намного чаще мужчины, чем женщины, хотя мутантные X-хромосомы одинаково часто встречаются и среди мужчин, и среди женщин (рис. 43). Дело в том, что мужчина, имеющий X-хромосому с мутантным геном, будет болеть гемофилией, в то время, как женщина, имеющая такую же X-хромосому, будет полностью здоровой (такая женщина называется носителем гена гемофилии). Для того, чтобы у представительницы женского пола развилось заболевание, она должна быть гомозиготной по соответствующим локусам, то есть получить один аллель от матери-носительницы и другой — от отца, больного гемофилией. Однако подобные случаи крайне редки, поэтому традици-



Рис. 43. Родословное древо (I—IV поколения), иллюстрирующее распространение гена гемофилии в королевских семьях Европы. Чёрная окраска — больные гемофилией мужчины; чёрно-белая — женщины — носители мутантного гена; белая окраска — здоровые.

онно гемофилию воспринимают как мужскую болезнь.

Точно по такому же типу наследуется дальтонизм — неспособность различать красный и зелёный цвета.



Что такое тельце Барра и почему возникают кошки черепахового окраса. Очень интересным примером наследования признаков, тепленных с полом, является окрас домашней кошки. Вообще генетика окраски кошек — достаточно сложная область, поскольку любой фенотип, за исключением чистых альбиносов, является результатом взаимодействия многих аллельных и неаллельных генов, определяющих химическую формулу пигмента, цвет шерсти, интенсивность окраски и длину волосков, узор на теле и так далее.

Остановимся только на одном интересном факте: не бывает трёхцветных котов, так называемого черепахового окраса (пятна, подобные лоскутам чёрного и рыжего цвета). Такой цвет волосяного покрова характерен только для кошек (рис. 44). Дело в том, что гены, которые определяют рыжий или чёрный цвет, локализованы в X-хромосоме. Как известно, кот, как и человек мужского пола, получает одну X-хромосому, которая может иметь ген или рыжей, или чёрной окраски. Поэтому кот может быть или рыжим, или чёрным. Кошка же получает две X-хромосомы, одна из которых может нести ген рыжей, а другая — ген чёрной окраски. Какой же окрас получится у подобной гетерозиготной особи? Может быть, — промежуточная бурая окраска? Нет! Появляются эти самые кошки черепахового окраса. В чём здесь дело?

Оказывается, одна из X-хромосом в клетках самки любого вида млекопитающих находится в инактивированном состоянии: свёрнутой в специфический «клубочек», названный тельцем Барра по имени одного из исследователей, первым описавшим это явление. В результате работают гены только одной из X-хромосом. Поскольку инактивация той или иной X-хромосомы происходит совершенно случайно, причём на ранних стадиях эмбриогенеза, то получается, что на одних участках кожи тела взрослого животного работает ген, определяющий рыжую окраску, а на других — чёрную, а кошка с генами чёрной и рыжей окраски выглядит как цветная чёрно-рыжая мозаика.

Признаки, зависящие от пола. Кроме признаков, сцепленных с полом, имеются признаки, зависящие от пола. Гены, которые определяют эти признаки, «включаются» под действием половых гормонов. Эти гены могут находиться не только в половых, но и в любых других хромосомах, которые называют аутосомами. Например, ген, определяющий облысение (типичный признак мужского пола), локализован в аутосоме, и его проявление зависит только от мужских половых гормонов. Именно поэтому у мужчин этот ген действует как доминантный, а у женщин — как рецессивный. У быков есть гены, которые контролируют продукцию молока, его жирность, содержание в нём белка и др., но у быков эти гены «молчат», а «включаются» под действием женских половых гормонов только у

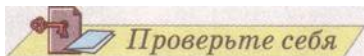


Мал. 44. Кошка черепахового окраса.

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

коров. Интересно, что тёлочки могут получать ген высокой молочности не от матери-коровы, а от отца-быка.

Признаки, которые кодируются генами, находящимися в половых хромосомах, принято называть признаками, сцепленными с полом. Фенотипическое проявление генов, находящихся в половых хромосомах, намного чаще наблюдается у мужчин, чем у женщин.



1. Каким образом определяется пол у животных? 2. Какое наследование называют сцепленным с полом? 3. Почему возникают «мужские» болезни? 4. Каким образом инактивация одной из X-хромосом в клетках может влиять на наследование признаков?



1. Почему Y-хромосома значительно меньше X-хромосомы? 2. В человеческой популяции соотношение полов на уровне зигот имеет преимущество в пользу мужского пола, соотношение полов у грудных детей ещё сдвинуто в пользу мужского пола, соотношение полов детей-подростков приблизительно равно 1:1, а соотношение полов половозрелых особей явно сдвинуто в сторону женского пола. Чем можно объяснить подобную динамику?

Тестовые задания к теме 5

- Укажите, что изучает наука генетика:
 - наследственность; б) наследственность и изменчивость; в) генетическую изменчивость; г) генетическую и модификационную изменчивость.
- Укажите, с помощью какого метода можно в первые дни после рождения определить ребёнка, больного фенилкетонурией:
 - цитогенетического; б) метод родословных; в) исследования патологии обмена веществ; г) дерматоглифического.
- Укажите, какому из определений отвечает понятие *локус*:
 - место гена на хромосоме; б) единица наследственности; в) идентично понятию ген; г) половая клетка.
- Укажите, кто является творцом хромосомной теории наследования:
 - Мендель; б) Йохансен; в) Вейсман; г) Морган.
- Укажите, какой из законов постулирует, что во время образования половых клеток в каждую гамету попадает только один аллель из пары аллелей данного гена:
 - первый закон Менделя; б) второй закон Менделя; в) закон чистоты гамет; г) третий закон Менделя.
- Укажите, какое взаимодействие аллельных генов ведёт к образованию у человека IV группы крови:
 - неполное доминирование; б) доминирование; в) сверхдоминирование; г) кодминирование.
- Укажите, каким будет соотношение фенотипов при скрещивании особей генотипов Aa и Aa:
 - 1:1; б) 3:1; в) 1:2:1; г) 1:1:1:1.

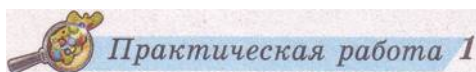
8. Укажите, о чём говорит соотношение фенотипов 2:1 в потомстве от скрещивания двух гетерозиготных особей:
а) о взаимодействии неаллельных генов; б) о неполном доминировании; в) о летальности одной из гомозигот; г) о сверхдоминировании.
9. Укажите, сколько групп сцепления у особи, имеющей 88 хромосом в соматической клетке:
а) 11; б) 22; в) 44; г) 88.
10. Укажите, какое из приведённых положений классической генетики не является положением хромосомной теории:
а) гены находятся в хромосомах; б) один ген отвечает за один признак; в) количество групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом; г) гены в хромосомах расположены в линейном порядке.
11. Укажите, выше какого значения единиц кроссинговера можно считать, что гены наследуются независимо:
а) 25; б) 50; в) 75; г) 100.
12. Укажите, наследование какой из болезней у человека сцеплено с полом:
а) фенилкетонурия; б) синдром Дауна; в) дальтонизм; г) серповидно-клеточная анемия.
13. Укажите соответствие между генотипами родителей и расщеплением фенотипов у потомков от дигибридного скрещивания:

$Aabb \times Aabb$	3:1
$aabb \times Aabb$	1:1:1:1
$Aabb \times Aabb$	9:3:3:1
$Aabb \times Aabb$	9:7
	1:1

14. Укажите соответствие между генотипами родителей и расщеплением генотипов у потомков от дигибридного скрещивания во втором поколении:

$Aabb \times Aabb$	9:6:1
$aabb \times Aabb$	1:2:1
$Aabb \times Aabb$	1:1:1:1
$aabb \times Aabb$	1:1
	4:2:2:2:1:1:1:1

15. Разместите положение хромосомной теории в логической последовательности:
каждый ген занимает определённое место в хромосоме; каждая хромосома представляет собой группу сцепления; гены находятся в хромосомах; число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом.



РЕШЕНИЕ ТИПИЧНЫХ ЗАДАЧ ПО ГЕНЕТИКЕ (МОНО- И ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЯ)

Цель. Научиться решать типичные генетические задачи, ознакомиться с иллюстрациями действия законов Менделя на различных примерах. Научиться анализировать распределение признаков при гибридизации.

Теоретическое обоснование. В каждой паре гомологичных хромосом одна — отцовская, вторая — материнская. Соответственно, один аллель каждого гена потомство получает от отца, второй — от матери. Аллельные состояния генов всегда альтернативны, то есть противоположны. Доминантный аллель — тот аллель гена, который подавляет проявление второго аллеля. Более слабый, подавляемый аллель называется рецессивным.

Если в обеих гомологичных хромосомах находятся одинаковые аллели, организм является гомозиготным по данному признаку, если разные аллели — гетерозиготным.

Распределение признаков у потомства происходит в соответствии с законами Менделя.

Первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения: гибриды первого поколения от скрещивания чистых линий одинаковы по генотипу и фенотипу. По фенотипу все гибриды первого поколения характеризуются доминантным признаком, по генотипу всё первое поколение гибридов является гетерозиготами.

Второй закон Менделя — закон расщепления: при скрещивании гибридов первого поколения друг с другом наблюдается расщепление признаков в соотношении 3:1.

Третий закон Менделя — закон независимого наследования: каждая пара признаков наследуется независимо от других пар.

Пример решения задачи. У кошки длинная шерсть — рецессивный признак по отношению к короткой шерсти. Гомозиготную длинношёрстную кошку скрестили с гетерозиготным котом и получили в помёте 8 котят.

Дайте ответы на вопросы:

- а) сколько типов гамет образуется у кота?
- б) сколько типов гамет образуется у кошки?
- в) сколько генотипов будет у котят?
- г) сколько фенотипов будет у котят?
- д) сколько родится котят с длинной шерстью?

Обозначим ген длины шерсти буквой А. Доминантный признак — короткая шерсть, аллель А. Рецессивный признак — длинная шерсть, аллель а.

Кошка гомозиготна по длинношёрстности, значит, у неё генотип аа. Кот гетерозиготен — генотип Аа.

а) у кота генотип Аа, следовательно, кот будет продуцировать два типа гамет А и а;

б) у кошки генотип аа, следовательно, кошка будет продуцировать только один тип гамет — а;

в) в помёте ожидается два генотипа котят: аа и Аа в соотношении 1:1.

г) в приплоде ожидается два фенотипа котят. Фенотипы котят распределяются так же, как генотипы: котята с генотипом Аа — фенотипически короткошёрстные, котята с генотипом аа фенотипически длинношёрстные.

То есть соотношение фенотипов также будет составлять 1:1.

д) длинная шерсть будет у половины родившихся котят. В нашем случае родилось восемь котят, значит, длинношёрстными будут четверо из них.

♂ \ ♀	а	а
А	Аа короткошёрстные	Аа короткошёрстные
а	аа длинношёрстные	аа длинношёрстные

Пример оформления задачи:

Дано:

А — короткая шерсть
а — длинная шерсть

F1 — ?

Р: ♀ аа × ♂ Аа
G: а А, а
F1: 50 % Аа
50 % аа

У родителей могут быть такие типы гамет: ♀ только а, ♂ : А и а.

У потомства возможны два генотипа Аа и аа и два фенотипа — длинношёрстный и короткошёрстный в равном соотношении.

Ответ: в потомстве будет:
расщепление по генотипу 1:1,
расщепление по фенотипу 1:1.

♂ \ ♀	а	а
А	Аа	Аа
а	аа	аа

Задачи

Вариант 1

1. У флоксов белая окраска цветов определяется геном В, а красная — геном в. Гибриды первого поколения имеют розовую окраску. Растение с розовыми цветами скрещено с растением с красными цветами. Какие цветы будут иметь потомки от этого скрещивания?

2. У баклажана нормальный рост растения доминирует над карликовой формой. На опытном участке от скрещивания карликового растения с гетерозиготным растением нормального размера получили 56 растений нормального роста. Определите приблизительное количество карликовых растений.

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

3. Придумайте такую задачу, чтобы в потомстве у разных родителей все особи были одинаковы по фенотипу.

4. У человека аллель курносости (А) доминирует над аллелем, отвечающим за развитие прямого носа (а), а аллель ямочки на подбородке (В) над аллелем, определяющим подбородок без ямочки (в). Каков генотип курного отца без ямочки на подбородке, если в браке с женщиной, имеющей прямой нос и ямочку на подбородке рождаются только курносые дети с ямочкой на подбородке.



Дополнительное задание. В семье, где мать и отец имеют крепкое здоровье, три дочери. Можно ли считать, что и они, и все последующие дочери, если они будут рождаться в этой семье, окажутся такими же устойчивыми к инфекционным заболеваниям, как и их родители, если известно, что у бабушки этих детей по материнской линии и дедушки по отцовской линии — очень хрупкое здоровье, вызванное болезнью Брутона (врождённым недостатком гамма-глобулинов)? Ген, ответственный за развитие состояния дефицита гамма-глобулинов, — рецессивный ген, локализованный в X-хромосоме.

Вариант 2

1. У земляники красная окраска ягод неполно доминирует над белой. Какое потомство следует ожидать от скрещивания двух растений с розовыми ягодами?

2. У человека веснушчатость наследуется как доминантный признак. В семье, где отец имеет веснушки, а у матери их нет, родился сын с веснушками и две дочери без веснушек. Определите генотипы родителей и детей.

3. Придумайте такую задачу, чтобы у одинаковых фенотипически родителей в потомстве были разные особи.

4. У человека длинные ресницы и выпяченная нижняя губа доминирует над короткими ресницами и нормальной губой. Женщина с длинными ресницами и нормальными губами вышла замуж за человека с короткими ресницами и выпяченной нижней губой. У них родилось четверо детей, двое из которых имеют длинные ресницы и выпяченную нижнюю губу, а двое — короткие ресницы и нормальные губы.

Каковы генотипы родителей?



Дополнительное задание. Известно, что ген дальтонизма (неспособность различать красный и зелёный цвета) — рецессивный ген, локализованный в X-хромосоме. Здоровая женщина, мать которой так же, как и она, была здоровой, а отец был дальтоником, вышла замуж за мужчину, страдающего дальтонизмом. Появление какого потомства можно ожидать от этого брака?

ТЕМА 6.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ



§ 13. ПОНЯТИЕ О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ. МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Термины и понятия: наследственность и изменчивость; изменчивость мутационная (фенотипическая); изменчивость генетическая (генотипическая); норма реакции; вариационный ряд и вариационная статистика.

Понятие изменчивости. Как известно, генетика — наука о наследственности и изменчивости. Причём эти два понятия по своему смыслу выступают как противоположные — *альтернативные* (от лат. *альтернатус* — другой).

Наследственность — это преемственность организмов в ряду поколений; способность родителей передавать потомкам видовые или индивидуальные признаки (черты строения и особенности физиологических процессов). Благодаря наследственности из поколения в поколение сохраняются специфические качества каждого биологического вида.

Изменчивость — способность нарушать строгую наследственность. Благодаря изменчивости каждый организм имеет свои особенности, причём этим свойством индивидуальности обладают даже генетически совершенно одинаковые особи (гомогаметные близнецы, представители одного клона или чистой линии), которые всегда имеют едва уловимые отличия в размерах, пропорциях тела, выраженности тех или иных признаков. Таким образом, за счёт изменчивости поддерживается разнообразие организмов.

Какой бывает изменчивость. В отличие от наследственности, изменчивость — явление многообразное и неоднозначное. Именно поэтому существует несколько классификаций этого явления. По характеру изменений выделяют два типа изменчивости: *фенотипическую (модификационную)* и *генотипическую (генетическую)*. Первый вид ещё называют *направленной изменчивостью*, так как в подобных случаях в изменениях признаков можно найти влияние совершенно определённых факторов среды, причём эта изменчивость нередко носит приспособительный характер, поскольку обычно направлена на

уменьшение негативного влияния факторов среды. Генотипическую изменчивость ещё называют *ненаправленной изменчивостью*. В этом случае отсутствует чёткая связь между условиями жизни организма или действием определённых факторов среды (температуры, влаги, солнечного света и пр.) и характером изменчивости организма (*подумайте, почему так происходит*).

По уровню проявления изменчивость разделяют на *индивидуальную и групповую*. Первая — просто разнообразие особей одного вида, проявляющееся по всевозможным признакам и параметрам организма, включая и его генетический состав. Вторая — это различия популяций, видов, родов и т.д. по любым признакам, в том числе и генотипу.

Причины индивидуальной изменчивости организмов. Если причины групповой изменчивости легко объяснить — особи разных популяций живут в неодинаковых условиях, а потому на них по-разному влияют факторы среды, то индивидуальную изменчивость объяснить сложнее. Действительно, почему рыбы, живущие в одном пруде или даже аквариуме, отличаются по размерам, окраске, скорости роста, плодовитости и другим признакам и показателям. Ещё больший вопрос возникает с клоновыми организмами, которые живут не только в одной местности, но и имеют совершенно одинаковый состав генов. Почему у них возникает индивидуальность на уровне фенотипических признаков?

Конечно, главной причиной индивидуальной изменчивости являются генотипические особенности каждого организма, которые и определяют изменчивость признаков. Действительно, как показал генетический анализ, в изменчивости любого признака или свойства организма присутствует генетическая составляющая, но она объясняет только какую-то её часть. Например, индивидуальная изменчивость млекопитающих, живущих в одинаковых условиях среды, по такому признаку, как длина тела, только на 30 % объясняется их генетическими отличиями. Остальное, как считают, — случайные факторы. Изменчивость других признаков в большей степени зависит от генетических факторов: цвет волос — на 70 %, а цвет глаз даже на 90% зависит от генов. Но всё равно в изменчивости и этих признаков играют роль случайные факторы.

Что это за случайные факторы? К ним, прежде всего, относят непрогнозируемые благоприятные или неблагоприятные для жизни события, с которыми встретился организм в период своего развития и которые оставили на нём свой след. Например, одному мальку повезло, он первым проклюнулся из икры. Ему досталось много еды и по счастливой случайности он избежал заражения паразитами, а потому рос очень быстро. Другой оказался неудачником: появился из икры позже других, пищи ему не очень хватало, угнетали паразиты. В результате он отстал в росте. Большинству потомства не так повезло, как первому мальку, но и особые неудачи их не преследовали. Поэтому по показателям роста и размерам они заняли среднее положение.

Очевидно, кому быть счастливымчиком, а кому — горемыкой напрямую не связано с генетическими особенностями особей, и часто определяется даже до рождения. Например, икринки, расположенные ближе к кровеносным сосудам, пронизывающим яичник, получают больше питательных веществ и соответственно из них после оплодотворения появляются более жизнеспособные личинки.

Кроме того, в процессе реализации программы индивидуального развития, которая представляет собой сложнейший процесс деления одних клеток и гибели других, могут происходить случайные самопроизвольные сбои, которые внешне проявляются в отличиях организмов друг от друга. Именно из-за таких случайных, непредсказуемых действий факторов среды и случайных ошибок в реализации программы развития даже генетически одинаковые особи будут всегда внешне чем-то отличаться друг от друга. Причём, как показывают исследования гомогаметных людей-близнецов, с возрастом их различия усугубляются.

Свойства модификационной изменчивости. Считается, что модификационная изменчивость вызвана тем, что все организмы в той или иной степени живут в разных условиях, а потому вынуждены по-разному реагировать на факторы окружающей среды, что и приводит к разнообразию фенотипов. Вместе с тем существуют факторы, которые действуют на все организмы, и они вынуждены реагировать сходным образом (рис. 45). Поэтому особенностью модификационной изменчивости является её групповой характер. Например, все растения в идеальных для них условиях будут выше и пышнее, чем растения, живущие при низкой температуре или в условиях постоянной засухи.

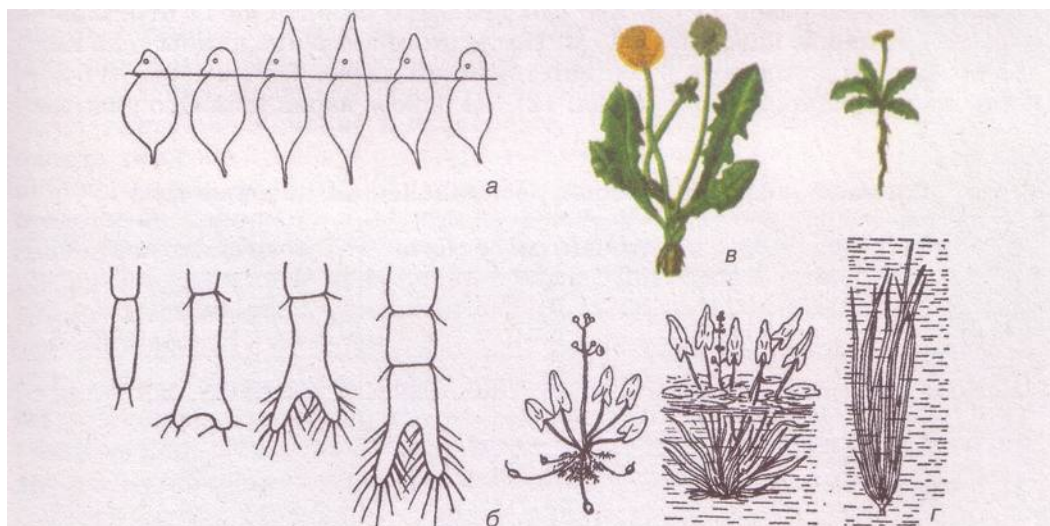


Рис. 45. Примеры модификационной изменчивости: а — сезонные изменения формы и размеров «головы» у дафний; б — изменение строения брюшка рачка артемии солёнолюбивой под действием опреснения; в — растения одного вида одуванчика лекарственного, выросшие из одного корня, но в разных условиях: на равнине (слева), в горах (справа); г — изменение формы листьев стрелолиста под влиянием условий существования: наземное растение (слева), при частичном погружении в воду (в центре), при полном погружении в воду (справа).

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

Модификационной изменчивости свойственна обратимость. Если снять действие фактора, фенотип должен вернуться в нормальное для вида состояние. В горах в эритроцитах крови людей из-за дефицита кислорода резко возрастает содержание гемоглобина. После возвращения на равнину всё нормализуется.

Модификационные изменения затрагивают только фенотип, генотип же не изменяется. Поэтому всякие изменения организма, приобретённые при жизни, не наследуются. Не случайно из семян мелких особей, выросших в плохих условиях, в идеальной среде вырастают крупные растения.

Модификационная изменчивость признаков заключена в определённый диапазон изменчивости, обусловленный генотипом. Эти пределы изменчивости называют нормой реакции. Например, нормой реакции мужского организма на вызовы среды обитания будут диапазоны изменчивости длины тела от 155 до 220 см. Всё, что меньше или больше — это уже отклонения от нормы: в первом случае — карлики, во втором — гиганты.

Как анализировать модификационную изменчивость. Модификационную изменчивость любого признака можно описать количественно с помощью методов вариационной (от лат. *вариация* — изменение) статистики и представить в виде графиков и таблиц. Первыми шагами при анализе изменчивости какого-либо признака является создание вариационного ряда и построение на его основе *вариационной кривой*.

Представим себе, что перед исследователем поставлена задача изучить изменчивость карасей, которых он поймал в пруду. Для начала необходимо найти самую маленькую и самую большую рыбы. Первая, например, имеет длину 8,2 см, вторая — 18,3 см. Диапазон изменчивости в данном случае приблизительно равен 11 см. Его удобнее всего разбить на 11 отрезков — классов значений, каждый по 1 см. После этого значение длины тела каждой особи следует занести в соответствующий класс. Таким образом будет построен вариационный ряд (табл. 12). На основе вариационного ряда лег-

Таблица 12

Вариационный ряд карасей, распределённых по длине тела

№ класса	Границы класса (см)	Количество особей
1	8—9	1
2	9—10	3
3	10—11	7
4	11—12	11
5	12—13	22
6	13—14	31
7	14—15	19
8	15—16	10
9	16—17	8
10	17—18	2
11	18—19	1



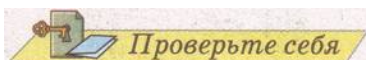
ко построить вариационную кривую — график количественного распределения особей в зависимости от длины тела (рис. 46).

Обычно вариационная кривая имеет форму колокола, что свидетельствует о *нормальном распределении* признака.

Это значит, что в таком распределении средние особи самые многочисленные, а отклонения в сторону больших или меньших значений равновероятны. Для количественной оценки распределения признака обязательно используют два показателя: *среднее значение* и *дисперсию*. Последняя отражает, насколько особи в данном распределении отклоняются от средней. Очевидно, чем больше карасей оказываются близкими к средним значениям, тем дисперсия ниже, изменчивость признака меньше и, наоборот, чем больше крайних значений, тем дисперсия выше, а изменчивость больше. Дисперсия в вариационной статистике считается самым точным показателем фенотипической изменчивости.

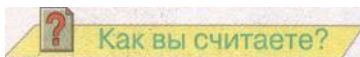
Свойство организмов быть представленными в разных состояниях обычно называют изменчивостью. По своим свойствам и характеристикам разделяют два типа изменчивости: фенотипическую (модификационную) и генотипическую (генетическую). Модификационную изменчивость вызывают реакции организма на факторы окружающей среды. Поскольку окружающая среда каждого организма во многом уникальна, то каждая особь имеет свой фенотипический облик, даже если это представитель клона.

Каждый признак имеет пределы нормальной изменчивости, которые принято называть нормой реакции.



1 Почему наследственность и изменчивость называют альтернативными явлениями? 2. Что является причинами индивидуальной изменчивости организмов? 3. Какие основные свойства модификационной изменчивости? 4. Что такое вариационный ряд и что такое вариационная кривая?

Какое распределение признаков при модификационной изменчивости называют нормальным?



1. Можно ли считать, что в биологии изменчивость и разнообразие — синонимы? 2. Что является причиной того, что потомки одной партеногенетической самки карася, имеющие одинаковый генотип, отличаются друг от друга пропорциями тела, числом чешуи на теле или лучей в плавниках?

§ 14.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ: МУТАЦИИ И РЕКОМБИНАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

Термины и понятия: мутационная и рекомбинационная изменчивость; точковые мутации; хромосомные перестройки; геномные мутации; полиплоидия; рекомбинация.

Какую изменчивость называют генетической. Генетическая (генотипическая, наследственная) изменчивость — это разнообразие признаков, обусловленное генетическими факторами и передающееся по наследству. Этот тип изменчивости вызван различиями в генотипах особей одной или разных популяций, одного или разных видов, а потому её часто называют генотипической.

Генетическая изменчивость — важный фактор поддержания индивидуальной изменчивости. Она всегда присуща амфимиктическим популяциям, в которых каждая особь становится генетически уникальной и таким образом достигается высокая степень генетического разнообразия. В популяциях же, где происходит бесполое или партеногенетическое размножение, все особи могут относиться к

одному клону и быть генотипически совершенно идентичными. Здесь нет места генетической изменчивости, однако имеет место модификационная изменчивость, проявляющаяся в едва уловимых отличиях особей по размерам, окраске, пропорциям тела и другим незначительным признакам.

Причинами генотипической изменчивости являются мутации генов и их комбинирование, что приводит к новым генотипическим сочетаниям.

Мутационная теория и мутационная изменчивость. Понятие *мутация*, как стойкое, внезапное изменение фенотипа, связанное с изменением генотипа и передающееся по наслед-



Рис. 47. С.И. Коржинский.



Рис. 48. Примеры типичной генетической изменчивости: а — разнообразие пород собак; б — окраска цветков садового растения портулака крупноцветкового.

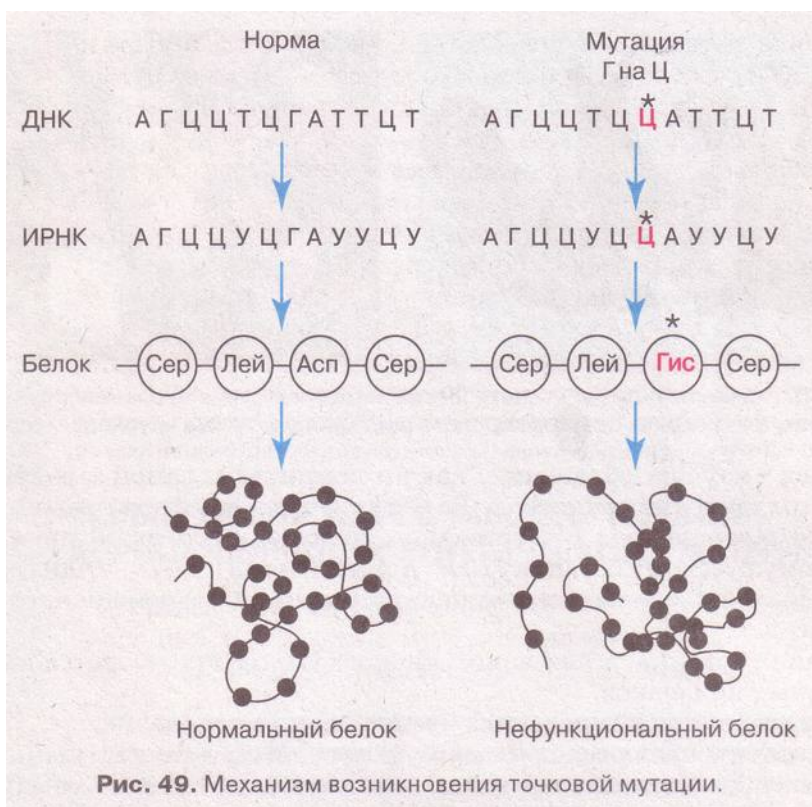
ству, ввёл в научное обращение, как вы помните, на самой заре генетики в 1903 г. голландский генетик Х. Де Фриз. Он также сформулировал **мутационную теорию**, ряд существенных положений которой принадлежит известному русскому ботанику *С. И. Коржинскому* (1861—1900).

Основные положения мутационной теории в современной трактовке выглядят так:

- Мутации возникают внезапно, скачкообразно и проявляются в виде **дискретных** признаков.
- Они не теряются и передаются из поколения в поколение.
- Мутации проявляются по-разному и могут быть доминантными и рецессивными, полезными и вредными, отличаться по силе своего влияния на организм, вызывать незначительные изменения в его работе или задевать жизненно важные признаки и быть летальными.
- Вероятность обнаружения мутаций зависит от количества исследованных особей.
- Одни и те же мутации могут возникать повторно.
- Мутации можно вызвать воздействием на организм сильнодействующих физических или химических агентов, но при этом появление той или иной мутации не связано с видом агента. Они всегда спонтанны, так как мутировать может любой участок хромосомы.

Изменчивость организмов, вызванная мутациями, получила название **мутационной изменчивости**. Заключается она в основном в спонтанных изменениях генотипов. Этот тип изменчивости, в отличие от модификационной, является важнейшим источником эволюционных преобразований. Благодаря генетической изменчивости появляются организмы с новыми свойствами и признаками (рис. 48), поддерживается высокий уровень фенотипической изменчивости.

Какими бывают мутации. В настоящее время понятие *мутация* трактуют шире, чем во времена Де Фриза. Под мутациями понимают все изменения генетического аппарата, которые наследуются и могут передаваться потомкам. Следует учесть, что чаще всего нарушения генетического аппарата приводят к смерти их носителей или делают их бесплодными. Обычным следствием мутационного процесса является возникновение летальных аллелей, которые в гомозиготном сочетании смертельны для носителя. Поэтому шансы оставить потомство у мутантных особей всегда крайне ограничены.



По характеру наследственных изменений генетического аппарата выделяют три типа мутаций.

Точковые, или генные, мутации — это мутации на уровне первичной цепи ДНК, которые приводят к нарушению аминокислотной последовательности в белках (рис. 49). Это, как правило, имеет самые негативные последствия для организма. Ведь аминокислотная последовательность в каждом белке строго специфична и замена даже одной из них может привести к нарушению его пространственной структуры и, соответственно, функций.

Самый распространённый случай точковой мутации — замещение нуклеотидной пары АТ на ГЦ или наоборот. Если эти изменения происходят в пределах структурных генов, то в результате вместо триплета АГА, например, может появиться триплет АГЦ и в полипептидной цепи вместо отрицательно заряженной аминокислоты *аргинина* окажется незаряженная аминокислота *серин*. Это может привести к изменению заряда белка, нарушению его конформации, а если это фермент, — к снижению скорости химической реакции, которую он катализирует. В результате могут начаться сбои в метаболизме целого организма.

Замены могут быть и нейтральными, например, замены аминокислот с одинаковыми свойствами. Более того, не все мутации вследствие вырожденности генетического кода приводят к заменам аминокислот. Например, превращение кодона АГА в АГГ не приведёт к замещению аминокислоты в полипептидной цепи, так как и тот и другой триплет кодируют аминокислоту аргинин.

К крайне негативным последствиям ведут мутации стоп-кодона либо мутации выпадения или вставки одного из нуклеотидов. В результате изменяется часть или вся последовательность триплетов. Это приводит к серьёзным нарушениям аминокислотной структуры белка, что почти всегда не совместимо с нормальным функционированием организма.

Хромосомные перестройки. Изменения структуры хромосом также относят к разряду мутационных событий. Это могут быть переносы какой-то части одной хромосомы на другую, изменения расположения генов на хромосоме путём их разворота на 180° , вставки части хромосомы или, наоборот, выпадения тех или иных участков (рис. 50). В большинстве случаев хромосомные перестройки не проходят бесследно для организма. Чаще всего они ведут к летальному исходу ещё на очень ранних стадиях развития зародыша. Если же они не затрагивают гены, отвечающие за важные функции, то обычно приводят к нарушениям мейоза и стерильности организма. Однако бывают и совершенно нейтральные хромосомные перестройки.

Для небольшого зверька отряда насекомоядных *большой бурозубки* хромосомные перестройки — дело обычное. Причём в разных частях ареала живут популяции, особи которых имеют разные число и форму хромосом. Эти хромосомные расы внешне ничем себя не выдают: отличить бурозубок с 22 хромосомами от бурозубок, имеющих 44 хромосомы, по признакам, образу жизни или плодовитости невозможно. Самое удивительное, что **хромосомный полиморфизм** (от греч. *поли* — много и *морфа* — форма) — особенность именно этого вида бурозубок, тогда как у других представителей рода хромосомные перестройки смерти подобны.

Геномные мутации — это изменения числа хромосом. Их причиной являются грубые нарушения мейоза.

Одним из видов геномных мутаций является анеуплоидия (от греч. *ан* — отрицательная приставка, *еу* — полностью, *плоос* — попытка; *еидос* — вид) — увеличение гомологических хромосом на одну и более или, наоборот, нехватка чаще всего одной хромосомы. В результате особи вида, которому присущ диплоидный набор $2n = 22$, могут иметь 21, 23, 24 и даже 25 хромосом. Обычно у животных такие нарушения не совместимы с нормальной жизнедеятельностью организма и приводят либо к летальному исходу на ранних стадиях развития, либо многочисленным нарушениям развития. Синдром Дауна у людей — наследственное заболевание, приводящее к разнообразным порокам развития, в том числе и умственной отсталости, вызвано дополнительной хромосомой в 21 паре. Иногда у людей встречаются дополнительные половые хромосомы. В таких случаях всегда наблюдают стерильность.

Полиплоидия (от греч. *поли* — много и *плоидия*) — геномные мутации, связанные с

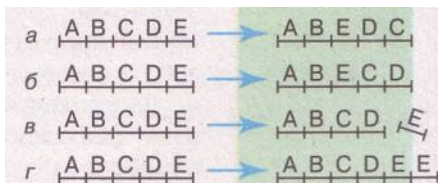


Рис. 50. Возникновение четырёх основных типов хромосомных перестроек: а, б — разные случаи изменения расположения генов на хромосоме; в — выпадение одного из генов; г — дублирование одного и того же гена.

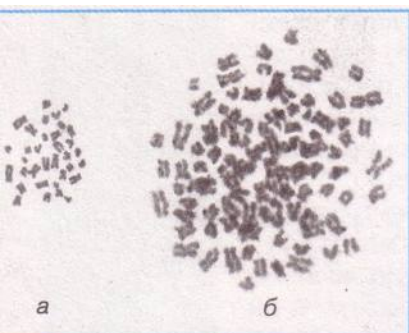


Рис. 51. Диплоидные (а) и пентаплоидные (б) наборы хромосом у одного и того же вида дождевых червей.

кратными увеличениями числа хромосомных наборов. Если число хромосомных наборов увеличено на один, то это триплоид, если на два — тетраплоид, на три — пентаплоид (рис. 51) и четыре — гексаплоид. Самое большее доказанное увеличение числа хромосомных наборов у организмов-декаплоидов (*дека* — 10). Полиплоидные организмы с некрратным числом хромосом могут размножаться только путём партеногенеза, поскольку нормальный *мейоз* у таких организмов невозможен (*подумайте почему*). У полиплоидных организмов с чётным набором хромосом мейоз может проходить так же свободно, как и у диплоидов. В этом случае тетраплоидные организмы будут продуцировать диплоидные гаметы.

Полиплоидия широко распространена в природе. Большой частью она представлена чётноплоидными (тетраплоиды или октоплоиды) особями, у которых нормально протекает мейоз. Очень много полиплоидных видов среди растений, гораздо меньше среди животных. Достаточно часто они встречаются среди беспозвоночных (ракообразных, дождевых червей, моллюсков). Есть полиплоиды и среди позвоночных, прежде всего рыб. Здесь имеются даже целые семейства (осетровые) и отряды (лососеобразные), виды которых исключительно полиплоидны, причём с нормально протекающим мейозом. Гораздо реже встречаются полиплоиды у амфибий и рептилий, а у птиц и млекопитающих они погибают на самых ранних этапах развития.

Почему большинство мутаций рецессивные. Одним из установленных положений генетики следует считать тезис о том, что почти все мутации рецессивные, а дикий тип (так называют обычный фенотип, присущий особям, обитающим в природных условиях) всегда доминирует над мутантными фенотипами. С чем это связано?

Рассмотрим эту ситуацию на примере рецессивного гена **альбинизма** (от лат. *альбус* — белый), определяющего в гомозиготном состоянии врождённое отсутствие пигментации кожи, волос (рис. 52), радужной и пигментной оболочек глаза у млекопитающих. Как выяснилось, у особей-альбинистов не функционирует фермент **тирозиназа**, который катализирует реакцию образования пигмента **меланина**. Причиной нерабочего состояния тирозиназы обычно являются точковые мутации, приводящие к сильным нарушениям последовательности аминокислот в первичной цепи. Дефицит меланина компенсируется при гетерозиготном сочетании генов, так как оказывается вполне достаточным число продуктов нормально функционирующего гена от одного из родителей. В конечном счёте, нормальное функционирование и является причиной фенотипического доминирования гена, определяющего нор-

мальную окраску, над мутантным геном альбинизма. Это объяснение подходит для большинства мутаций, которые являются поломками генов, приводящими к нарушениям метаболизма. Негативный эффект от «поломанных» (рецессивных) генов компенсируется действием нормальных (доминантных) генов.

В некоторых случаях одного нормального гена бывает недостаточно, чтобы полностью компенсировать дефицит метаболического продукта (*вспомните, что такое полудоминирование*). Например, садовое растение *космея* с белыми цветками имеет гомозиготный генотип по гену, блокирующему синтез малинового пигмента. Растение этого вида с малиновыми цветками является гомозиготой по аллелям, обеспечивающим синтез пигмента. Растения с промежуточными по цвету розовыми лепестками — гетерозиготы с промежуточным количеством пигмента. Именно в такой неполной компенсации и заключены механизмы неполного доминирования.

Особую группу составляют доминантные мутации. Они проявляются в гетерозиготном состоянии и встречаются гораздо реже рецессивных. Это случаи, когда в результате мутации белки приобретают новые для них свойства или когда в результате мутации ген начинает продуцировать ИРНК в ненормально большом количестве. Следствием доминантных мутаций, например, являются животные-меланисты, у которых в отличие от нормальных, синтезируется слишком много меланина. Обычно меланисты имеют более тёмный, чем обычные особи, цвет покровов (рис. 53).

Рекомбинации генетического материала и рекомбинационная изменчивость. Ещё одним важным фактором генетической изменчивости является рекомбинация (от лат. *re* — приставка, указывающая на повторное действие, и *комбинацио* — соединение) — перераспределение генетического материала в потомстве. При амфимиктическом половом размножении рекомбинация ведёт к образованию потомков с самыми разными генотипическими сочетаниями. В результате в одной популяции невозможно встретить двух генетически одинаковых особей. Разнообразие организмов, возникающее в процессе рекомбинации, получило название рекомбинационной изменчивости.

Существуют три основных фактора рекомбинации:

- соединение гамет от разных родителей при случайных скрещиваниях у животных и перекрёстном опылении у растений;
- независимое распределение хромосом после первого деления мейоза;
- кроссинговер — обмен участками гомологичных хромосом при конъюгации.

Рекомбинация играет важную роль в эволюции организмов. Её свойства используют при выведении новых сортов растений и пород животных.

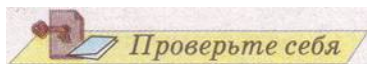


Рис. 52. Альбиносами бывают даже обезьяны.



Рис. 53. Пантера, или чёрный леопард, — типичный случай меланизма.

Основой генетической изменчивости организмов являются мутационная и рекомбинационная изменчивость. Мутации — случайные изменения структуры генетического аппарата — являются причиной мутационной изменчивости и проявляются на трёх уровнях: нуклеотидной последовательности ДНК; строения хромосом; числа хромосом. Рекомбинационная изменчивость — перекомбинирование родительских генотипов — достигается с помощью трёх механизмов: случайных слияний яйцеклеток со сперматозоидами, случайным распределением по дочерним клеткам хромосом после первого деления мейоза и кроссинговером.



1. Какую изменчивость называют наследственной? 2. Какие свойства мутационной изменчивости отличают её от модификационной? 3. На каких трёх уровнях организации генетического аппарата происходят мутации? 4. Что такое полиплоидия и что такое анеуплоидия? 5. Каковы факторы рекомбинации генетического материала?



1. Может ли мутантный организм путём мутации вернуться к нормальному фенотипу?
2. Почему самый обычный фенотип, свойственный данному виду организмов, ещё называют диким типом?

§ 15.

ПОЧЕМУ ВОЗНИКАЮТ МУТАЦИИ. МУТАГЕНЫ.

Термины и понятия: мутагенез (экспериментальный, спонтанный); мутагены физические, химические и биологические; мутации индуцированные и спонтанные; лейкоз; репарация.

Понятие мутагенеза, с самого начала становления генетики вопросам причин и природы мутаций уделялось особое внимание. Учёных прежде всего очень интересовало, откуда берутся внезапные скачкообразные изменения фенотипа. Первым реальным шагом в этом направлении стали исследования по экспериментальному мутагенезу (от *мутация* и *генезис*) — воздействие на организм мутагенами — сильнодействующими физическими факторами или определёнными химическими веществами, приводящими к появлению мутаций. Внедрение математических методов, с помощью которых оказался возможным строгий учёт количества появляющихся мутаций, также дал ряд интересных результатов, стимулировавших дальнейшее развитие генетики. Кроме того, их направленный поиск в природе показал, что мутации проявляются и в естественной среде обитания, где происходит так называемый спонтанный мутагенез.

Мутации, которые вызывают в лабораторных условиях, стали называть индуцированными мутациями, а те, которые находят в природных популяциях, — спонтанными. И те, и другие, как правило, по своему фенотипическому проявлению почти не отличаются, но учёные всё же отмечают, что индуцированные мутации гораздо разнообразнее и фенотипически проявляются сильнее, чем спонтанные. Например, у дрозофил (рис.54) к обычным относят мутации «жёлтое тело» и «закрученные крылья». Их можно

вызвать в лаборатории и наблюдать в природе, но выраженность этих аномалий всегда сильнее у лабораторных особей.

Что такое физический мутагенез. Впервые принципиальную возможность искусственного вызывания мутаций доказал в 1927 г. американский исследователь *Герман Джозеф Мёллер* (1890—1967), который воздействовал рентгеновскими лучами на дрозофил.

В настоящее время чётко установлено, что все виды ионизирующего облучения являются сильными физическими мутагенами. В лабораторных условиях используются почти исключительно рентгеновские и гамма-лучи. Они лучше, чем потоки заряженных частиц проникают вглубь организма. К физическим мутагенам также относятся ультрафиолетовое облучение и повышенная температура.

Механизм мутагенного действия облучения состоит в следующем. Проходя через цитоплазму или кариоплазму, лучи на своём пути вырывают электроны внешней оболочки атомов и превращают их в положительно заряженные ионы. Высвободившиеся электроны присоединяются к другим атомам, придавая им отрицательный заряд. В результате в клетке и ядре образуется огромное количество высокоактивных химических радикалов. Если они взаимодействуют со структурными белками или ферментами, вызывая изменения их структуры, это на некоторое время приводит к нарушениям функционирования клетки. Если же они взаимодействуют с ДНК, наступают необратимые изменения — мутации. Мутации могут быть связаны как с нарушениями структуры одного нуклеотида, так и сразу множества соседних нуклеотидов. В результате в первом случае при репликации могут возникать генные (точковые) мутации, а во втором — перестройки хромосом. Воздействие ионизирующего облучения чаще всего приводит именно ко второму типу мутаций.

Очень часто действие ионизирующего излучения, особенно заряженных частиц, сравнивают с попаданием в мишень, которой в данном случае является генетический аппарат клетки. Как не всякая пуля находит свою цель, так и не всякая заряженная частица попадает в ядро. Если это так, то можно предположить, что мутагенный эффект облучения гораздо выше в делящихся тканях, клетки которых имеют относительно более крупные ядра по сравнению с неделящимися клетками. Кроме того, мутагенный эффект излучения больше проявляется при облучении мужских гамет, чем женских (вспомните ядерно-цитоплазматические соотношения в сперматозоидах и яйцеклетках).

Мутагенный эффект излучения в делящихся клетках выше ещё и потому, что генные мутации чаще всего возникают в процессе репликации ДНК. Тогда как в стабильных неделящихся клетках многие нарушения структуры нуклеотида (метилирование, аминирование, фосфорилирование азотистых



Рис. 54. Примеры мутаций дрозофилы, которые могут быть индуцированы мутагенами или возникать в естественных условиях: а — жёлтое тело; б — скрученные крылья.

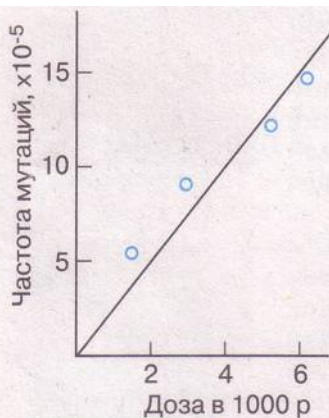


Рис. 55. Прямолинейная зависимость частоты мутаций от дозы рентгеновского облучения, которую получили подопытные особи дрозофилы.

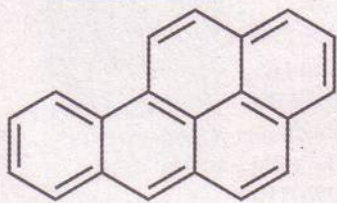


Рис. 56. Формула бензопирена — мутагена и одного из загрязнителей среды.

оснований) — это ещё не собственно мутация, а скорее предрасположенность к мутации. Такие изменения структуры нуклеотида резко повышают вероятность неправильной репликации и только нарушения синтеза ДНК приводят к мутации. Не случайно у человека радиация прежде всего поражает клетки эпителиальной ткани (в том числе сперматозоиды, которые постоянно образуются в организме) и некоторые виды соединительной ткани, прежде всего костный мозг, в котором постоянно путём деления клеток предшественников образуются форменные элементы крови. Одним из самых опасных последствий облучения костного мозга является такое заболевание, как лейкоз — злокачественное перерождение кроветворной системы. Очень подвержены действию ионизирующего облучения человеческие эмбрионы.

Именно из-за того, что излучение поражает делящиеся клетки, взрослые насекомые очень устойчивы к его воздействию. На стадии имаго у насекомых полностью прекращается рост и клеточные деления. Поэтому, например, таракан может выдержать облучение в несколько сотен рентген, тогда как для человека критичными являются дозы на уровне 50 рентген.

На свойстве ионизирующего облучения поражать делящиеся клетки основан терапевтический эффект гамма-лучей, с помощью которых убивают раковые клетки, которые находятся в состоянии постоянных делений. Таким образом тормозится развитие злокачественных опухолей.

Важным свойством физических мутагенов является прямая зависимость между дозой излучения, которую получает организм, и выходом мутаций (рис. 55). Чем выше доза, тем, соответственно, больше мутаций.

Отсюда был сделан вывод: не существует пороговых доз действия ионизирующего облучения, ниже которых оно безвредно, просто при малых дозах уровень мутирования не так заметен. Именно поэтому, если организм пробудет в условиях низкого уровня радиации достаточно длительный период, то накопленный мутагенный эффект может быть не меньше, чем при большой дозе, полученной за очень короткий период времени.

Особенности химического мутагенеза. Химический мутагенез был открыт позже физического, в 1940 году. Честь его открытия принадлежит уроженцу Чернигова, выдающемуся генетику *Иосифу Абрамовичу Раппопорту* (1912—1990), который выращивал дрозофил на среде, содержащей **формальдегид**.

Химические мутагены — это вещества определённых типов химических соединений, которые, взаимодействуя с ДНК, поражают генетический аппарат клетки. К химическим мутагенам относят: неорганические вещества (оксид серы SO_2 и азота NO_2 ,

перекись водорода H_2O_2 , азотистую кислоту HNO_2 , соли азотной кислоты HNO_3 , соединения плумбума и гидраргиума); простые органические соединения (формальдегид $CH_2=O$, хлороформ $CHCl_3$) и гораздо более сложные органические соединения. К очень сильным мутагенам относят органические соединения, способные переносить группы CH_3 и C_2H_5 . Некоторые из них настолько мутагенны, что их называют **супер мутагенами**. Сильными мутагенными свойствами обладают циклические органические соединения, в которых участвует атом Нитрогена. К этой группе соединений относятся все аналоги азотистых оснований. Мутагенами оказались и многие ядохимикаты, используемые для борьбы с сельскохозяйственными вредителями.

Механизм действия химических соединений во многом напоминает действие излучения, только в этом случае химически активные вещества не образуются в клетке под действием внешней энергии, а проникают в неё как чужеродные вещества, после чего начинают реагировать с ДНК, изменяя её структуру. При последующих репликациях ДНК возникают мутации. Есть особые формы химических мутагенов, которые не изменяют первичную структуру ДНК, а образуют с ней комплексы. В этих местах также происходят нарушения синтеза ДНК.

Химический мутагенез имеет много общего с физическим. В частности, чем выше доза химического воздействия, тем больший выход мутаций. Но есть и ряд особенностей. Во-первых, химические мутагены действуют более специфично, часто вызывая мутации определённого типа. Во-вторых, у них пролонгированный эффект. Это значит, что мутации могут проявиться через несколько клеточных делений или даже через два-три поколения потомков.

Одним из самых массовых и опасных химических мутагенов является полициклический углеводород **бензопирен** (рис. 56), который содержится в бензине, а также образуется при горении никотина. Это очень устойчивое соединение, а потому опасно тем, что может накапливаться в окружающей среде или организме. Поэтому даже минимальные его дозы рано или поздно могут привести к **мутагенным** и **канцерогенным** (от лат. *канцер* — рак и *генезис*) **эффектам**. Именно этому веществу мужчины-курильщики обязаны часто возникающему у них бесплодию.

Оказывается, есть и биологические мутагены. До середины 40-х годов XX ст. никто не предполагал, что ДНК, основное вещество ядра, является носителем генетической информации. Тогда считалось, что эта информация записана в особых белках. Впервые доказать, что именно ДНК является носителем наследственной информации, удалось академику НАН Украины *Сергею Михайловичу Гершензону* (1906—1998). Он выращивал дрозофил на среде, насыщенной ДНК. Оказалось, что в таких колониях массово возникают мутации, тогда как в пробирках, среда которых содержала разнообразные белки, мутации не наблюдались. Отсюда был сделан вывод, что ДНК является генетически активным веществом.

Совершенно очевидно, что к мутагенным эффектам могут приводить и вирусные инфекции. Ведь в этом случае ДНК попадает непосредственно в



Рис. 57. С.М. Гершензон.

РАЗДЕЛ III Организменный уровень жизни

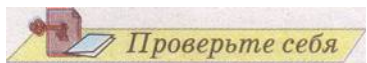
генетический аппарат, вызывая нарушения в его работе. Действительно, в поражённых вирусами клетках часто наблюдаются хромосомные перестройки, внешне не отличимые от вызываемых гамма-лучами.

Именно на мутагенном действии основан и канцерогенный эффект некоторых групп вирусов. Ведь возникновение злокачественных опухолей начинается с перерождения соматических клеток, вызванного нарушениями их генетического аппарата мутагенами.

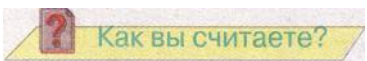
Спонтанные мутации в природе. Что может быть причиной редких случаев мутирования организмов, живущих в чистой среде? Ведь на них не влияют физические и химические мутагены. Если сейчас на земле можно найти множество мест, загрязнённых мутагенами (территории, пострадавшие от аварий на ядерных реакторах, например, Чернобыльская зона, или участки, заражённые ядохимикатами или отходами вредного производства), то ещё сто лет назад ничего подобного не было, а тем не менее, спонтанные мутации были всегда. Может быть, их вызывают малозаметные причины, такие, как: естественный радиационный фон или ультрафиолетовые лучи солнечного излучения, внезапные повышения температуры и другие. Эти факторы всегда имелись на земле и влияли на организмы. Специальные расчёты показывают, что повышенным радиационным фоном можно объяснить не более 10—25% всех спонтанных мутаций у человека. Очевидно, причиной мутаций всё же являются случайные ошибки при репликации.

Установлено, что спонтанные мутации у эукариот имеют частоту 10^{-6} , тогда как у бактерий частота мутаций на порядок выше. Это значит, что в среднем у каждого миллионного новорождённого младенца появляется мутация какого-то определённого гена. Очевидная реальная частота спонтанных мутаций гораздо выше, но в клетках существуют механизмы репарации (от лат. *репараций* — восстановление) — системы специальных ферментов, которые исправляют повреждения и разрывы, восстанавливают целостность молекулы ДНК.

Мутации можно вызвать искусственным путём, воздействуя физическими агентами (ионизирующим излучением) или химическими веществами определённой природы на клетки или организм в целом. Причём частота индуцированных мутаций тем выше, чем сильнее доза радиации или концентрация химических мутагенов в организме. В естественных условиях, без воздействия определённых мутагенов, также возникают спонтанные мутации. Частота спонтанных мутаций гораздо ниже индуцированных и в среднем одна мутация происходит не чаще, чем одна на миллион генов.



1 Какой, процесс называют мутагенезом? 2. В чём состоит эффект малых доз облучения? 3. Чем химический мутагенез отличается от физического? 4. Что является обычным фактором биологического мутагенеза? 5. Почему в природе при отсутствии явного воздействия физических и химических мутагенов протекает мутационный процесс?



Многие учёные считают, что малые дозы радиации не так уж и страшны, к ним организм может так же приспособиться, как и к некоторым ядам, получаемым им в малых дозах. Попробуйте поддержать или опровергнуть эту точку зрения. 2. Почему

эффекты от воздействия химических мутагенов могут проявляться через несколько поколений?

Тестовые задания к теме 6

1. Укажите, какое из этих утверждений корректное:
а) изменчивость присуща только организмам, размножающимся половым путём; б) клоновые организмы ничем не отличаются друг от друга; в) изменчивость присуща всем без исключения организмам; г) в основе какой-либо изменчивости лежит изменчивость генотипов.
2. Укажите, что следует считать тождественным по своему смыслу понятию *ненаправленная изменчивости*
а) модификационная; б) групповая; в) индивидуальная; г) генотипическая.
3. Укажите, какому понятию отвечает определение: «модификационная изменчивость признаков заключена в определённый диапазон изменчивости, обусловленный генотипом»:
а) норма реакции; б) вариационный ряд; в) дисперсия; г) вариационная кривая.
4. Укажите, что является самой точной оценкой степени фенотипической изменчивости:
а) границы изменчивости; б) среднее значение; в) дисперсия; г) вариационный ряд.
5. Укажите, какое из свойств не относится к модификационной изменчивости:
а) обратимость; б) направленность; в) наследуемость; г) индивидуальность.
6. Кто из учёных ввёл понятие *мутация*:
а) Мендель; б) Г. Де Фриз; в) Коржинский; г) Вавилов?
7. Укажите, какое из положений не является положением мутационной теории относительно свойств мутации:
а) возникают внезапно; б) проявляются в виде дискретных признаков; в) не способны передаваться из поколения в поколение; г) могут возникать повторно.
8. Укажите, как называют мутации, возникающие на уровне первичной структуры ДНК:
а) точковыми; б) геномными; в) хромосомными; г) спонтанными.
9. Укажите тип мутации, если у особи вида, для которого в норме характерно 22 хромосомы, выявлено 25 хромосом:
а) полиплоидия; б) анеуплоидия; в) хромосомная перестройка; г) тетраплоидия.
10. Укажите, какой из указанных физических факторов не считают мутагеном:
а) гамма-излучение; б) ультрафиолетовые лучи; в) ультразвук; г) высокая температура.
11. Укажите, с помощью каких веществ впервые был доказан химический мутагенез:
а) нитратная кислота; б) аммиак; в) бензопирен; г) формальдегид.
12. Укажите, что является фактором биологического мутагенеза:
а) вирусные инфекции; б) производные азотистых оснований; в) повышенная температура тела; г) бактериальные и вирусные инфекции.

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

13. Установите соответствие между правилом или законом генетики и сформулированным положением:

Третий закон Менделя	Во время образования половых клеток в каждую гамету попадает только один аллель из пары аллелей данного гена
Закон чистоты гамет	Мутации осуществляются только на определённых участках хромосомы
Хромосомная теория	Мутировать может любой участок хромосомы
Мутационная теория	Между гомологическими хромосомами происходит обмен аллельными генами
	Каждая пара признаков наследуется независимо от других пар

14. Укажите соответствие между видом мутации и её проявлением:

Точковая мутация	Изменение расположения генов на хромосоме
Хромосомная перестройка	Замещение аминокислоты в белке
Анеуплоидия	Кратное увеличение числа хромосомных наборов
Полиплоидия	Амитотическое деление клеток
	Уменьшение хромосомного набора на одну хромосому

15. Установите последовательность действий исследователя при изучении индивидуальной изменчивости в определённой группе организмов:
 а) построить вариационную кривую; б) установить диапазон изменчивости признака; в) построить вариационный ряд; г) найти особи с наименьшим и наибольшим значениями признака.

Лабораторная работа 2*

НАБЛЮДЕНИЕ НОРМАЛЬНЫХ И МУТАНТНЫХ ФОРМ ДРОЗОФИЛ, ИХ СРАВНЕНИЕ

Цель. Изучить фенотипическое проявление мутаций у дрозофилы. Научиться отличать дикий тип от мутантного фенотипа.

Оборудование. Бинокляр, коллекция дрозофил: дикий тип (у мухи серое тело, красные глаза, длинные крылья овальной формы); мутантный тип 1: у мухи укороченные (или отсутствующие) крылья; мутантный тип 2: у мухи белые глаза; мутантный тип 3: у мухи чёрное тело.

* Обозначенные звёздочкой лабораторные и практические работы ученики выполняют по выбору учителя.

Инструкция. Настройте бинокляр. Рассмотрите готовые микропрепараты дрозофил дикого типа и мутантных фенотипов. Определите, где дикий тип, а где мутантные фенотипы дрозофил.

Оформление результатов работы. Определите, где дикий тип, а где муталии. Зарисуйте увиденных мух-дрозофил. Укажите на рисунках фенотипические проявления мутаций.

	Дикий тип	
Мутация 1	Мутация 2	Мутация 3

Задание. Опишите дикий тип мухи-дрозофилы. Какие мутации вы увидели? Сделайте вывод о том, как мутационные изменения в генетическом аппарате проявляются фенотипически.

Лабораторная работа 3

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ У РАСТЕНИЙ. ПОСТРОЕНИЕ ВАРИАЦИОННОГО РЯДА И ВАРИАЦИОННОЙ КРИВОЙ

Цель. Научиться оценивать модификационную изменчивость живых организмов. Сформировать навыки построения вариационного ряда и вариационной кривой.

Оборудование. Бобы фасоли (не менее 30 штук), штангенциркуль или линейка.

Инструкция. При помощи штангенциркуля измерить в миллиметрах длину и ширину не менее 30 бобов (измерять ширину семядоли удобно, повернув боб «набок»).

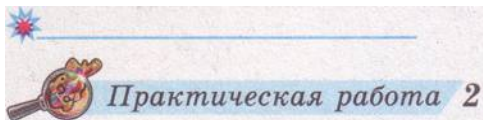
Оформление результатов работы. Заполните таблицу приведённой ниже формы.

Длина боба									
Размерные классы	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм
Количество бобов									
Ширина боба									
Размерные классы	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм	... мм
Количество бобов									

Задание. Вычислите по формуле среднего арифметического среднюю длину и ширину бобов.

Постройте вариационную кривую, откладывая по оси абсцисс длину бобов L или их ширину H , а по оси ординат — количество бобов определённого размерного класса N . Соедините точки линией. Получится вариационная кривая.

Определите, совпадает ли пик вашего графика со средним значением длины и ширины бобов. Если распределение нормальное, величина средней относительной величины совпадёт с пиком графика. Сделайте вывод, является ли ваше распределение нормальным.



РЕШЕНИЕ ЗАДАЧ НА ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДА МУТАЦИЙ

Цель. Научиться решать генетические задачи на определение типа мутаций (рецессивная или доминантная), а также приобрести навыки предварительного диагностирования того, является ли мутация генной, хромосомной или геномной.

Теоретическое обоснование. Изучая наследственность, необходимо научиться отличать доминантную мутацию от рецессивной.

Доминантные мутации обычно не представляют трудностей для определения. Такие мутации всегда имеют фенотипическое проявление. В случае доминантных мутаций нужно уметь различать гомозиготные и гетерозиготные организмы, для чего применяют анализирующее скрещивание.

Рецессивные мутации чаще всего затрагивают гены, определяющие строение ферментов, следствием чего могут явиться нарушения обмена веществ у гомозиготных особей. Рецессивные мутации — проблема для исследователя. Поскольку в гетерозиготном состоянии они не имеют фенотипического проявления, бывает чрезвычайно сложно выявить носителя такой мутации. Для определения рецессивной мутации следует применить либо метод самоопыления в случае самоопыляющихся растений, либо провести скрещивание гибридов первого поколения между собой у перекрёстноопыляемых растений и животных. В генетике человека подобные методы не применимы, поэтому делать выводы о природе мутаций можно только на основе анализа родословных.

Кроме того, исследователю часто необходимо различить, какой тип мутаций имеет место в подопытном случае: генная мутация, хромосомная перестройка или даже изменение числа хромосом. Современная наука только ищет подходы к решению вопроса быстрого определения типа мутаций. Реально сегодня определить тип мутации только с помощью цитогенетического обследования пациента и его родственников. Однако некоторые предварительные выводы о виде мутации можно сделать на основании таких данных.

Генная мутация, как правило, затрагивает только один признак. Доминантные генные мутации часто проявляются патологией одного признака в фенотипе, например, укороченного хвоста у кошки, лишнего пальца на руке человека. Рецессивные генные мутации часто приводят к недостаточности синтеза какого-либо фермента. Соответственно, такие мутации часто проявляются нарушениями обмена веществ. Примером может служить фенилкетонурия.

Хромосомные перестройки чаще всего приводят ко множественным системным нарушениям организма.

Геномная мутация (перестройка генома) часто вызывает нарушение воспроизводства. Например, анеуплоидия (потеря или добавление одной или нескольких хромосом) ведёт к нарушению мейоза, и, соответственно, к бесплодию.

Полиплоидия фенотипически проявляется увеличением размера клеток и всего организма в целом.

Задачи

1. У матери и отца есть такой генетический признак, как отсутствие малых коренных зубов. В семье трое детей, у двоих из них также отсутствуют малые коренные зубы, у третьего зубы есть. Определите:

- а) является ли мутация, вызывающая эту патологию, доминантной или рецессивной;
- б) генотипы родителей.

2. У томата жёлтый цвет плода вызван мутацией. При скрещивании двух растений с красными плодами получили следующий результат: 26 растений с плодами красного цвета и 13 растений с плодами жёлтого цвета. Каковы генотипы родительских растений? Является ли мутация, определяющая жёлтый цвет томата, доминантной или рецессивной?

3. Известно, что у растения *ночная красавица* цветы бывают трёх типов: красные, розовые и белые. Мутантный аллель определяет отсутствие пигмента в лепестках и, соответственно, белую окраску венчика. В случае скрещивания двух розовых особей между собой потомство даёт расщепление на красные, розовые и белые растения в соотношении 1:2:1. Какая мутация — доминантная или рецессивная — определяет отсутствие пигмента в лепестках ночной красавицы? Как называется такой тип наследования?

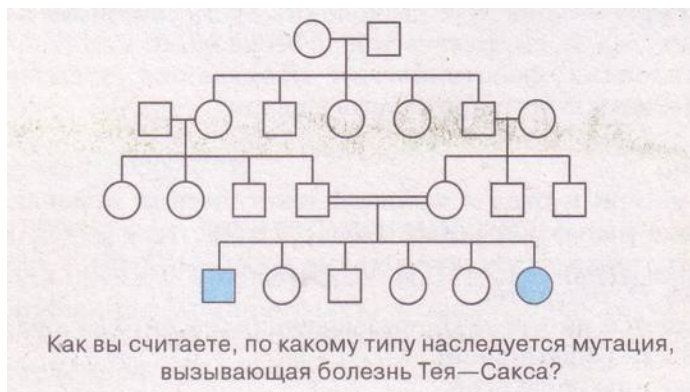
4. Женщина, мать которой страдала дальтонизмом, вступила в брак с мужчиной, болеющим гемофилией. В семье родилось четверо детей: две девочки и два мальчика. Обе девочки и один из сыновей здоровы, второй мальчик — дальтоник. Определите: а) является ли сцепленная с X-хромосомой мутация, определяющая развитие дальтонизма, рецессивной или доминантной? б) является ли сцепленная с X-хромосомой мутация, определяющая развитие гемофилии, рецессивной или доминантной?

5. В семье, где оба родителя имеют нормальное цветовое зрение, родилось несколько детей с нормальным зрением и один мальчик-дальтоник. Чем это можно объяснить? Каковы генотипы родителей и детей?

6. В медико-генетическую консультацию обратилась семья, имеющая шестерых детей, двое из которых страдают тяжёлой и редко встречающейся патологией — болезнью Тея—Сакса (мутация гена, характеризующаяся прогрессирующим снижением зрения в сочетании с деградацией интеллекта до идиотии, неврологическими расстройствами). В процессе составления родословной выяснилось, что супруги являются родственни-

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

ками — троюродными братом и сестрой. Родословная семьи такова:



7. В медико-генетическую консультацию обратилась супружеская пара, у которой четыре беременности закончились рождением мёртвых младенцев с многочисленными аномалиями развития. Известно, что отец этой семьи является ликвидатором аварии на Чернобыльской АЭС. Как вы полагаете, какая мутация вызвала эту трагическую ситуацию: а) генная доминантная; б) генная рецессивная; в) хромосомная перестройка; г) анеуплоидия.

8. Юннат забрал из кружка практической генетики белую лабораторную крысу, над которой проводились опыты по влиянию мутагенов на живой организм. К сожалению, все попытки юнната получить от своей крысы потомство оказались неудачными: крыса оказалась не способной зачать детёнышей. Сделайте предположение о том, какая мутация могла вызвать подобную патологию: а) генная доминантная; б) генная рецессивная; в) хромосомная; г) анеуплоидия.

9. В 90-х годах XIX века голландский ботаник Гуго Де Фриз описал мутантную форму растения *энотера*. Необычный экземпляр растения отличался большим ростом, множеством стеблей, крупными цветками. На рисунке изображены обычное растение энотеры и мутантная форма.

10. Все овощи, употребляемые человеком в пищу, являются мутантными формами, искусственно отобранными человеком. Все культурные сорта отличаются от своих диких предков значительно большими размерами, повышенной плодовитостью, высокой продуктивностью, увеличенным содержанием сахаров, витаминов, белков. Мутации какого типа способствовали столь высокой продуктивности культурных растений? Ответ обоснуйте.



ТЕМА 7.

ГЕНОТИП КАК ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА



§ 16. СТРОЕНИЕ ГЕНА. ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМА У ПРОКАРИОТ И ЭУКАРИОТ

Термины и понятия: структурный ген (локус); регуляторный ген; кластеры генов; экзон; интрон; организация генома; сателлитная ДНК.

Развитие представлений о строении гена. По мере развития генетики и накопления знаний о генетических процессах умозрительное представление о гене как об абстрактной единице наследственности, введённое в научный оборот в 1909 г. Йогансеном, стало приобретать всё более конкретные черты. Сначала гены в хромосомах представлялись как нить из бусинок, лишь механически связанных друг с другом. Только некоторые учёные того времени рассматривали хромосому как огромную молекулу с отдельными участками — генами. При этом гены представлялись чем-то неделимым. Поэтому считалось, что мутация касается гена в целом. Тогда носителями генетической информации, наследственности считали белки, а не ДНК.

Только в конце 30-х годов XX в. появились первые сведения о том, что ген делим. Соответствующие исследования провели выдающийся отечественный генетик *Александр Сергеевич Серебровский* (1892—1948) и его ученики. Они изучали мутации, которые приводили к исчезновению щетинок на теле дрозофилы. Изучение изменчивости разных групп щетинок натолкнуло исследователей на мысль, что они кодируются разными аллелями одного и того же гена, причём эти аллели образуются за счёт мутирования разных субъединиц этого гена.

В дальнейшем оказалось, что кроссинговер может разъединить не только разные гены, но и проходить непосредственно внутри гена. Это также подтвердило, что ген делим.

После того, как было доказано, что ДНК — носитель генетической информации, стало ясно, что **структурный ген**, или, как его ещё называют, локус, — это участок ДНК, который состоит из определённой последовательности нуклеотидов, имеющей специфическое влияние на один или на несколько признаков организма.

Современные представления о строении структурного гена. Дальнейшие исследования однозначно доказали, что структурные гены — действительно участки ДНК, на которых происходит синтез РНК. Причём в зависимости от того, какой тип РНК синтезируется, выделяют разные типы генов.

Если на участках ДНК происходит синтез иРНК, служащей матрицей для синтеза белков, такие гены называют *белковыми генами*, или *белковыми локусами*. Подсчитано, что структурный ген в среднем содержит не менее одной тысячи пар нуклеотидов, что даёт возможность закодировать одну



довольно значительную по размерам полипептидную цепь, состоящую приблизительно из 300 аминокислот. Если на участке ДНК происходит синтез транспортных РНК — то это *гены (локусы) тРНК*. Ну, а если здесь осуществляется синтез рибосомальных РНК — то это *гены (локусы) рРНК*.

Участки, где находятся гены, кодирующие рРНК, хорошо заметны даже в световой микроскоп. Они получили название *ядрышек*. Ядрышки размещаются на разных хромосомах у животных, их может быть от одной до нескольких пар (рис. 58). Хорошо заметны они потому, что на определённом участке ДНК собирается несколько генов, каждый из которых кодирует определённый

тип рРНК. Эти группы принято называть кластерами (от англ. *cluster* — скопление). Из-за того, что любая клетка нуждается в огромном количестве рРНК, используемой для построения рибосом, каждый из генов рРНК продублирован несколько раз и к тому же амплифицирован, то есть представлен несколькими копиями нуклеотидных последовательностей, которые реплицируются со структурных генов.

В дальнейшем выяснилось, что, если вся нуклеотидная последовательность ДНК белкового локуса полностью принимает участие в кодировании последовательности иРНК, то не вся первичная иРНК является матрицей для следующего синтеза белка. Часть участков иРНК в процессе её так называемого созревания вырезают специальные ферменты. Остальные сшиваются вместе, образуя вторичную иРНК, из матрицы на которой, собственно и происходит синтез белков.

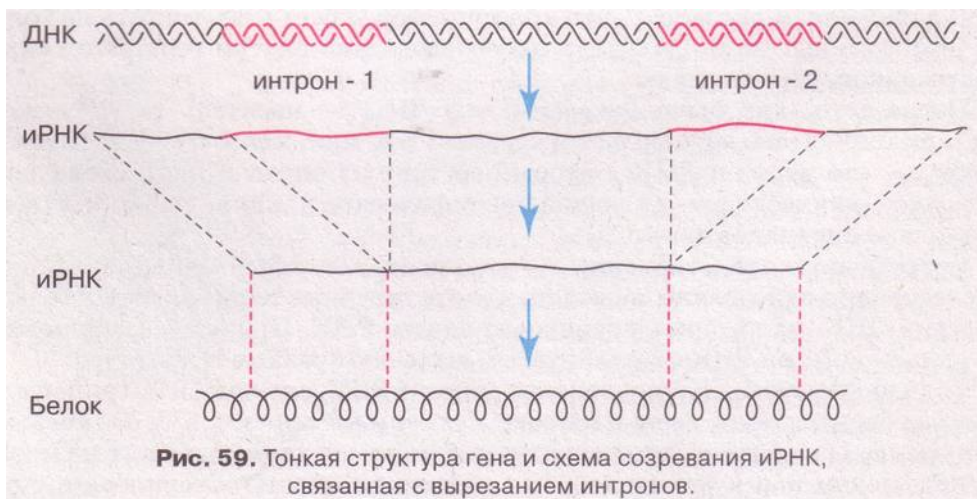


Рис. 59. Тонкая структура гена и схема созревания иРНК, связанная с вырезанием интронов.

Участки ДНК, которые в процессе созревания иРНК вырезают, получили название интронов (от англ. *intervening sequence* — промежуточная последовательность), а те, что потом сшиваются и собственно служат матрицей для трансляции, — экзонов (от англ. *expression* — выражение, экспрессия) (рис. 59). Обычно в нуклеотидной последовательности одного локуса, который кодирует белок, насчитывают три-пять интронов. Интересно, что такая интронно-экзонная структура генов характерна только для эукариотических организмов, у бактерий её нет.

Почему у структурных генов эукариот такая сложная структура. Поскольку экзонно-интронная организация отсутствует у прокариотов, предположение, что такая сложная структура генов является прогрессивным эволюционным приспособлением эукариотических организмов, выглядит обоснованным. Считается, что, прежде всего, это может быть механизмом, ограничивающим мутационный процесс. При этом интроны выполняют функцию «ловушек» мутаций. Ведь изменение нуклеотидных последовательностей в частях структурного гена, которые не кодируются, не приведёт к мутациям и появлению аминокислотных замен. Кроме того, если в одном из экзонов и произойдёт вставка или выпадение нуклеотида, то это приведёт к сдвигу рамки синтеза не всей иРНК, а только некоторой её части, то есть эффект будет не таким губительным. Очевидно, сложная структура гена обеспечивает его более высокую стабильность и надёжность функционирования.

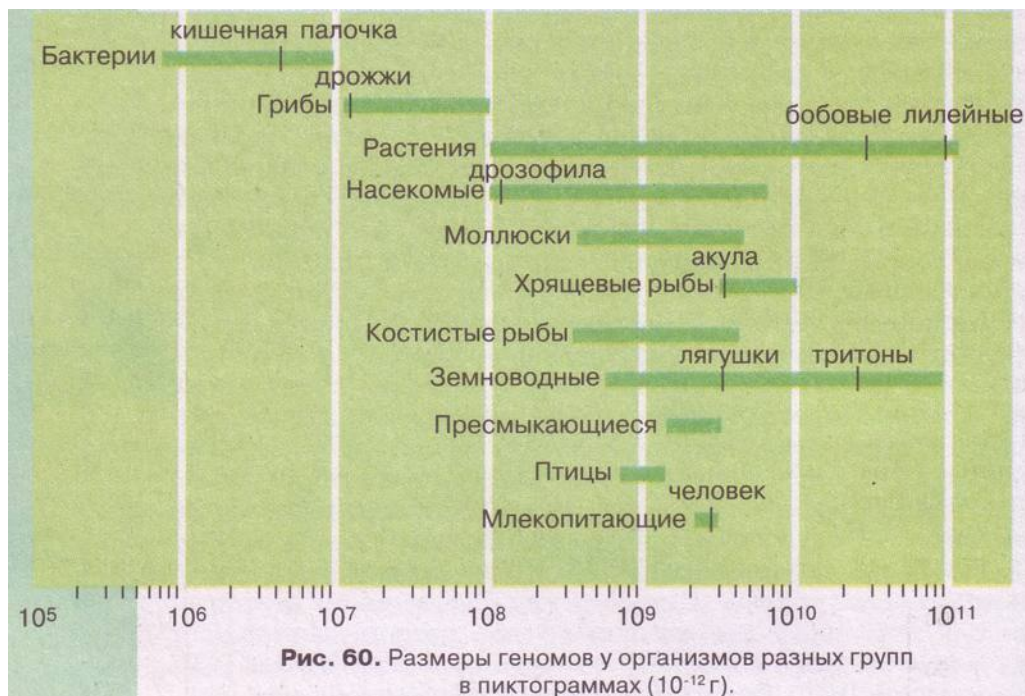
Что такое регуляторные гены. Кроме структурных генов, которые кодируют ту или иную форму РНК, в геноме всех организмов есть ещё и регуляторные гены, которые определяют начало, скорость и последовательность процессов синтеза РНК на матрице ДНК. Они служат местом прикрепления ферментов и других белков, принимают участие в репликации, транскрипции, регулируют активность генов. Регуляторные гены небольшие, включают 20—80 пар нуклеотидов каждый, а потому по сравнению со структурными генами занимают намного меньше места в геноме. Однако без генов, которые не кодируют специфические белки, а только регулируют процессы, так же невозможно функционирование генетического аппарата, как без гормонов (веществ синтезированных организмом в минимальных количествах) жизнедеятельность человеческого организма, состоящего из триллионов клеток.

Размеры геномов и количество генов у разных организмов. Как вы помните, под геномом обычно понимают весь генетический материал одного гаплоидного набора хромосом. Обычно организмы диплоидны и соответственно имеют два генома: один — полученный от матери, другой — от отца. Хотя бывают организмы с тремя геномами — триплоидные, четырьмя — тетраплоидные и так далее.

Размер генома, который принято оценивать по количеству ДНК, находящейся в ядре, имеет чёткую тенденцию к увели-

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

чению по мере осложнения организации живых организмов (рис. 60). Так, геном бактерии кишечной палочки исчисляется 4,6 млн нуклеотидных пар, геном дрозофилы — 130 млн, геном человека — 3,2 миллиарда. Млекопитающие имеют один из самых больших геномов. Но, как известно, из всякого правила есть исключения. Самый крупный геном обнаружен у двоякодышащей рыбы *протоптеруса* — 130 млрд нуклеотидных пар.



Увеличение размеров генома почти всегда сопровождается увеличением количества генов (рис. 61). Если у той же кишечной палочки структурных генов около одной тысячи, у дрозофилы их число может достигать 10 тыс., то в геноме человека — 20—25 тыс. генов.

Как организован геном. Вопрос, каким же образом располагаются гены в геноме, долгое время оставался без ответа. Первые гипотезы (*вспомните, идею бусинок на нити*) были очень далеки от истины. Только исследования, проведённые во второй половине XX века, во многое внесли ясность.

Прежде всего, было установлено, что ДНК в клетках любых организмов намного больше, чем необходимо для обеспечения её структурных генов. Причём, даже если к структурным генам прибавить регуляторные, всё равно окажется, что избыточная ДНК занимает большую часть генома. Причём, если у кишечной палочки на структурные гены приходится 15—20 % от всей ДНК, то у дрозофилы — 5—10 %; а у человека — только 2—5 % (рис. 62). Причины чрезвычайности ДНК в геноме до сих пор не имеют чёткого однозначного объяснения.

Кроме того, стало ясно, что геном состоит из последовательностей нуклеотидов, отличающихся своей уникальностью. Например, в геноме домового мыши 70% нуклеотидных последовательностей уникальны — представлены в единственном экземпляре или состоят из нескольких копий. Ещё 20 % — это средние по показателю повторяемости последовательности, которые встречаются в геноме сотни и даже тысячи раз. Вероятнее всего, это структурные гены, определяющие синтез транспортных и рибосомальных РНК и белков-гистонов (*вспомните: это основные белки, которые взаимодействуют с ДНК и определяют её укладку в хромосомы*). Третья категория, составляющая 10 % генома, — высокочастотные повторы нуклеотидных

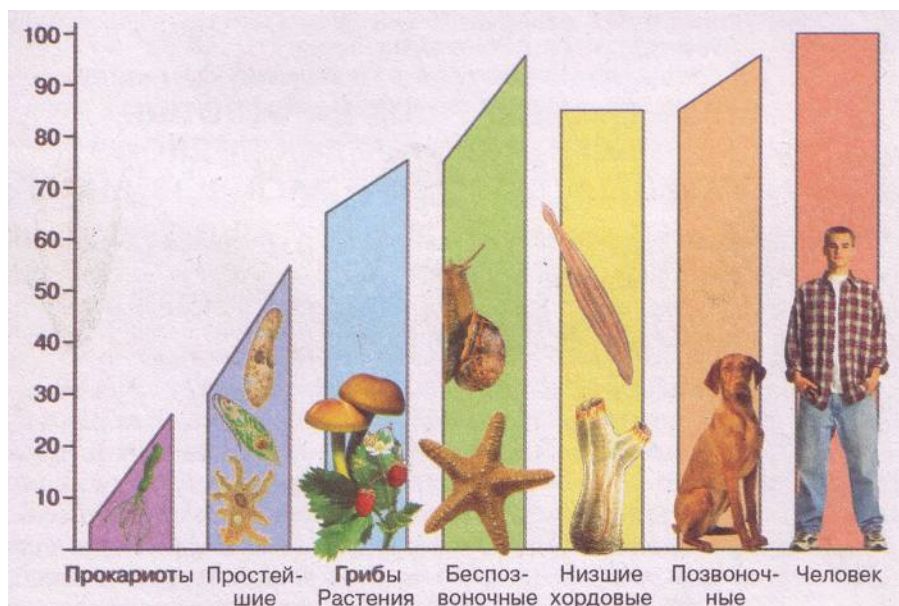
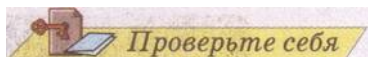


Рис. 62. Процент ДНК, не имеющей отношения к структурным генам: чем выше уровень организации, тем меньше процент ДНК приходится на структурные гены.

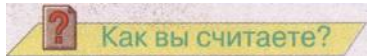
РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

последовательностей с менее чем **10** парами нуклеотидов. Частота их повторов — до **10** млн на геном. Эту часть ДНК принято называть **сателлитной** (от лат. *satelles* — спутник). Она находится на участках ДНК возле центромеры хромосомы. Очевидно, что эта часть ДНК является некодирующей.

Современные представления о структуре гена и организации генома выглядят следующим образом. Гены делятся на структурные и регуляторные. Структурный ген — участок ДНК, на котором кодируется какой-либо из типов РНК. Белковые гены — это участки ДНК, на которых кодируется иРНК, в процессе созревания которой у эукариотов вырезаются определённые участки, а другие сшиваются и служат матрицей для трансляции. ДНК в клетке намного больше, чем необходимо для создания нужного количества структурных и регуляторных генов. Геном состоит из последовательностей нуклеотидов с разной степенью повторяемости: уникальные, среднеповторяющиеся (гены рРНК и тРНК, гистоны) и высокоповторяющиеся — та часть, которая не кодирует ДНК.



Какие типы структурных генов встречаются в организме? 2. В чём особенности строения структурных генов эукариот, кодирующих белки? 3. Что собой представляют регуляторные гены? 4. У каких организмов размеры генома больше: прокариотических или эукариотических? 5. Какая ДНК называется сателлитной?



1 Почему экзонно-интронная организация генома присуща только белковым генам и её нет в генах, которые кодируют рРНК и тРНК? 2 В геноме вирусов содержатся исключительно участки, которые только кодируют. Почему же в геноме клеточных организмов всегда наблюдается избыток ДНК?

§ 17.

МЕХАНИЗМ ВЛИЯНИЯ ГЕНОВ НА ФЕНОТИП. ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ. ВНЕЯДЕРНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Термины и понятия: «один ген — один признак»; признаки качественные (моногенные) и количественные (полигенные); «один ген — одна полипептидная цепь»; закон гомологических рядов наследственной изменчивости; цитоплазматическая наследственность.

Классическая концепция: «один ген — один признак». В период развития классической генетики (первая половина XX ст.), которая ещё не основывалась на данных молекулярной биологии, основным генетическим правилом считали: «один ген — один признак». Это значит, что какое-либо наследственное изменение признака или появление нового признака связано исключительно с изменением существующего гена или появлением нового.

По мере проводимых исследований выяснилось, что моногенных (от греч. *монос* — один и ген) фенотипических признаков, изменчивость которых обусловлена одним геном, в природе не так уж много. Большинство признаков **полигенны** (от греч. *полис* — много и ген) и определяются двумя и более независимыми генами, каждый из которых представлен двумя

или несколькими аллелями. Моногенные признаки обладают качественным проявлением (цвет глаз или волос, курчавость, ранняя плешивость людей, белая и красная окраска цветов, признаки гороха, взятые Менделем для исследования). Именно поэтому их часто называют *качественными*. Изменчивость полигенных признаков оценивается количественно. Если это размерные характеристики, то соответственно используются единицы измерения, если это непрерывно меняющиеся физиологические показатели (устойчивость к болезням, продуктивность, жирность молока у коровы и т. д.), то они оцениваются в особях единицах. Не случайно непрерывно изменяющиеся признаки принято называть *количественными*.

Давно известно, что у большинства организмов, обитающих в дикой природе, очень редко проявляется изменчивость по качественным признакам. Крайне редко в природе можно увидеть белую ворону или охотнику добыть чёрно-бурую лисицу. Обычно все организмы в природной среде обитания представлены совершенно определённым фенотипом — диким типом, свойственным подавляющему большинству особей этого вида. Особи дикого типа тоже отличаются друг от друга внешними признаками, но только количественными. Если речь идёт о вороне, то это значит, что одна особь крупнее, другая — мельче, у одной клюв длиннее, у другой — уже, у третьей он — и массивнее и так далее. Эти отличия особей друг от друга во многом могут формироваться не столько генотипами генов, определяющими развитие этого признака, сколько действием различных факторов среды обитания. Дикий тип формируется доминантными аллелями, которые находятся в гомозиготном или гетерозиготном состоянии. Выщепление рецессивных генов в гомозиготу и приводит к появлению белых ворон среди чёрно-серых (рис. 63).

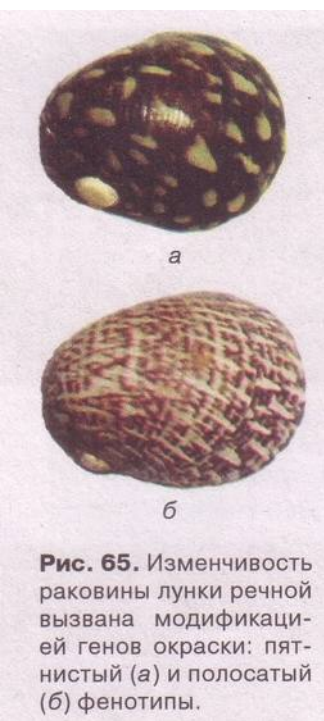
В отличие от естественной среды обитания, при разведении животных в искусственных условиях в их популяциях накапливается большое количество уклоняющихся от дикого типа фенотипов, обусловленных гомозиготными сочетаниями рецессивных генов. Достаточно сравнить разнообразные окраски полудиких городских голубей, с серо-стальной с переливами окраской их диких предков (рис. 64). В скальных популяциях голубей не встретишь ни белых, ни пёстрых, ни рыжих птиц. Почти полное отсутствие в природе мутантных особей связано не только с тем, что, например, белой вороне трудно подыскать пару для размножения или её быстрее выследит хищник



Рис. 63. Редкий случай вороны с мутантным фенотипом белой окраски.



Рис. 64. Голубь «дикого типа» (а) и разные мутантные фенотипы (б—г).



на дереве, но ещё и с тем, что любая мутация обладает плейотропным действием. Причём эффект от действия этого гена может внешне никак не проявляться, хотя внутренние разлады, например, нарушения обмена веществ, как раз и приводят к тому, что в морозные зимы при дефиците корма, у белой вороны гораздо меньше шансов выжить, чем у особей дикого типа.

Современная концепция: «один ген — одна полипептидная цепь» Когда стало ясно, что основная функция генов заключается в том, чтобы служить матрицей для синтеза определённого типа РНК, причём часть этих РНК, в свою очередь, служит матрицей для синтеза полипептидной цепи, было сформулировано ещё одно генетическое правило: «один ген — одна полипептидная цепь». Ведь стало очевидным, что все гены, так или иначе определяют, какие белки и в каком количестве будут синтезироваться в клетке. Последнее больше относится к регуляторным генам, функция которых состоит в регуляции активности структурных генов. Регуляторные гены не только определяют скорость синтеза РНК на тех или иных последовательностях ДНК, но даже способны переключать гены — останавливать или включать транскрипцию.

Следует сказать, что если на структурные гены среда не оказывает непосредственного влияния, то на генную регуляцию вполне можно воздействовать с помощью определённых факторов среды. В результате изменяется **экспрессия** (от англ. *expression* — выражение) — активность тех или иных генов, что может иметь и явные фенотипические эффекты. Один из самых интересных примеров — изменчивость пёстрой окраски раковины *лунки речной* (рис. 65). Этот небольшой моллюск обитает почти во всех реках Украины. Оказывается, поперечно полосатую окраску на пятнистую и обратно можно менять в ряду поколений, варьируя температуру, рН, содержание солей в воде, в которой развивается моллюск, или просто на какое-то время подавляя его рост. Такие модификации возможны только у особей, имеющих одновременно гены, отвечающие за тот или иной тип окраски. В определённых условиях действие гена пятнистой окраски доминирует над поперечнополосатой, в иных условиях достигается обратный результат.

В конце концов, стало ясно, что генетическая уникальность каждого организма или вида реализуется в особенностях набора белков, а также в том, как регулируется активность генов. Следует учесть, что белки — не только строительный материал клетки, но и ферменты, катализирующие все химические реакции в организме. Очевидно, что как нарушение первичной структуры полипептидной цепи, вызванное мутациями конкретного гена, так и уменьшение его активности приведут к дефициту функции белка в клетке. Это может стать причиной

самых различных отклонений в строении клетки или нарушений обмена веществ. В последнем случае не будут синтезироваться нужные вещества (*вспомните генетические механизмы альбинизма*) и накапливаться ненужные (*вспомните, что вызывает фенилкетонурию*).

Проиллюстрировать, каким образом мутации в разных генах приводят к сбоям в метаболизме и фенотипическим эффектам, можно на примере генов, определяющих разный цвет глаз дрозофилы. Выделяют серию аллельных генов, каждый из которых имеет своё фенотипическое проявление. Кроме двух крайних фенотипов: красные глаза (доминантный ген) дикого типа и полное отсутствие пигмента — белые глаза (рецессивный ген), был обнаружен ряд фенотипов, определяемых серией аллелей: алые глаза, розовые глаза, абрикосовые глаза, жёлтые глаза. Эти гены последовательно доминируют один над другим в зависимости от того, насколько цвет глаз, который они определяют, приближён к дикому типу.

Оказалось, что появление этой серии аллелей вызвано мутациями структурных генов, которые кодируют разные ферменты, катализирующие последовательный ряд химических реакций синтеза меланина. Если в гомозиготном сочетании окажутся мутантные гены фермента, осуществляющего самую первую реакцию на пути синтеза меланина, то это приведёт к полной остановке образования не только меланина, но и меланиноподобных соединений, а потому глаза у дрозофилы будут, как у настоящего альбиноса, белыми. Если в гомозиготном состоянии будут иметь место мутации, затрагивающие гены, которые кодируют ферменты второй, третьей, четвёртой реакций на пути синтеза меланина, то на соответствующих его стадиях будут синтезироваться производные вещества, окрашивающие глаза в тот или иной цвет. Причём по мере превращений химические соединения по своим формулам всё более будут напоминать меланин, а цвет глаз всё более насыщаться красным. И, наконец, у особей дикого типа с красными глазами будет либо гомозиготное сочетание доминантных аллелей, определяющих цвет глаз, либо любое гетерозиготное сочетание с участием доминантного аллеля.

Похожая ситуация и с цветом глаз у человека. Мутации структурных генов, которые служат матрицами для синтеза ферментов, катализирующих синтез меланина и преобразование других пигментов, в конечном счёте определяют разную степень насыщения радужной оболочки меланином в следующей последовательности: голубые, серые, зелёные, янтарные, болотные, карие глаза. При этом гены с фенотипическим эффектом большего насыщения меланина являются доминантными по отношению к менее насыщенным.

Остальные фенотипические действия генов также могут быть интерпретированы как проявление различных мутаций белковых локусов, как правило, в гомозиготных сочетаниях генов, которые приводят к тому, что некоторые реакции в клетках перестают происходить или совершаются недостаточно быстро. Если это ключевые реакции (например, обеспечивающие репликацию, транскрипцию, трансляцию, энергетический обмен), то это ведёт к летальному исходу на самых ранних стадиях развития, если это реакции вторичного метаболизма (к этой категории относится синтез всевозможных пигментов), то это вызовет разнообразные фенотипические проявления (в данном случае изменение цвета).

Гомологические ряды мутационной изменчивости. Таким образом, причиной очень многих мутаций с внешним фенотипическим проявлением

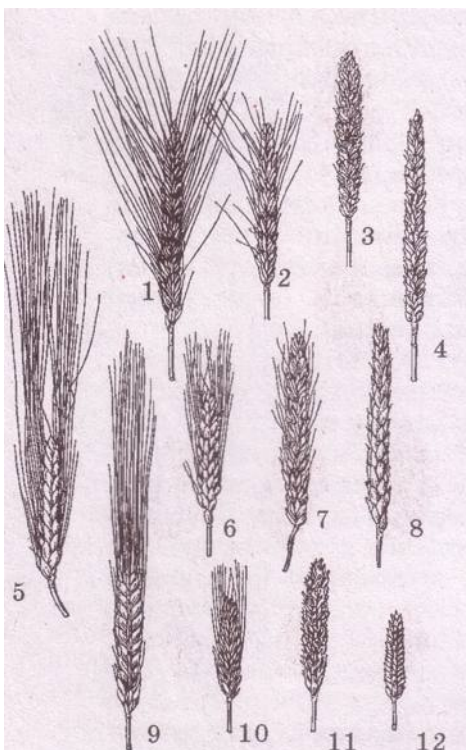


Рис. 66. Параллельная изменчивость остистости колосьев: 1—4 — мягкая пшеница; 5—8 — твёрдая пшеница; 9—12 — ячмень.

являются сбои в метаболизме, вызванные мутациями генов, кодирующих ферменты. Так как метаболические циклы и пути даже у отдалённых видов очень похожи (*вспомните: у всех организмов по одному принципу происходит биосинтез ДНК, РНК, белков, а у всех растений, грибов и животных обязательно есть гликолиз и цикл Кребса*), то получается, что у разных видов неизбежно возникают одинаковые нарушения метаболизма, вызванные мутациями одних и тех же структурных генов. Если это близкие, внешне очень похожие виды с одинаковыми особенностями онтогенеза, то и фенотипический эффект от этих мутаций будет проявляться похоже. Возникнет, как принято говорить, *параллельная изменчивость* (рис. 66).

Проявления одинакового спектра мутаций у близких видов организмов были названы гомологичными рядами наследственной изменчивости и сформулированы в 1920 г. выдающимся генетиком, академиком Национальной академии наук Украины *Николаем Ивановичем Вавиловым* (1887—1943) следующим образом: *целые семейства растений, в общем, характеризуются определённым циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды*. В настоящее время это положение часто называют законом гомологических рядов наследственной изменчивости.

Сейчас закон трактуют шире и распространяют не только на растения, но и на животных и даже бактер'ии. Типичным примером параллельной изменчивости является мутация альбинизма, характерная не только для млекопитающих, птиц, рыб, но даже растений. Закон гомологических рядов имеет важное теоретическое и практическое значение, поскольку позволяет предсказать: если у одного из видов обнаружена определённая мутация, то она должна обязательно проявиться и у других видов этого рода.

Внеядерная, или цитоплазматическая, наследственность. В ряде случаев при изуче-

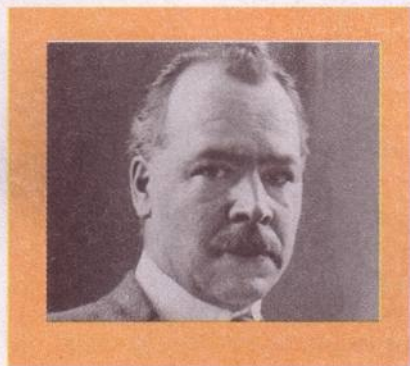
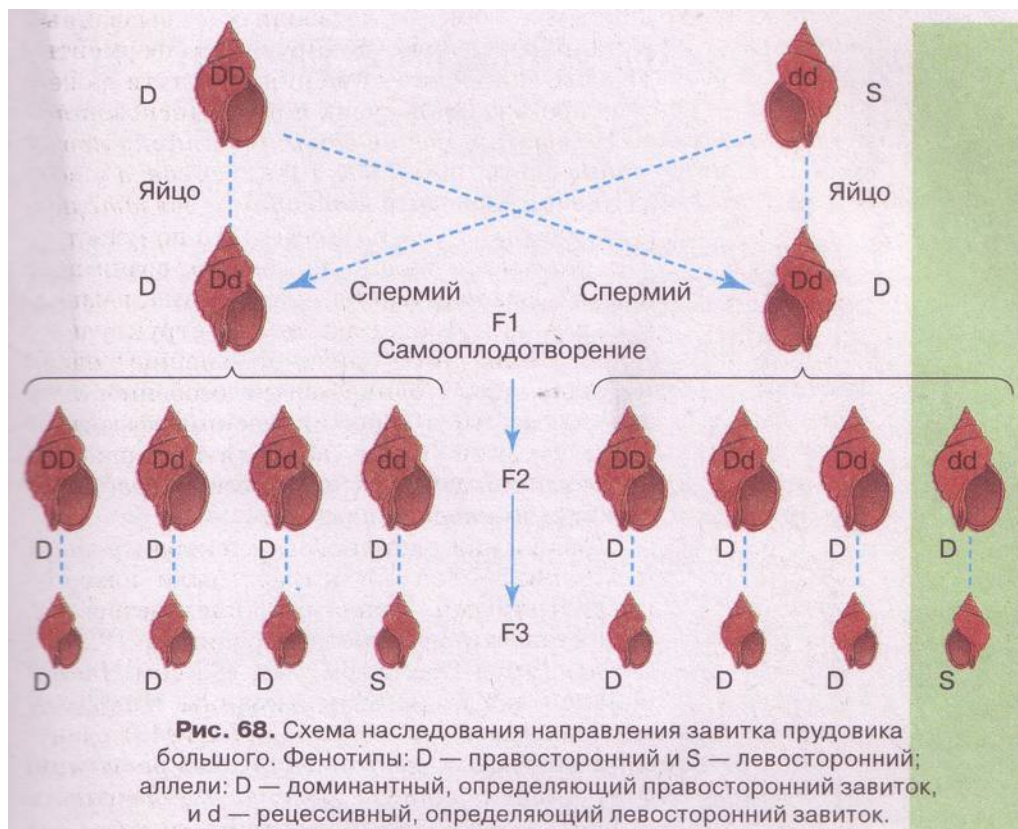


Рис. 67. Н. И. Вавилов.

нии наследования моногенных признаков был установлен ряд необычных отклонений от менделевского наследования, связанных с полом. Исследования показали, что причина этого явления в том, что мутации происходят не в генах хромосом, а в генах, находящихся в самовоспроизводящихся органеллах — митохондриях и пластидах (*вспомните: эти органеллы*



точно так же, как и клетки, размножаются делением пополам). Действительно, у пластид и митохондрий имеется свой генетический аппарат — свёрнутая в кольцо двухцепочная молекула ДНК, напоминающая бактериальную хромосому.

Поскольку пластиды и митохондрии передаются потомству только через цитоплазму яйцеклетки (у сперматозоидов практически нет цитоплазмы), то соответственно все генетические свойства, закодированные в генетическом материале этих органелл, передаются по материнской линии. Этот способ внеядерной передачи генетического материала получил название цитоплазматической наследственности, которая реализуется только по материнской линии.

Одним из классических примеров цитоплазматического наследования является передача особенностей формы раковины у моллюска прудовика большого (вспомните: вы его изучали на уроках биологии в 8 классе). У одних рас моллюсков раковина завивается вправо — признак обусловлен доминантным геном, а у других влево — признак обусловлен рецессивным геном. Как выяснилось, в первом поколении гибридных скрещиваний направление завитка у потомства задаётся не генотипами улиток, а материнским организмом. Это связано с тем, что второе деление митоза при дроблении, определяющее

направление завитка, обусловлено организацией цитоплазмы клетки. В результате в первом поколении независимо от того, какой ген — рецессивный, а какой — доминантный, потомство будет иметь такой же завиток, что и материнской организм, и только во втором поколении произойдёт расщепление в строгом соответствии со вторым законом Менделя.

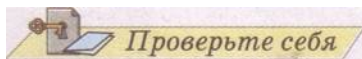
Теперь, вооружившись этими знаниями, на вопрос: «На кого ты больше похож — на маму или папу?», можете смело отвечать: «На маму. У меня от неё митохондриальная ДНК».

Кроме того, в цитоплазме клеток есть особые генетические факторы *плазмиды* — представляющие собой небольшие линейные или замкнутые в кольцо молекулы ДНК. Лучше всего плазмиды изучены у бактерий. Именно в бактериальных плазмидах содержатся гены, обеспечивающие бактериям устойчивость к антибиотикам или определяющие их пол.

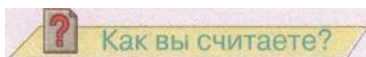
Одним из главных принципов современной генетики является положение: «один ген — одна полипептидная цепь». Согласно ему мутации в генах приводят к нарушениям структуры белков и ферментов, следствием чего становятся нарушения метаболизма, что сопровождается фенотипическим проявлением.

Близкие виды организмов имеют сходный набор мутаций структурных генов, проявляющихся фенотипически в виде гомологических рядов наследственной изменчивости.

Не вся генетическая информация находится в хромосомах, часть её содержится в генетических аппаратах митохондрий, пластид или в виде небольших молекул ДНК в цитоплазме клетки. Этот генетический материал передаётся по материнской линии. Такой способ передачи информации получил название цитоплазматической наследственности.



1. Почему в природе так редко встречаются белые вороны? 2. В чём суть концепции: «один ген — одна полипептидная цепь»? 3. Каким образом мутации генов, кодирующих ферменты, приводят к фенотипическим эффектам? 4. Что называют параллельной изменчивостью? 5. Что собой представляют факторы цитоплазматической наследственности?



1 Почему домашние животные, попавшие в дикую природу и образующие там популяции, с каждым поколением всё больше возвращаются к дикому типу? Возможен ли в таком случае полный возврат к дикому типу? 2. Почему гены, обуславливающие цвет глаз с большим насыщением меланина, доминируют над генами, обуславливающими цвет глаз с меньшим его количеством?

§ 18.

ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА И МЕДИЦИНСКАЯ ГЕНЕТИКА

Термины и понятия: генетика человека; евгеника; генетический груз; наследственные болезни; патологии генные, хромосомные, геномные; заболевания с наследственной предрасположенностью.

Особенности изучения генетики человека. Многие считают, что самый интересный раздел генетики — генетика человека — наука о наследственности и изменчивости признаков у человека. И действительно, именно в этой области разворачиваются жаркие научные дискуссии и именно здесь используются самые современные научные методы и технологии.

Человек подчиняется тем же закономерностям наследования, что и любое животное с половым способом размножения. Генетический аппарат человека такой же, как и у других обитателей Земли. Его основу составляет ДНК, на которой синтезируется РНК, которая, в свою очередь, служит для биосинтеза белков; всё многообразие генов построено с участием четырёх нуклеотидов; генетическая информация считывается триплетами. Более того, некоторые гены у совсем не родственных видов живых организмов полностью идентичны. Трудно представить, но у человека и банана ровно половина всех структурных генов — одинаковы! А сходство человека и шимпанзе составляет 98,7 % генов. Причём одинаковыми являются не только нормально функционирующие гены, но и *псевдогены* — участки хромосомы, похожие на структурный ген, но содержащие «печатные ошибки», которые делают их не функционирующими.

Относительно генетического сходства всех живых организмов существует одно остроумное сравнение. Представьте себе, что два соседа по парте написали сочинения, в которых одинаковыми являются не только содержание, но даже допущенные ошибки. Сочинения на три тетрадных листочка отличаются только одним словом в тексте. Ясно, что ученики списали свои сочинения один у другого или из одной и той же книжки. Именно такое чрезвычайное сходство строения «святая святых» — аппарата наследственности и является неопровержимым доказательством единства происхождения Есего живого на нашей планете.

Наследование признаков у человека подчиняется законам и правилам генетики: законам Менделя, Моргана, сцепления генов, взаимодействия аллельных и неаллельных генов (табл. 13, 14). Однако поскольку человек — это не только биологическое, но и социальное существо, то генетические исследования вида *Homo sapiens* отличаются рядом особенностей:

- для изучения наследования признаков у человека нельзя, как например у лабораторных мышей, применять гибридологический анализ (метод скрещиваний): люди не желают давать потомство по указаниям экспериментатора. Поэтому для изучения результатов гибридизации у человека используют опосредованный генеалогический метод (рис. 69);
- человеку присущи признаки, не встречающиеся у других организмов: темперамент, математические, изобразительные, музыкальные и другие способности, наследование которых — интереснейшая часть генетики человека;
- благодаря общественной поддержке и медицине возможно выживание и существование людей с явными отклонениями от нормы (в дикой природе такие организмы сразу же гибнут).

Таблица 13

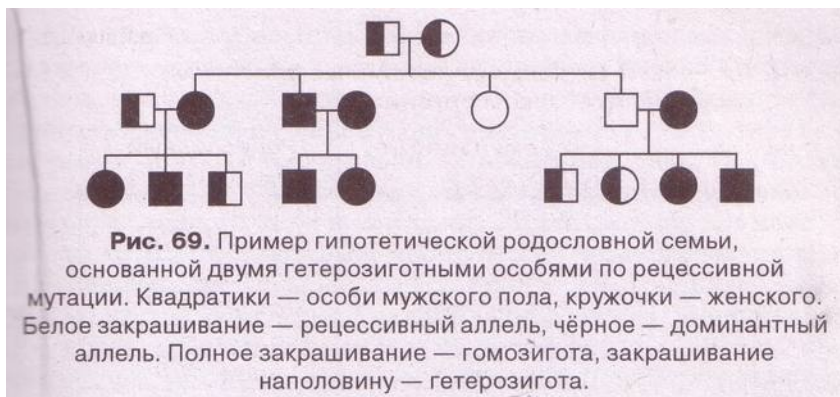
**Некоторые доминантные и рецессивные признаки
в человеческом организме**

Признак	Доминантный	Рецессивный
Размер глаз	Большие	Маленькие
Цвет глаз	Карие	Голубые
Тип глаз	Монголоидный	Европеоидный
Разрез глаз	Прямой	Раскосый
Зрение	Близорукость	Норма
Косоглазие	Есть	Нет
Подбородок	Широкий	Острый
Подбородок	Длинный	Короткий
Ямка на подбородке	Есть	Нет
Форма губ	Широкие	Тонкие
Веснушки	Есть	Нет
Густота бровей	Густые широкие	Редкие узкие
Форма бровей	Соединяются на переносице	Не соединяются на переносице
Ресницы	Длинные	Короткие
Форма носа	Круглый	Острый
Форма носа	Прямой	Курносый
Величина носа	Большой	Нормальный
Переносица	С горбинкой	Прямая
Мысок волос на голове	Есть	Нет
Структура волос	Жёсткие	Мягкие
Цвет волос	Тёмный	Светлый
Голос у женщины	Сопрано	Альт
Голос у мужчины	Бас	Тенор
Рост	Низкий	Высокий
Количество пальцев	Многопалость	Пятипалость
Группа крови	II, III, IV	I
Резус-фактор крови	Положительный	Отрицательный
Цвет кожи	Смуглый	Светлый
Структура кожи	Толстая	Тонкая
Ведущая рука	Левая	Правая
Форма лица	Круглая	Продолговатая

Таблица 14

Признаки с неполным доминированием у человека

Признак	Доминантный фенотип	Гетерозиготный фенотип	Рецессивный фенотип
Размер носа	Большой	Средний	Маленький
Размер рта	Большой	Средний	Маленький
Размер глаз	Большие	Средние	Маленькие
Расстояние между глазами	Большое	Среднее	Маленькое
Цвет бровей	Очень тёмные	Тёмные	Светлые
Курчавость волос	Курчавые	Кудрявые	Прямые



Что такое евгеника. Одним из спорных и очень неоднозначных направлений генетики человека является **евгеника**

(от греч. *евгенес* — породистый) — учение о селекции человека.

В начале XX ст., когда генетика делала первые шаги, это учение было довольно популярным. Однако нацистское мировоззрение довело евгенику до абсурда. Поэтому длительное время учение о селекции человека входило в разряд преступлений против человечества наряду с расизмом и опытами над людьми.

Современную евгенику делят на два направления. Негативная евгеника ставит целью отстранить от участия в размножении людей с негативными свойствами (физически или умственно неполноценных и страдающих наследственными болезнями), то есть искусственно поддерживать или даже улучшить генофонд человека. Однако даже и такие попытки на практике сталкиваются с огромными моральными проблемами. Неизбежно возникает вопрос о границе между генетически здоровым и нездоровым человеком. Всегда существует опасность того, что критерии отбора могут приобрести абсурдный характер. Например, посчитают «недостойными» брать участие в воспроизводстве человечества, например, тех, у кого недостаточно высокий рост, слишком голубые глаза или не очень хороший музыкальный слух.

Яркой иллюстрацией того, насколько несовершенны человеческие критерии отбора, может служить известный пример. Отец болен, у матери — туберкулёз. Старший сын в семье умер через шесть дней после рождения, третий сын болен туберкулёзом, пятый ребёнок — девочка, умерла через четыре дня после рождения, шестой ребёнок прожил всего два года, седьмой умер в годовалом возрасте. Как вы считаете, как бы отнеслась к этой семье евгеника? Однако же один из детей (выжили всего двое) — ... Людвиг ван Бетховен!

Второе направление евгеники — положительная евгеника. Её цель — максимально привлечь к участию в воспроизводстве человеческого рода здоровых, красивых, умных и одарённых людей. В последнее время положительная евгеника постоянно развивается. Это связано с появлением такого направления медицины, как оплодотворение в пробирке. В качестве доноров

яйцеклеток и сперматозоидов для тех людей, которые сами не способны зачать ребёнка, стараются привлекать здоровых и одарённых людей.

Генетические проблемы на уровне человеческих популяций. Особое направление представляет собой *генетика человеческих популяций* (от англ. *population* — население). В отличие от популяций других млекопитающих, в человеческих поселениях действуют особые факторы. Это, прежде всего, религиозные и социальные барьеры, накладывающие ограничения на свободные браки. Кроме того, в популяциях человека не очень эффективен естественный отбор. Дело в том, что развитие медицины снижает смертность носителей генетического груза, то есть тех, кто имеет в гетерозиготном состоянии летальные, а в гомозиготном — полуметалельные аллели. Именно поэтому у человека естественный отбор, направленный против неблагоприятных мутаций, эффективен только на стадиях внутриутробного развития, когда нежизнеспособные эмбрионы гибнут.

В последнее время всё более актуальным становится вопрос, насколько изменился генофонд человеческой популяции за последние 100 лет. С одной стороны, происходила массовая миграция, которой человечество не знало за всю свою историю. Вследствие этого произошло множество межрасовых браков, приведших к смешиванию и обогащению генофонда. С другой стороны, медицинская помощь, позволяющая выжить носителям генетических дефектов, загрязнение воды, воздуха и пищи мутагенами, изменение уровня радиации и т. д. могут способствовать повышению генетического груза. Единая точка зрения относительно этого ещё не сформировалась. Одни учёные считают, что факт увеличения генетического груза всё-таки имеет место, а другие думают, что некоторое повышение числа врождённых генетических патологий является следствием

большого внимания к этому вопросу и результатом более тщательных исследований, проведённых в последнее время.

Генетика отдельных признаков. Среди вопросов, которые изучает генетика человека, немалый интерес вызывают закономерности наследования отдельных признаков. К настоящему моменту установлена наследственность большинства нормальных человеческих признаков. Все они контролируются сериями аллельных и неаллельных генов, расположенных на разных участках хромосом. Действие этих генов, как правило, связано с продуцированием определённых полипептидных цепей, из которых потом составляются структурные белки или ферменты.

Например, цвет волос контролируют гены четырёх локусов, каждый из которых имеет два аллеля: доминантный и рецессивный (табл. 15). При комби-



Рис. 70. Типичный пример доминантного (чёрные волосы) и рецессивного (светлый блондин) признаков у человека.

нировании аллелей этих четырёх локусов возможно девять фенотипических состояний от чёрных до совершенно белых волос (рис. 70). При этом наблюдается переход от очень светлого блондина к тёмно-коричневому брюнету.

Таблица 15

Наследование цвета волос
(контролируется четырьмя генами, наследуется полимерно)

Число доминантных аллелей	Число рецессивных аллелей	Цвет волос
8	0'	Чёрные
7	1 -	Тёмно-коричневые
6	2	Тёмно-каштановые
5	3	Каштановые
4	4	Русые
3	5	Светло-русые
2	6	Блондин
1	7	Очень светлый блондин
0	8	Белые

Рыжий цвет волос контролирует другой ген. Его принято обозначать буквой D: DD — ярко-рыжие, Dd — светло-рыжие, dd — нерыжие.

Современная наука склонна предполагать: ген рыжих волос, то есть ген, благодаря которому в клетках синтезируется вещество феомеланин, современный человек унаследовал от неандертальцев. Кроманьонцы были темноволосыми, неандертальцы же — часто рыжими и светлокожими. Именно скрещивания между кроманьонцами и неандертальцами и могли привести к тому, что ген рыжего цвета волос оказался в генотипе современного человека

Наследственные заболевания Большое развитие получил медицинский аспект генетики человека, который сформировался в особую науку, — *медицинскую генетику*. Эта наука, прежде всего, изучает наследственные заболевания — неполадки организма, связанные с нарушениями генетического аппарата: генов, отдельных хромосом или структуры генома.

Генная патология — болезнь, вызванная неправильным действием одного гена. Такое заболевание с точки зрения генетики можно анализировать как генетический признак и изучать его наследование на основании законов Менделя — в зависимости от того, доминантным или рецессивным признаком является данная болезнь.

Типичным случаем доминантной генной патологии является *полидактилия* — наличие на руках или ногах дополнительных пальцев (рис. 71). Никаких других проблем, кроме эстетической, полидактилия не несёт. Сейчас дополнительные пальцы обычно удаляют в детстве, а вот раньше люди, которые родились с лишними пальцами рук или ног не имели возможности избавиться от них.

Примером генной патологии с рецессивным типом наследования является *фенилкетонурия* — заболевание, связанное с нарушением обмена



Рис. 71. Так выглядит рентгеновский снимок кисти человека с полидактилией.

веществ (вспомните материал § 7). Частота заболевания фенилкетонурией составляет 1 : 10 000 грудных детей европеоидной расы, частота гетерозигот (носителей гена) 80 : 10 000 детей. У представителей других рас эта болезнь встречается значительно реже. Причина фенилкетонурии — поломка гена (он находится в 12-й хромосоме), который кодирует фермент, отвечающий за один из этапов преобразования аминокислоты фенилаланина.

Если доминантные мутации генов довольно разнообразны по своей природе и действию, то рецессивные мутации — это исключительно генные мутации, приводящие или к нарушениям синтеза иРНК, или к синтезу полипептидной цепи с неправильным набором аминокислот.

В последнем случае это может привести к неспособности такого белка (фермента) выполнять свою функцию.

Хромосомные болезни. Существуют генетические заболевания, вызванные нарушениями одной хромосомы. Иногда это — выпадение кусочка хромосомы. Например, поломка плеча Y-хромосомы вызывает патологию, которая называется *синдромом кошачьего крика*. Для этого заболевания характерны деформация гортани, из-за которой голос ребёнка напоминает мяуканье кошки, мышечная слабость, маленький вес и рост, общее отставание в развитии и умственная отсталость.

Геномные мутации (анеуплоидии). У людей довольно часто возникают наследственные болезни, вызванные наличием лишней или отсутствием одной из половых хромосом. В этом случае в кариотипе больного может быть изменено количество как X-хромосом, так и Y-хромосом. Встречаются следующие соотношения половых хромосом: XO (синдром Шерешевского—Тернера), XXX, XXXX, XXУ (синдром Клайнфельтера) и другие — ХХУУ, ХУУ, ХУУУ. В случае, если в кариотипе присутствует хотя бы одна Y-хромосома, организм развивается по мужскому типу. Если в кариотипе есть только X-хромосома, организм развивается по женскому типу.

Синдром Шерешевского—Тернера и синдром Клайнфельтера имеют чётко выраженный фенотипический эффект. При этих болезнях происходит недоразвитие половых органов и нарушения психики. Именно поэтому диагноз этих болезней без осложнений ставится уже на первых годах жизни человека.

Совсем по-другому выглядит ситуация с патологиями кариотипа, связанными с увеличением числа X-хромосом у женщин и Y-хромосом у мужчин (рис. 72). Частота таких аномалий довольно большая и составляет 2:1000. Однако диагностируется патология далеко не у всех её носителей. У женщин увеличение числа X-хромосом специфично никак не проявляется. Мужчины, в кариотипах которых присутствуют лишние Y-хромосомы, также редко обращаются к специалистам и не знают о такой своей особенности. Однако выяснилась интересная закономерность: количество носителей лишней Y-хромосомы среди заключённых существенно пре-



вышает количество таких людей в среднем по человеческой популяции. Оказалось, что наличие в кариотипе лишней Y-хромосомы провоцирует у мужчины агрессивность. Внешне такие больные выглядят крупными высокими мужчинами со слишком длинными руками и свирепым выражением лица.

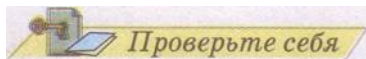
За высокий рост и асоциальное поведение носителей лишней Y-хромосомы генетики иногда называют «баскетбольной командой тюрем».

Болезни с наследственной предрасположенностью. Кроме заболеваний, которые чётко наследуются, существует немало болезней с наследственной предрасположенностью. Для того чтобы развился такой недуг, необходима комбинация двух факторов: наследственности и влияния среды. К таким заболеваниям относят ишемическую болезнь, сахарный диабет, ревматоидные заболевания, язвенные болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, онкологические болезни, шизофрению и другие заболевания психики. Если человек с наследственной предрасположенностью к какому-то заболеванию будет соблюдать соответствующий режим, вести здоровый образ жизни, болезнь не разовьётся.

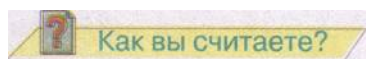
Нужно помнить, что все вопросы здоровья, связанные с медицинской генетикой, нужно решать через систему медико-генетических консультаций. Основная цель медико-генетического консультирования — информировать заинтересованных лиц о вероятности риска появления в потомстве больных. Для

этого анализируют роль генотипа в развитии данного заболевания и прогнозируют риск рождения нездоровых потомков. К медико-генетическим мероприятиям относится также пропаганда генетических знаний среди населения, что содействует более ответственному подходу к деторождению.

Генетика человека — наука о наследственности и изменчивости признаков у человека. Изучение генома человека однозначно подтвердило его эволюционное происхождение. В генетике человека невозможно применить некоторые традиционные генетические методы, в частности гибридологический. На генетические процессы, протекающие в популяциях людей, накладывают отпечаток и социальные факторы. **Евгеника** — учение об улучшении человеческой природы традиционно является одной из горячих точек общественного мнения. **Медицинская генетика** — наука о наследственных аспектах медицинских проблем. Существуют наследственные болезни и болезни с наследственной предрасположенностью. Наследственные заболевания делят на генные, хромосомные и геномные патологии.



1. В чём состоят особенности генетических исследований человека?
2. Какие группы наследственных заболеваний вам известны? 3. Приведите примеры генных заболеваний с доминантным и рецессивным типом наследования. 4. Что вызывает синдром Клайнфельтера и синдром Шерешевского –Тернера? Какие ещё патологии числа половых хромосом вы знаете?



- 1 По вашему мнению, есть ли что-то целесообразное в идее селекции человека? 2. Вспомните историю человечества: можно ли в ней найти примеры евгенического отбора?

§ 19.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ОРГАНИЗМОВ

Термины и понятия: порода; сорт; штамм; искусственный отбор; генофонд; инбридинг; аутбридинг; гетерозис.

Что такое селекция. Селекция (от лат. *селекцио* — отбор) — наука о выведении новых форм животных, растений, грибов и бактерий с ценными для человека свойствами. Ещё селекцией называют науку о методах создания новых форм, а иногда и отрасль сельского хозяйства, которая занимается выведением этих самых форм.

Задачами селекции животных является выведение новых или усовершенствование существующих **пород** домашних животных определённого биологического вида, имеющих цен-

ные для человека общие признаки и свойства, чётко отличающие этих особей от других представителей вида (рис. 73). Критерием того, что данная совокупность особей — именно порода, также является то, что все признаки породы передаются почти без изменений из поколения в поколение, то есть порода сохраняется.

При скрещивании собак породы боксёр в потомстве будут щенки боксёры. То же самое наблюдается и при скрещивании доберманов. Но если гибридов боксёров и доберманов — собак, наделённых некоторыми чрезвычайными качествами этих двух пород, начать скрещивать в себе, то через два поколения от этих качеств уже ничего не останется.

Поэтому самой важной задачей при выведении породы является не столько подбор особей с уникальными качествами, сколько сохранение в поколениях нужных свойств, пусть даже не самых лучших. Этого можно достичь, только основываясь на знании того, как у вида наследуются признаки, и умело манипулируя наследственностью. Очевидно, что и то, и другое требует знаний генетики. Именно поэтому наука о наследственности и изменчивости является основой селекции.

Задача селекции растений состоит в создании и усовершенствовании сортов, а селекции грибов и бактерий — штаммов (от нем. *штам* — основа, ствол). Характерными особенностями сортов и штаммов, так же, как и пород животных, является их способность сохранять характерные свойства и признаки из поколения в поколение.

Искусственный отбор — основа любого селекционного процесса. Допущение к скрещиваниям только особей, наделённых какими-либо свойствами и признаками, нужными человеку, и есть искусственным отбором. Ещё в античные времена, когда человек начал одомашнивать животных и культивировать растения, он использовал *бессознательный отбор*,

оставляя для размножения самых подходящих на его взгляд, особей. При этом он не имел чёткой цели, какую именно породу или сорт должен вывести, а тем более не намечал конкретных путей решения задачи. Однако нашим предкам, жившим 5—10 тыс. лет назад, удалось достичь блестящих результатов — одомашнить почти все виды современных домашних животных (коня, осла, барана, козла, кошку, собаку, крупный рогатый скот) и окультурить основные зерновые виды (пшеницу, овёс, ячмень, рожь).

Отбор, проводимый в соответствии с поставленными задачами и основанный на знании генетических особенностей объекта, принято называть *методическим отбором*. Именно его ныне используют в селекции.

Различают два вида отбора — *массовый* и *индивидуальный*. Массовый отбор применяют для многочисленных организмов, обычно растений

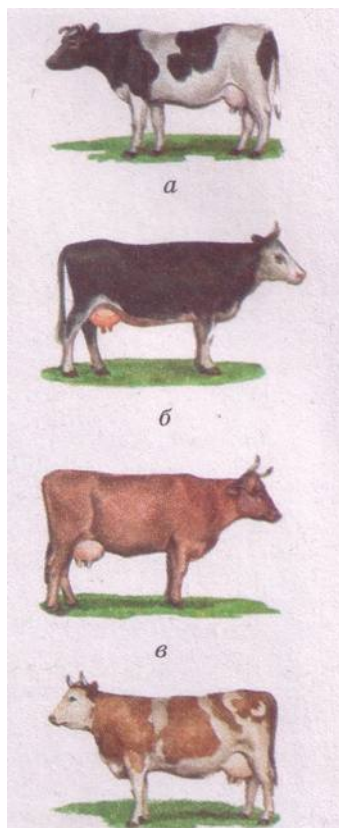


Рис. 73. Породы крупного рогатого скота: а — холмогорская; б — чёрнопёстрая; в — красная степная; г — симментальская отличаются не только по своим биологическим свойствам, но и по фенотипу.



Рис. 74. Так выглядят колосья пшеницы, поражённые грибом

зерновых культур, а индивидуальный — для выведения пород домашних животных с низкой плодовитостью и количеством потомков от скрещивания, как у крупного рогатого скота, не более одного.

Процесс массового отбора выглядит следующим образом. Сначала исследователь ставит задачу, например, вывести сорт мягкой пшеницы (этот вид пшеницы содержит шесть наборов хромосом, в отличие от твёрдой пшеницы, которая является тетраплоидом), который был бы не только высокопродуктивным, но и стойким к грибковым заболе-

ваниям. Сначала для селекции подбирают исходный материал. Им могут послужить, например, различные высокопродуктивные сорта, которые, однако, не являются устойчивыми к патогенным грибкам (рис. 74). Каждый из этих сортов высаживают на отдельном участке и подвергают действию **патогенов** (от греч. *patos* — страдание и *генезис*). В результате на каждом участке остаются одиночные не поражённые растения. Зерно этих растений собирают и на следующий год высевают снова. Из него вырастают гораздо более стойкие растения; грибки поражают не более половины всех особей. Зерно, полученное от второго поколения, высевают на третий год. Это поколение оказывается уже вполне устойчивым: около 90 % растений **резистентны** (от англ. *resistance* — сопротивление, противодействие) к грибковым заболеваниям. Остаётся выяснить, какой из отобранных сортов в процессе селекции на стойкость к патогенным грибкам сохранил высокую производительность, и продолжить с ним работу с целью получения нового сорта растений. Очевидно, что эта задача решается не за три—пять лет. Обычно на это уходят десятилетия.

Учение об исходном материале для селекции. Работы Н. И. Вавилова. Успешность селекционной работы во многом зависит от генофонда исходного материала, находящегося в распоряжении селекционера, от того, насколько богат и разнообразен его генетический состав. Очевидно, для того, чтобы селекция была успешной, например, на устойчивость к патогенам, в исходном материале должно содержаться достаточное количество аллельных генов, желательного разных локусов, которые обеспечивают резистентность организма к грибковым заболеваниям. Если генофонд обеднён и гены, определяющие устойчивость к патогенам, отсутствуют, то селекция будет неэффективной.

Задачу создания высокоустойчивого и продуктивного сорта можно решить и другим путём, скрестив между собой продуктивные и стойкие сорта. Можно ожидать, что у гибридных форм высокая продуктивность и будет сочетаться с устойчивостью к болезням. Такие гибридные формы можно в дальнейшем подвергнуть искусственному отбору и получить сорта, в которых удачно соединяются эти качества.

Очевидно, что для того, чтобы селекция была успешной, селекционер должен иметь коллекцию разных сортов и даже образцов дикорастущих форм того или иного вида, другими словами, обладать обширным генофон-

дом видов растений, животных и микроорганизмов, селекцией которых он занимается.

Коллекцию разных сортов, форм и диких видов растений (рис. 75), от которых они произошли, называют *генетическим банком*. Созданием таких коллекций растений стали заниматься ещё на заре развития генетики. Основоположителем таких исследований был Н. И. Вавилов. В 20-х годах XX ст. он лично объездил множество стран, посетил континенты, где существовали древние цивилизации, и привёз оттуда семенной материал разводимых там сортов, а также диких форм культурных видов растений. Таким образом он создал генетический банк, который и по сей день хранится во Всероссийском институте растениеводства в Петербурге. Сейчас институт владеет уникальной коллекцией, насчитывающей более 200 000 образцов культурных и дикорастущих растений.

Создавая коллекцию исходного материала для селекции растений, Н. И. Вавилов обратил внимание на то, что в разных странах не только культивируются разные виды растений, но и сорта того же вида и определённым образом отличаются по своим признакам и свойствам. Исходя из того, где выше разнообразие сортов и форм культурных растений и где чаще встречаются доминантные дикие типы, он выделил восемь центров происхождения культурных растений (табл. 16).



Рис. 75. Разные виды дикорастущей пшеницы отличаются друг от друга формой колосьев.

Таблица 16

Центры происхождения культурных растений

Центр	Вид культурного растения
Средиземноморский	Спаржа, маслины, капуста, лук, клевер, мак, свёкла, морковь
Переднеазиатский	Инжир, миндаль, виноград, гранат, люцерна, рожь, дыня, роза
Среднеазиатский	Нут, абрикос, горох, груша, чечевица, лён, чеснок, мягкая пшеница
Индо-малайский	Цитрусы, хлебное дерево, огурец, манго, чёрный перец, кокосовая пальма, банан, баклажан
Китайский	Просо, редька, вишня, яблоко, гречка, слива, соя, хурма
Центральноамериканский	Тыква, фасоль, какао, авокадо, махорка, кукуруза, батат, хлопчатник
Южноамериканский	Табак, ананас, томат, картофель
Абиссинский	Банан, кофе, сорго, твёрдая пшеница

Инбридинг и аутбридинг в селекции растений и животных. В отличие от биологических видов сорта и породы при скрещивании в себе вырождаются. Это значит, что потомки не только теряют изначальные породные (сортовые) свойства, но и снижают свою жизнеспособность и репродуктивный потенциал. Если у плодовых и Многих декоративных видов растений этого можно избежать за счёт бесполого размножения (*вспомните: сорта яблонь, груш, слив, абрикос и других плодовых деревьев воссоздают с помощью прививок, тюльпанов и лилий — луковицами, ирисы — корневищами, смородину — черенками и т.д.*), то сорта зерновых культур и породы животных воспроизводят только половым путём, что и приводит к их постепенному вырождению. В чём же тут дело?

Оказывается, что обратной стороной отбора особей с определёнными признаками и свойствами в ряду поколений является выбраковка особей с другими свойствами и признаками, за которыми стоят конкретные гены и генотипические комбинации. В результате искусственный отбор всегда приводит к резкому обеднению генофонда, а потому любой сорт генетически менее разнообразен, чем исходный материал, из которого он выведен. К этому следует добавить, что сорта и породы поддерживаются только скрещиваниями в себе. Такие скрещивания называют *инбредными* (от англ. *inbreeding*: *in* — в, внутри, *breeding* — разведение). К этому следует добавить, что очень часто сорта происходят от единичных особей, а породы от отдельных родительских пар, а это значит, что всё их потомство — близкие родственники. Скрещивание родственных организмов называют инбридингом. Последствия инбридинга у человека хорошо известны. Это повышение смертности и вырождение потомства, связанные с тем, что рецессивные летальные и полудоминантные аллели переходят в гомозиготное состояние. Подобные негативные результаты наблюдаются и при близкородственных скрещиваниях у растений и животных: уменьшается урожайность растительных культур, животные мельчают, возникают аномалии развития и увечья.

Для того чтобы избежать вырождения сорта или породы, необходимо:

- *во-первых*, постоянно поддерживать породу или сорт, подбирая самые удачные родительские пары, содержащие лучшие породные (сортовые) качества;
- *во-вторых*, время от времени «подливать» в породу или сорт «свежую кровь» (*подумайте, почему возникло такое выражение*), т. е. проводить скрещивания с особями близкой породы (сорта) или просто с особями с похожими свойствами. Эти неродственные скрещивания принято называть *аутбредными* (от англ. *outbreeding*: *out* — вне и *breeding*).

Таким образом, задачами селекционеров являются не только выведение новых сортов и пород, но и поддержка уже созданных, а в критических ситуациях и их восстановление.

Этим занимаются специальные научные центры и селекционные станции.

Гибридизация, гетерозис и полиплоидия. Крайним случаем аутбридинга является гибридизация — скрещивание особей разных видов или отдалённых форм одного вида.

Во-первых, гибридизация служит для обогащения генофондов и получения более разнообразного исходного материала для последующей селекции.

Во-вторых, при гибридизации часто

возникает эффект гибридной силы, или гетерозис (от греч. *гетеро*иосис — изменение, преобразование). Это значит, что *гибридное потомство* оказывается намного жизнеспособнее родительских форм (рис. 76), у него выше производительность, плодовитость и стойкость к болезням. Гетерозисные гибриды — не сорта, поскольку во втором гибридном поколении потомки оказываются уже намного менее жизнеспособными, чем исходные родительские формы.

Чем вызван гетерозис? Считается, что при скрещивании генетически удалённых форм, у которых в гомологичных локусах находятся разные аллели, у потомства образуются сверхдоминантные гетерозиготы (*вспомните, что такое сверхдоминирование*). Кроме того, при гетерозиготных комбинациях подавляется негативный эффект от летальных и полуметальных рецессивных генов, носителями которых являются все организмы. Очевидно, что во втором поколении все эти удачные гетерозиготные комбинации разрушаются. Более того, из-за отличий генетических аппаратов родительских форм при конъюгации хромосом в метафазе-1 мейоза у гибридов происходит *неравный кроссинговер*. Следствием его становятся многочисленные незаметные при цитологическом анализе нарушения хромосом. В результате гибриды второго поколения оказываются еще носителями многих дополнительных мутаций, не встречающихся у родительских особей.

В современной селекции эффект гетерозиса широко используют для получения не только высокопроизводительных гибридов растений (*вспомните гибридные помидоры и огурцы*), но и животных, в частности в птицеводстве. Именно гетерозис является генетической основой получения мясных птиц — *бройлеров* (от англ. *broil* — жарить на огне), а также повышения яйценоскости кур.

В-третьих, гибридизацию используют для получения полиплоидных организмов. Полиплоидизация генома — один из ключевых путей селекции растений (у животных он не используется, поскольку у птиц и млекопитающих, являющихся главным объектом селекции животных, полиплоиды нежизнеспособны), поскольку способствует повышению их продуктивности. Не случайно все сорта культурных растений, используемых в пищу, а также большинство декоративных и садовых растений — полиплоиды.

Выгода полиплоидии состоит ещё и в том, что в одном геноме можно создать несколько копий структурных генов и таким способом повысить действие генов, определяющих синтез ценных веществ: белков (в пшенице), полисахаридов (крахмала в картофеле), масел (у подсолнечника). Кроме



Рис. 76. Гетерозисная кукуруза (в центре) и исходные родительские формы (по бокам).

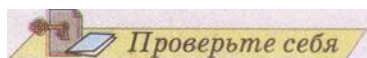


Рис. 77. Диплоидная дикая (справа) и полиплоидная культурная (слева) формы моркови.

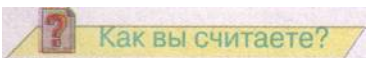
того, огромный генетический аппарат полиплоидов формирует большое ядро. Отсюда — увеличение размеров клеток и в конечном итоге самого растения и его плодов (рис. 77).

Полиплоидию также используют для преодоления стерильности отдалённых гибридов. Первый такой опыт провёл выдающийся генетик Г. Д. Карпеченко (1899—1941), скрещивая капусту и редьку. Идея заключалась в том, чтобы получить растение, которое имело бы полезные для человека свойства капусты и редьки. Гибриды с диплоидным набором $2n = 18$ оказались стерильными, а тетраплоидные $2n = 36$ — плодовитыми. Однако и в том, и другом случае гибриды обманули ожидание селекционера. Они не имели ни сочных и питательных листьев, как у капусты, ни вкусного корнеплода, как у редьки.

Процесс получения пород животных и сортов растений, наделённых полезными человеку свойствами, поддержка пород (сортов) и их улучшение, осуществляемые путём искусственного отбора, называется селекцией. Научной основой селекции является генетика, методы которой (инбредные и аутбредные скрещивания, гибридизация и искусственно вызванная полиплоидия) селекционеры используют в практической работе.



Какой процесс является основой любого селекционного опыта? 2. Насколько корректны словосочетания: *породы растений* и *сорта животных*? 3. Почему процесс разведения животных одной породы неизбежно связан с инбридингом? 4. Для чего в селекции используют гибридизацию? 5. Что значит гибридная сила? 6. Почему большинство современных сортов растений являются полиплоидами?



Возможен ли предел в селекции на полезные признаки, например на содержание масла в семенах подсолнечника? Ответ обоснуйте. 2. Почему при конъюгации хромосомных наборов, полученных от разных родительских видов, наблюдается неравный кроссинговер?

§ 20.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СОВРЕМЕННОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ. ТРАНСГЕННЫЕ И ХИМЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Термины и понятия: биотехнология; генная инженерия; генетически модифицированный организм; трансгенный организм; трансгены; генная терапия; клеточная инженерия; химерные организмы.

Биотехнология и человек. По определению многих авторитетных учёных XXI ст. будет веком биотехнологии и генетики. Однако не следует думать, что биотехнология — детище только современной науки.

История взаимоотношений человека и природы — это извечная история попыток человека изменить геном растений и животных в нужную ему сторону. Даже тогда, когда человек не имел ни малейшего понятия о существовании наследственных факторов, интуитивно путём гибридизации и селекции организмов с нужными свойствами он изменял наследственность домашних животных и культурных растений.

Все сорта фруктовых деревьев и ягодных культур, овощей, злаков имеют изменённый геном, то есть у них уже не тот генотип, который имели их дикие предки. Практически все растения, которые люди используют

в пищу — полиплоиды. Уже несколько столетий люди используют в хозяйстве межвидовые гибриды, например мулов.

До начала XX ст. селекционерам просто приходилось ждать момента, когда случайная комбинация генов даст организмы с полезными свойствами, отбирать такие организмы и закреплять эти комбинации генов в потомстве. В середине XX ст. появились методы, благодаря которым стало возможно искусственно получать большое количество случайных мутаций, например с помощью радиоактивного облучения или действия химических мутагенов, чтобы затем отбирать среди них организмы с ценными свойствами. Современные генетические технологии пошли ещё дальше. Они позволяют добиться желаемого результата гораздо быстрее и при этом избежать получения множества промежуточных и побочных лишних форм, так как современная наука и биотехнология способны менять геном целенаправленно. Это удаётся благодаря генно-инженерным методам (рис. 78), с помощью которых можно взять определённые структурные гены из генома одного вида и ввести их в генетический аппарат другого вида, вызвав таким образом в новом организме синтез нужного белка.

Биотехнология — дисциплина, которая изучает возможности использования живых организмов для решения технологических задач. Она использует методы и знания генетики, молекулярной биологии, биохимии, эмбриологии и клеточной биологии, а также прикладных дисциплин — химической, физической и информационной технологий, робототехники.

Термин *биотехнология* в 1917 г. предложил венгерский инженер К. Ереки, когда описал процесс производства свинины, используя в качестве корма для свиней сахарную свёклу.

Генная инженерия и генетически модифицированные организмы. Одним из наиболее перспективных направлений биотехнологии считают генную инженерию — манипуляции с генетическим аппаратом и определёнными генами (рис. 79), которые позволяют с помощью молекулярно-биологических методов



Рис. 78. В лаборатории проводятся опыты по генной инженерии.



Рис. 79. Растение в чашке Петри во время лабораторных манипуляций.

искусственно конструировать новые комбинации генотипа или даже образовывать новые геномы.

Самое новое направление современной биотехнологии — получение **трансгенных организмов**, т. е. организмов, содержащих **трансгены** (от лат. *транс* — через и греч. *генос*) — гены бактерий, грибов, растений или животных, которые являются чужеродными для данного вида организмов. Живые организмы, изменённые генно-инженерными манипуляциями, получили название **генетически модифицированных организмов (ГМО)**. Ценность генной инженерии в том, что её методы позволяют осуществить давнюю мечту селекционеров: придать организму такие признаки, какие нельзя перенести путём скрещивания с близкородственными видами.

Генная инженерия родилась в 1972 году в Стенфордском университете в США, когда Поль Берг впервые объединил в пробирке фрагменты ДНК фага лямбда, кишечной палочки и обезьяньего вируса. Полученная рекомбинантная ДНК была введена в бактерию, которая стала первым трансгенным организмом.

С помощью методов генной инженерии стало возможно создавать организмы с новыми, ранее не присущими им свойствами. Например, известно, что миллионы людей, больных сахарным диабетом, нуждаются в ежедневных инъекциях инсулина (*как вы помните, инсулин — гормон белковой природы, ответственный за обмен сахара в организме, который продуцирует поджелудочная железа*). До того как в процесс производства инсулина вмешалась генная инженерия, гормон получали из поджелудочных желез свиней, крупного рогатого скота и китов. Инсулин свиней отличается от человеческого одной аминокислотой, крупного рогатого скота — тремя, а китов ещё большим количеством аминокислотных замещений.

Очевидно, что лучший для человека инсулин — человеческий. Но как же его получить? Благодаря генно-инженерным технологиям человеческий инсулин стали продуцировать ... бактерии группы кишечной палочки! Для этого создали трансгенный организм, встроив в геном бактерии ген человеческого инсулина. В результате неприхотливые и дешёвые в содержании бактерии, которые к тому же чрезвычайно быстро размножаются, оказались способны синтезировать инсулин такого же химического состава, как и естественный человеческий. Для человека такой инсулин не является инородным веществом.

Не следует думать, что получение генетически модифицированных организмов — прерогатива нашего времени. Первые препараты человеческого инсулина, полученные от генетически модифицированных бактерий, попали в продажу в 70-е годы прошлого столетия и с тех пор (уже около 40 лет) активно используются во всём мире.

От трансгенных бактерий дешево, быстро и в большом количестве получают интерферон, иммуноглобулины, разные гормоны, незаменимые аминокислоты.

Генетически модифицированные растения тоже могут вырабатывать лекарственные вещества. Но такое направление генной инженерии не является таким уж перспективным. Большинство генных модификаций растений направлено на развитие их устойчивости к сельскохозяйственным вредителям или вирусам, выживание при обработке полей гербицидами, повышение вкусовых и технических качеств (рис. 80).

Впервые трансгенные растения вырастили в 1982 году учёные из Института растениеводства в Кёльне и американской компании «Монсанта». С тех пор только в этой компании получено более 45 тыс. линий трансгенных растений, в том числе яблоки, сливы, винограда, томатов, капусты, баклажана, огурцов, кукурузы, пшеницы, сои, риса, ржи, табака и других.

Конечно, улучшения качества пищевой продукции добиваются не только с помощью генетических модификаций, но и другими, ставшими уже традиционными, способами. Например, выращивают растения, применяя большое количество химических удобрений, растительных гормонов, обрабатывают плоды специальными веществами, которые позволяют их дольше сохранять. В продукты добавляют химические вещества — консерванты, ароматизаторы, усилители вкуса. Генетический состав исходных организмов при этом не изменяется, и к генной инженерии подобные методы усовершенствования качества продукции не имеют никакого отношения.

Далёкие от биологии люди часто воспринимают слово «модифицированный» как неопровержимый указатель на то, что продукт получен методом генной инженерии. Например, так трактуют термин «модифицированный крахмал». Напомним: крахмал — это химическое вещество, углевод. Модификация крахмала — это химический процесс деления длинной молекулы крахмала на более короткие отрезки. Вследствие этого полученная смесь полисахаридов обладает высокой способностью удерживать влагу и применяется как загуститель. Модифицированный крахмал не имеет никакого отношения к генно-модифицированным организмам, поскольку не является организмом и не имеет генов.

Как получают генетически модифицированные организмы. Выглядит эта процедура таким образом (рис. 81). Чаще всего при создании генетически модифицированного организма и конструкции рекомбинантной ДНК используют особые ферменты — рестриктазы (об этом упоминалось в §6), которые способны распознавать проникающую в организм инородную ДНК и расщеплять её на соответствующих участках. Известно более 500 видов рестриктаз. Каждая специфично расщепляет ДНК — разрезает её, как ножницы, в конкретном месте, а потом вырезает необходимые фрагменты. Части и разрывы нитей ДНК склеивают с помощью другого фермента — **лигазы** (от лат. *лига* — соединить, склеить).

Таким образом, используя «ножницы»-рестриктазы и «клей»-лигазы, из одной ДНК вырезают, а в другую ДНК вклеивают необходимые гены.



Рис. 80. Трансгенный картофель (а) и сою (б) внешне не отличить от обычных сортов.



Как правило, для переноса генов используют вирусы, фаги или плазмиды, потому что они изначально имеют свойство атаковать клетки, внедряться внутрь и встраивать свою генетическую информацию в клеточную ДНК. Вирусы, фаги и плазмиды, используемые для переноса генов, называют *векторами переноса генетической информации*.

Что такое трансгенный картофель.

Примером трансгенного растения может служить сорт картофеля, в геном которого вмонтирован ген хитиназы — фермента, растворяющего хитин. Этот ген был взят от почвенной бактерии. Трансгенный картофель начинает синтезировать несвойственный ему фермент хитиназу и накапливать его в листьях и стеблях. Грибы-паразиты и насекомые-вредители не могут питаться зелёной массой такого картофеля, поскольку хитиназа повреждает их покровы. Таким образом, трансгенный картофель не нуждается в опрыскивании ядохимикатами, поскольку сам себя защищает от вредителей. Для человеческого организма хитиназа не представляет никакой опасности, так как в клетках человека совсем нет хитина.

Почему использование трансгенных организмов вызывает определённые опасения. Безусловно, генетические модификации бактерий, растений и

животных имеют огромное значение для всех областей человеческой жизни — от сельского хозяйства до производства биотоплива и здравоохранения. Однако существуют проблемы безопасности, которые не следует упускать из вида, внедряя новые сорта генно-модифицированных организмов. Например, «пересаживание» растению гена устойчивости к гербицидам может спровоцировать то, что поле, засаженное сортовым генно-модифицированным растением, станут опрыскивать гораздо большими дозами ядохимикат, чем разрешено технологиями. Вследствие этого некоторая часть яда обязательно попадёт в воду, на соседние поля и даже в пищу. Не допустимы генные модификации, приводящие к появлению сортов растений, в клетках которых будут синтезироваться опасные для человека токсины.

Кроме того, в результате генетических модификаций в растениях начинают синтезироваться несвойственные им белки, которые могут вызвать у человека аллергию. Именно с такой опасностью связана необходимость маркирования на содержание в пище ГМО.

Однако нужно помнить, что вред, который могут причинить новые генно-модифицированные сорта — это, чаще всего, вред косвенный, а страхи обывателей, касающиеся того, что трансгены могут мигрировать из генетически модифицированных организмов и встраиваться в геном человека совершенно обосновательные.

Следует отметить, что все трансгенные сорта растений перед их широким использованием проходят тщательную проверку на безопасность для человека и окружающей среды. В результате стоимость разработки и вывода на рынок нового трансгенного растения чрезвычайно высока (от 50 до 200 млн долларов). Как ни парадоксально, но трансгенные растения генетически намного более изучены, чем сорта, получаемые методами обычной селекции.

Генная терапия. До недавнего времени диагноз «наследственное заболевание» был приговором для больного: генетические болезни не лечили, облегчая только симптомы заболевания. Примером может служить терапия фенилкетонурии — не вылечивая причины болезни, то есть дефекта генов, больным корректируют состояние с помощью диеты. Однако сама причина заболевания остаётся непреодолимой.

Одним из новейших направлений современной медицинской генетики является **генная терапия (генотерапия)** — совокупность методов генной инженерии и медицины, направленная на лечение патологий генетического аппарата.

Можно сказать, что генная терапия — это хирургия генов. Суть её такова. В некоторые клетки больного вводят те гены, которые у него поражены. Для того чтобы гены внедрялись в клетку и встраивались в её ДНК, используют специальные вирусы-носители. Сама идея генной терапии возникла после того, как были открыты вирусы, вызывающие опухоли у человека: эти вирусы имеют способность встраиваться в генетический аппарат человека и оставаться там на протяжении жизни клетки. Для генотерапии используют вирусы, которые в результате генно-инженерных операций потеряли способность вызывать опухоли, но зато несут в себе встроенные гены — те самые, которые поражены мутациями у больного.

Одним из примеров лечения наследственных болезней методом генной терапии служит лечение тяжчайшей наследственной патологии, которая называется **тяжёлым комбинированным иммунодефицитом** (не путать с ВИЧ!). Это врождённое заболевание вызывается мутациями генов, в результате чего у больного практически полностью отсутствует иммунитет.

Первые попытки применения генной терапии при лечении этого заболевания относятся к 1990 г. В 1993 г. впервые успешно проведена генная терапия пациента, страдавшего тяжёлым комбинированным иммунодефицитом. После проведения терапии белые кровяные клетки выполняли свои функции на протяжении четырёх лет, то есть все эти годы работал иммунитет. Потом понадобилось повторное лечение. В наши



Рис. 82. Такие химерные животные — лишь фантазия художника.



Рис. 83. Пёстрые комнатные фиалки — настоящие химерные организмы, поскольку состоят из генетически разнородных клеток.

дни каждый третий ребёнок, страдающий тяжёлым комбинированным иммунодефицитом, лечится с помощью генной терапии.

В настоящее время апробировано и утверждено уже около 200 геннотерапевтических способов лечения.

Что собой представляют химерные организмы. Ещё одна область современной биотехнологии — **клеточная инженерия**. В отличие от генной инженерии, которая конструирует новые рекомбинантные ДНК, клеточная инженерия создаёт рекомбинантные клетки и их культуры.

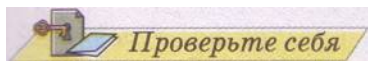
В древнегреческом мифе Химера — существо с львиной головой, козьим туловищем и хвостом дракона. Конечно, такого монстра породила фантазия автора мифа, однако с его лёгкой руки в биологии прижился термин **химерный организм**, применяемый к организмам, состоящим из генетически разнородных клеток (рис. 82, 83). Несмотря на «ужасное» название, чаще всего химеры — невинные, хорошо известные всем организмы: дикая яблоня, на которую привита ветвь определённого сорта, прекрасная роза, цветущая на корне шиповника (именно так выращивают почти все сорта роз), и уж совсем химера — яблоня, в кроне которой привита ветвь груши.

Кроме «садовых» химер, современная наука создаёт химеры на клеточном уровне. Изолированную тканевую клетку какого-нибудь организма можно заставить жить в искусственной среде. Множество потомков этой клетки называют *клеточной культурой*. Для получения химер культуральные клетки двух разных видов животных обрабатывают специальными вирусными препаратами, добиваясь слияния их ядер.

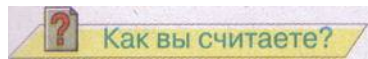
Ещё в конце 70-х годов прошлого столетия венгерские исследователи сообщили о полученных клетках-гибридах хомяка и курицы. Группа советских учёных получила тканевые гибриды хомяка и лисицы. Несколько американских сообщений были посвящены гибридным клеткам человека и мыши.

Химеры нужны, например, для картирования генов. Их используют для изучения многих клеточных процессов, особенно для изучения генетического аппарата клеток. Именно химерные организмы позволяют изучать генетические закономерности совместимости тканей при трансплантации органов. Клеточная инженерия важна для генетиков-онкологов, которые изучают причины возникновения и механизм развития раковых опухолей.

Биотехнология — это методология использования биологических объектов для решения технологических задач. Современная биотехнология позволяет вмешиваться в генетический аппарат и конструировать новые комбинации генов. Так получают генно-модифицированные и трансгенные организмы. Генетические модификации создают для того, чтобы прибавить организмам полезных свойств. Трансгенные организмы используют в фармакологии, сельском хозяйстве, промышленности. Одним из методов генной инженерии является генная терапия, которая позволяет лечить патологии генетического аппарата путём подсадки более здоровых генов. Клеточная инженерия в отличие от генной инженерии не предполагает вмешательства в генетический аппарат и создаёт рекомбинантные клетки, а не рекомбинантные ДНК. Химерный организм — это организм, который составляется из генетически разнородных клеток.



1. Чем занимается биотехнология? 2. Что такое генетически модифицированные организмы? Приведите примеры таких организмов. 3. Как осуществляется перенос генов при создании трансгенных организмов? 4. Что такое генная терапия? В чем её отличие от медикаментозной терапии? 5. Что современная биологическая наука называет химерами? Чем отличаются химерные организмы от трансгенных?



Подумайте, какие страхи, связанные с внедрением генетически модифицированных организмов, безосновательны, а какие — реальны? 2. Предложите свои варианты генетических модификаций и трансгенных организмов.

Тестовые задания к теме 7

1. Укажите, какое вещество синтезируется в ядрышке:
а) гистоны; б) иРНК; в) рРНК; г) тРНК.
2. Укажите, как называются участки, вырезаемые во время созревания иРНК:
а) экзоны; б) интроны; в) транспозоны; г) кластеры.
3. Укажите приблизительное количество структурных генов в геноме человека:
а) 1–5 тыс.; б) 20–25 тыс.; в) 100 тыс.; г) 1 миллион.
4. Укажите, какую ДНК принято называть сателлитной:
а) представленную уникальными последовательностями нуклеотидов; б) кодирующую кластеры генов; в) представленную последовательностями, повторяющимися миллионы раз; г) находящуюся на концевых участках хромосом.
5. Укажите, какой из указанных признаков человека является полигенным:
а) цвет глаз; б) кудрявость; в) склонность к раннему облысению; г) устойчивость к инфекциям.
6. Укажите, что в генетике называют параллельной изменчивостью:
а) гомологические ряды мутаций; б) изменения в кластерах генов, расположенных на определённых участках хромосом; в) одновременные изменения генов, находящихся на гомологических участках гомологических хромосом; г) кодификационную изменчивость, имеющую групповое проявление.
7. Укажите, кто из учёных сформировал положение о гомологических рядах наследственной изменчивости:
а) Карпеченко; б) Вавилов; в) Шмальгаузен; г) Вернадский.

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

8. Укажите, в каких органеллах животных содержится цитоплазматическая ДНК:
а) лизосомах; б) пластидах и митохондриях; в) митохондриях; г) эндоплазматическом ретикулуме.
9. Укажите, какой генетический метод невозможно использовать при изучении генетики человека:
а) гибридологический; б) цитогенетический; в) составления родословной; г) молекулярно-генетический.
10. Укажите, в чём состоит эффект гетерозиса:
а) резком повышении жизненной силы у гибридов первого поколения; б) повышении жизнеспособности у гибридов всех поколений; в) снижении жизнеспособности гибридов; г) стерильности гибридов.
11. Укажите, как называют скрещивание в себе близкородственных особей:
а) аутбридинг; б) методическим отбором; в) инбридингом; г) искусственным отбором.
12. Укажите, какие организмы являются генетически модифицированным:
а) полиплоидные; б) мутанты; в) в геном которых искусственно подсажены чужеродные гены; г) все три группы.
13. Установите соответствие между понятиями и их определениями:

структурный ген	гомологические участки гомологических хромосом
итрон	участки, служащие матрицей для трансляции
экзон	участок на ДНК, кодирующий последовательность РНК
сателлитная ДНК	участок ДНК, вырезаемый в процессе созревания иРНК
	высокочастотные повторы нуклеотидных последовательностей организмов

14. Установите соответствие между синдромом и типом хромосомной или геномной мутации:

синдром кошачьего крика	транслокация 21-ой хромосомы
синдром Дауна	поломка 5-й хромосомы
синдром Шерешевского—Тернера	поломка Y-хромосомы
синдром Клайнфельтера	X0
	XXY

15. Установите последовательность увеличения размера генома указанных видов организмов:
а) человек; б) протоптерус; в) дрозофила; г) кишечная палочка.

ТЕМА 8.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ



§ 21.

КАК ПРОИСХОДИТ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Термины и понятия: гаметангий; оогоний; антеридий; архегоний; опыление; двойное оплодотворение.

Что такое оплодотворение. Оплодотворение — основная форма полового процесса, при которой происходит слияние женской и мужской гамет, в результате чего образуется зигота — первая клетка нового организма (*вспомните, какая ещё форма полового процесса существует у одноклеточных существ*). При этом диплоидное ядро зиготы формируется из двух гаплоидных ядер гамет, а её цитоплазма почти полностью образуется из цитоплазмы яйцеклетки. Оплодотворение свойственно всем многоклеточным организмам, размножающимся половым путём, а также некоторым одноклеточным, у которых половой процесс происходит в виде копуляции (*вспомните, у каких видов простейших он наблюдается*).



Оплодотворение у низших растений. Половой процесс в растительном мире крайне разнообразен и часто очень сложен, но, по существу, сводится к слиянию мужской и женской половых клеток. Он свойственен всем высшим растениям, а также всем многоклеточным и некоторым одноклеточным водорослям. Почти во всех случаях гаметы образуются в половых органах, которые называют гаметангиями (от греч. *гамете* и *ангенион* — сосуд). Исключение составляют только одноклеточные организмы.

У водоросли *хламидомонады*, как и у любого другого одноклеточного организма, не могут образоваться настоящие половые органы (*подумайте почему*). Поэтому она сама становится гаметангием. При этом клетка теряет жгутики и в ней происходит ряд последовательных митозов, которые ведут к образованию от двух до восьми жгутиковых гамет. Внешне они совершенно одинаковы, но делятся на две группы, отличающиеся физиологическими свойствами. В одну группу входят гаметы, называемые гаметами «-», а в другую — гаметы,

называемые гаметам « + ». Они выходят из материнской клетки и копулируют друг с другом. Сливаться могут только клетки с противоположными свойствами. В результате копуляции образуется зигота без жгутиков, в которой происходит мейоз, следствием чего становится появление четырёх новых молодых хламидомонад (*вспомните, как называют тип мейоза, протекающий у одноклеточных организмов и чем он отличается от мейоза у многоклеточных*).

У более сложно организованных многоклеточных водорослей гаметы образуются в специальных клетках, которые уже можно считать половыми органами. Крупные неподвижные, лишённые жгутиков гаметы — женские. Они образуются в женском органе — оогонии (от греч. *оон* и *гоун* — потомок; *не следует путать с оогониями — клетками, предшественниками яйцеклеток у животных*). Мелкие подвижные гаметы — мужские. Они развиваются в мужском половом органе — антеридии (от греч. *антерос* — цветущий). Обычно оплодотворение у водорослей происходит в воде, но у некоторых видов, например у *вольвокса*, яйцеклетка остаётся в оогонии, где и оплодотворяется мужской гаметой.

Оплодотворение у высших растений. У всех высших растений гаметы чётко отличаются по внешнему виду и делятся на мужские и женские. Образуются они в гаметангиях, которые у высших растений, в отличие от водорослей, многоклеточные. Мужскими половыми органами так же, как и у водорослей, являются антеридии. В антеридиях мохообразных и папоротникообразных образуется множество сперматозоидов. Как и сперматозоиды животных, они имеют жгутики и подвижны. У семенных растений мужские гаметы развиваются в пыльцевых зёрнах. Они неподвижны и, как вы помните, называются спермиями. Женский половой орган высшего растения — архегоний (греч. *архе* — начало и *гоун*). В ней формируется только одна яйцеклетка. Архегонии характерны только для низших споровых растений. Они ещё сохраняются у голосеменных, но полностью редуцированы у покрытосеменных. У последних яйцеклетки развиваются в зародышевом мешке.

Оплодотворение у мохообразных происходит в воде. Вышедшие из антеридиев сперматозоиды подплывают к открывшимся архегониям и там сливаются с яйцеклеткой, давая начало спорофиту.

У папоротникообразных половой процесс, для которого также необходима водная среда, проходит на заростках (гаметофитах). У одних видов заростки бывают только обоеполыми, у других они либо женские, либо мужские. У семенных растений заростки только двуполые.

Оплодотворение у семенных растений происходит благодаря опылению — переносу пыльцевых зёрен в пыльцевую каме-

ру семязачатка (у голосеменных) или на рыльце пестика (у покрытосеменных). Неподвижные спермии цветковых добираются до яйцеклеток, находящихся в середине зародышевого мешка, с помощью пыльцевых трубок, представляющих собой выросты цитоплазмы мужских заростков.

У цветковых растений пыльцевая трубка прорастает между клетками пестика и входит в полость завязи, вращаясь в зародышевый мешок (рис. 84). Из пыльцевой трубки выходят спермии. Один из них сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу, второй — с центральной диплоидной клеткой зародышевого мешка, которая в результате становится триплоидной. Из зиготы развивается зародыш, из центральной клетки — эндосперм (от греч. *эндон* — внутри и *сперматос*) — питательное вещество, которое зародыш использует во время своего развития. Зародыш и эндосперм вместе образуют *семя*.

Таким образом, оплодотворение у цветковых растений — весьма своеобразный процесс. Он получил название двойного оплодотворения. Такой тип полового процесса не встречается больше ни в одной из групп живых организмов. Впервые его описал в 1898 г. профессор Киевского университета *Сергей Гаврилович Навашин*.

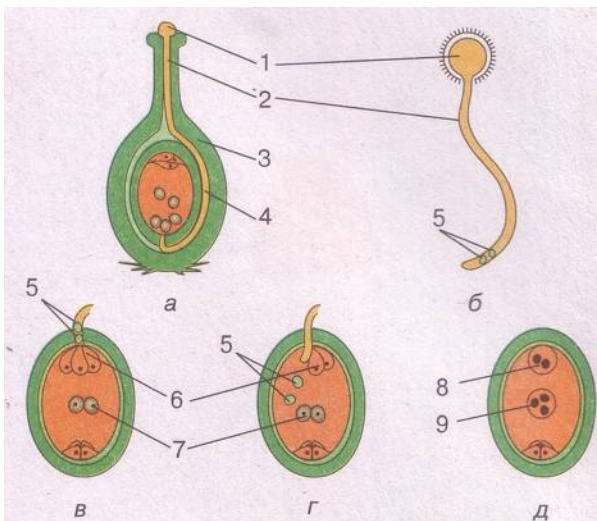
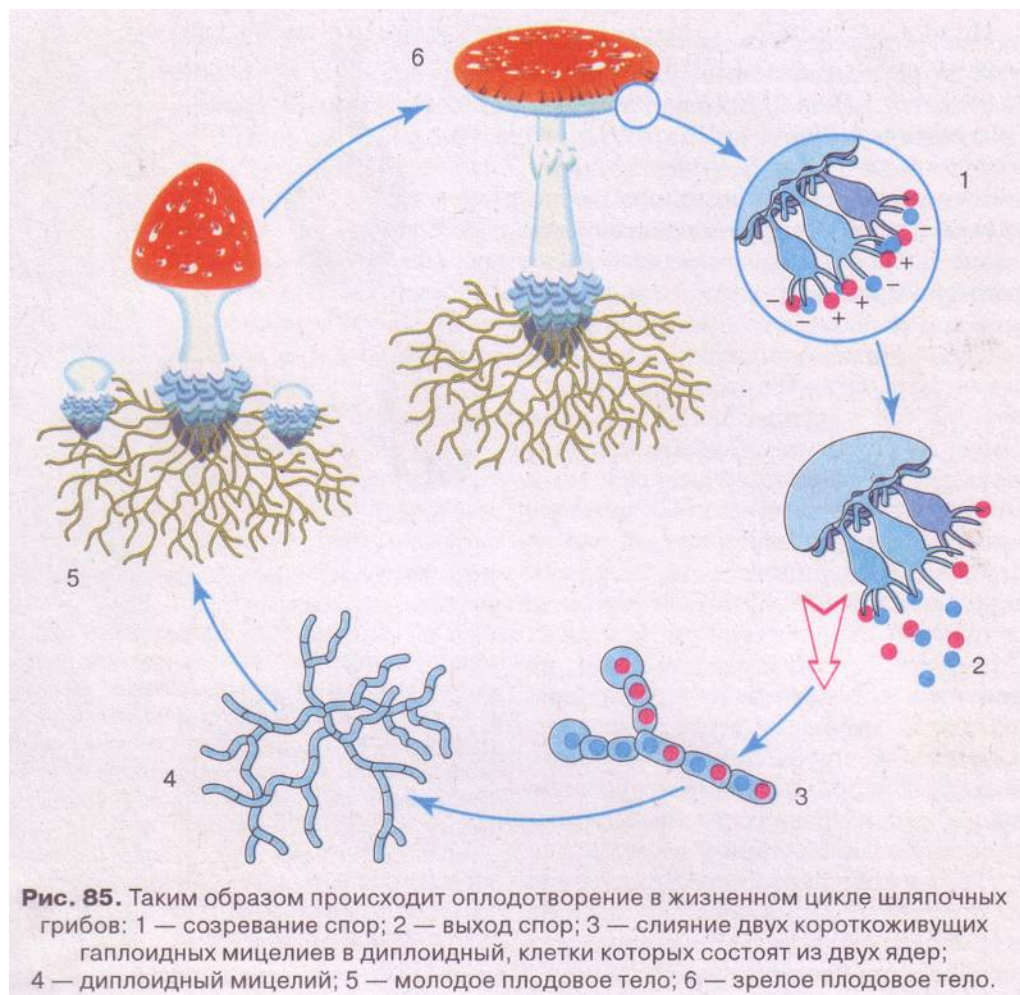


Рис. 84. Схемы двойного оплодотворения у цветковых растений: а — продольный разрез пестика; б — прорастание пыльцевого зерна; в — проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок; г — проникновение двух спермиев в зародышевый мешок; д — зародышевый мешок после оплодотворения: 1 — прорастающее пыльцевое зерно; 2 — пыльцевая трубка; 3 — завязь; 4 — зрелый зародышевый мешок; 5 — спермии; 6 — яйцеклетка; 7 — полярные ядра, образующие полярное тело; 8 — зигота; 9 — триплоидное ядро эндосперма.

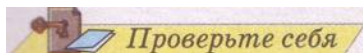
Оплодотворение у грибов. Способы оплодотворения у грибов разнообразны, как в никакой другой группе живых организмов. Причём каждая большая систематическая группа грибов имеет свои особенности полового процесса. Это может быть и копуляция небольших половых клеток, и слияние целых половых органов и даже мицелиев (*по сути, целых организмов*). Вот как выглядит половой процесс у самых высокоорганизованных грибов — базидиомицетов, к которым и относится большинство шляпочных грибов (рис. 85). Вначале из спор развиваются гаплоидные короткоживущие «+» и «-» мицелии. Потом «противоположные» мицелии сливаются друг с другом, образуя долгоживущий диплоидный мицелий. Из него формируются плодовые тела, которые вновь продуцируют споры. При этом ядра в диплоидных мицелиях не сливаются, а просто сближаются друг с другом (*вспомните, как устроено тело и клетки гриба*).



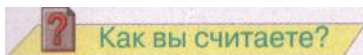
Оплодотворение у животных. Оплодотворение у животных происходит по единому плану и представляет собой слияние яйцеклетки и сперматозоида. При этом вклад сперматозоида в будущую зиготу — только его генетический материал (гаплоидный набор хромосом), содержащийся в ядре. В момент соприкосновения сперматозоида с яйцеклеткой передняя часть сперматозоида превращается в трубочку, через которую выделяется содержимое сперматозоида. По сути, это только ядро с наследственным материалом. Сразу после контакта сперматозоида с яйцеклеткой на её поверхности образуется оболочка, которая не даёт проникнуть в яйцеклетку другим сперматозоидам. Одновременно происходит и перестройка цитоплазмы. Только после этого наследственный материал сперматозоида, попавшего в яйцеклетку, объединяется с генетическим материалом яйцеклетки. Таким образом получается зигота.

Место проникновения сперматозоида в яйцеклетку может со временем определить расположение органов будущего организма. Известно, что у земноводных та часть яйцеклетки, в которую входит сперматозоид, в ходе развития превращается в передний конец тела.

Оплодотворение — один из видов полового процесса, характерный для всех организмов, размножающихся половым путём, или одноклеточных организмов, которым свойственна копуляция. При этом две гаплоидные, чаще всего женская и мужская, гаметы сливаются и дают начало зиготе — первой клетке многоклеточного организма. У представителей трёх царств эукариотов — растений, животных и грибов половой процесс имеет свои особенности. В частности, у цветковых растений он протекает в виде двойного оплодотворения.



1. В чём состоит механизм оплодотворения? 2. Как происходит оплодотворение у одноклеточных организмов? 3. Почему оплодотворение у растений называют двойным? 4. Каким образом сперматозоид проникает в яйцеклетку?



1. Почему половой процесс так и не возник у амёб? 2. В процессе копуляции грибов из двух одноядерных гаплоидных клеток образуются двухъядерные диплоидные. Можно ли этот процесс назвать оплодотворением?

§ 22. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ, ЕГО ЭТАПЫ. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Термины и понятия: онтогенез (индивидуальное развитие); биология развития; дифференциальная активность генов; эмбриональное развитие (эмбриогенез); постэмбриональное развитие; бластомеры; морула; бластула; гастрουла; зародышевые листки.

Понятие онтогенеза. Каждый организм, независимо от того, одноклеточный он или многоклеточный и к какому царству живого принадлежит, в течение всей своей жизни проходит индивидуальное развитие, или онтогенез (от греч. *онтос* — существо и *генезис* — рождение). Область биологии, изучающая онтогенез, называется биологией развития.

У многоклеточных организмов онтогенез обычно начинается с момента образования зиготы и заканчивается смертью. При этом организм не только растёт, увеличиваясь в размерах, но и проходит ряд различных жизненных фаз, на каждой из которых имеет особое строение, по-разному функционирует, а в некоторых случаях кардинально отличается образом жизни (вспомните индивидуальное развитие бабочки).

У одноклеточных началом онтогенеза считается момент отделения от материнской или сестринской клетки. Продолжается он до следующего деления или смерти. При этом внешне онтогенез одноклеточных организмов обычно проявляется



Рис. 86. Цветковое растение с семядольными листочками: путь от семени к ростку.

только как незначительное увеличение клетки в размерах, хотя на самом деле за этим скрываются совершенно разные периоды её жизни (*вспомните, что собой представляет интерфаза*).

Каждый вид имеет свою программу онтогенеза. И это не только набор и последовательность стадий развития, которые он проходит, но и продолжительность каждой из них. В то же время любая особь имеет индивидуальные особенности онтогенеза, которые, однако, не выходят за рамки видовых (*вспомните, что такое индивидуальная изменчивость и что такое норма реакции*), а те, в свою очередь, подчиняются закономерностям онтогенеза на

родовом, семейственном, отрядном и даже классовом уровнях (*вспомните особенности индивидуального развития представителей каждого из классов позвоночных животных*).

Программа онтогенеза — это ни что иное, как реализация наследственной информации, записанной в генах. Поэтому специфичность онтогенеза на уровне отдельных особей определяется индивидуальными сочетаниями генов, а на уровне видов, родов, семейств — особыми генами, свойственными только каждой систематической группе организмов.

Механизм реализации наследственной информации заключается, прежде всего, в дифференциальной (от англ. *differ* — различаться) активности генов. Это значит, что в разные периоды развития и в разных тканях многоклеточного организма активны гены, на нуклеотидных последовательностях которых происходит синтез определённых иРНК. В результате синтеза образуются конкретные структурные белки и ферменты, которые, в конечном счёте, и определяют особенности функционирования и поведения клеток на определённых этапах развития организма, особенности их метаболизма.

У животных и у цветковых растений онтогенез делят на два периода. Эмбриональное развитие, или эмбриогенез (от греч. *эмбрион* — зародыш и *генезис*) длится от образования зиготы до рождения или выхода из яйца, а постэмбриональное (от греч. *post* — после и эмбрион) развитие продолжается от рождения или выхода из яйца и заканчивается смертью организма.

Течение эмбриогенеза. Общая схема эмбриогенеза включает следующие фазы:

- последовательные деления зиготы, завершающиеся образованием многоклеточного зародыша, состоящего из сотен и даже тысяч одинаковых клеток;
- дифференциация (от англ. *differ* — различать) клеток, приводящая к образованию тканей;
- закладка органов и рост зародыша.



Эмбриогенез цветковых растений — это развитие зародыша в семени. На ранних этапах он протекает одинаково и у двудольных, и у однодольных растений (рис. 86). Процесс развития начинается с того, что зигота, располагающаяся в семязачатке, вытягивается и делится поперёк. Одна из клеток образует так называемый подвесок, а из другой формируется зародыш. Подвесок по своему функциональному назначению напоминает плаценту млекопитающих. Он выполняет трофическую функцию, обеспечивая связь зародыша с эндоспермом. Вторая клетка многократно делится путём митоза и в конечном итоге образует зародыш. В нём уже заложены основные структуры будущего растения, среди которых: точка роста побега; гипокотиль (от греч. *гипо* — снизу и *котиле* — чаша) — нижняя часть стебля зародыша растения, имеющая признаки корня; семядоли; зародышевый корешок. Все части зародыша состоят из клеток, способных к делению (*вспомните, какие ткани есть у растений и клетки каких из них способны к делению*). Зародыш до прорастания находится в состоянии покоя. Во влажной среде начинается процесс роста, вместе с которым происходит и развитие органов растения.

Процесс эмбрионального развития многоклеточных животных включает три основных этапа: дробление, гастрюляцию и первичный органогенез. Начинается эмбриогенез с момента образования зиготы (*обратите внимание: у партеногенетических животных происходит не оплодотворение, а активация яйцеклетки к делению*).

Рассмотрим стадии эмбрионального развития многоклеточного животного на примере лягушки озёрной (рис. 87). Уже через несколько часов (у других видов позвоночных даже через несколько минут) после внедрения сперматозоида в яйцеклетку начинается первый этап эмбриогенеза — *дробление*, представляющий собой ряд последовательных митотических делений зиготы. При этом с каждым делением образуются всё более мелкие клетки, которые называют *бластомерами* (от греч. *бластос* — росток, *мерос* — часть). Измельчение клеток происходит за счёт уменьшения объёма цитоплазмы. Причём процесс клеточных делений продолжается до тех пор, пока размеры образующихся клеток не сравняются с размерами других соматических клеток организмов этого вида (*вспомните, яйцеклетка — одна из самых крупных клеток организма*). В результате масса зародыша на завершающем периоде и его объём остаются постоянными и примерно равными зиготе.

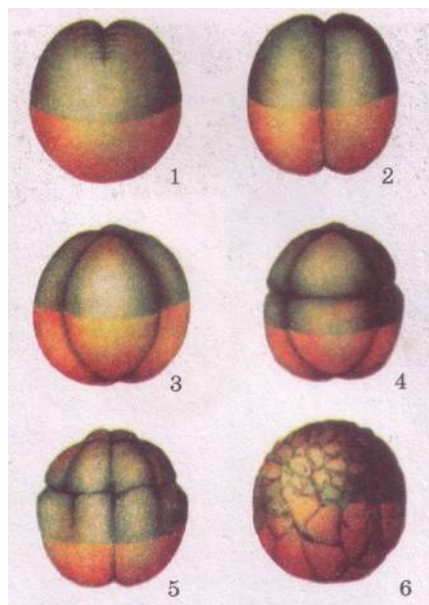


Рис. 87. Этапы дробления зиготы лягушки: 1 — начало формирования борозды деления; 2 — образование первых двух бластомеров; 3 — стадия четырёх бластомеров; 4 — стадия восьми бластомеров; 5 — стадия 16 бластомеров (бластомеры начинают различаться размерами); 6 — поздняя морула (бластомеров уже несколько десятков и они чётко различаются размерами).

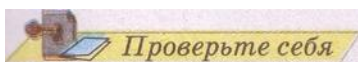


Дробление происходит так. Сначала через полюса зиготы проходит поперечная борозда деления, делящая зиготу пополам. Потом подобным образом проходит вторая борозда, которая делит зиготу уже на четыре бластомера. Затем деление осуществляется в поперечном и продольном направлениях. На стадии 32 бластомеров, которую принято называть морулой (от лат. *морум* — тутовая ягода) зародыш напоминает ягоду шелковицы. Завершается дробление примерно на стадии 128 бластомеров, которые образуют бластулу — полый шар, состоящий из одного слоя клеток.

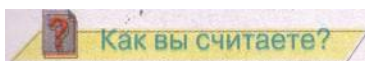
После того как бластула лягушки полностью сформировалась, дробление клеток особенно интенсивно продолжается на одном из полюсов. Это приводит к втягиванию этой части внутрь. В результате образуется двухслойный зародыш. Этот этап онтогенеза называется гастрюляцией и завершается формированием гастрюлы (от греч. *гастер* — желудок, чрево). Именно на этой стадии появляются зародышевые листки — пласты тела зародыша многоклеточных животных, которые дают начало определённым органам и тканям (рис. 88). У самых примитивных многоклеточных животных — губок и кишечнополостных развитие завершается на стадии двух зародышевых листков (внутреннего и наружного), у остальных образуется ещё и третий — промежуточный. Из наружного слоя клеток — **эктодермы** (от греч. *эктос* — снаружи и *дерма* — кожа) образуются ткани, выполняющие, главным образом, покровную функцию. Из них также формируются органы чувств и часть пищеварительной системы. Из внутреннего слоя клеток — **энтодермы** (от греч. *энтос* — внутри и *дерма*) образуются органы дыхательной и пищеварительной систем, а производные промежуточного слоя — **мезодермы** (от греч. *мезос* — промежуточный и *дерма*) выполняют двигательную и опорную функции.

Таким образом, процесс первичного органогенеза, который ещё называют **нейруляцией** (от греч. *неурон* — нерв), а зародыш на этой стадии — *нейрулой*, ведёт к формированию органов, определяющих основу — ось строения тела будущего взрослого организма. У позвоночных в этот период происходит закладка хорды, нервной и кишечной трубок. Затем начинается бурное деление клеток, приводящее к резкому увеличению их числа и соответственно росту эмбриона. При этом клетки дифференцируются, из них образуются различные органы и ткани. Развитие зародышей высших позвоночных животных (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих) на ранних стадиях развития очень похоже на развитие лягушки. Однако у них, уже начиная со стадии бластулы, наблюдается появление специальных зародышевых оболочек, защищающих развивающегося зародыша от высыхания и других негативных воздействий среды. Именно наличие яйцевых оболочек дало возможность позвоночным животным покинуть водную среду обитания и стать сухопутными существами.

Онтогенез — это период жизни организма от зиготы (первичной клетки) до смерти. **За это время организм проходит ряд фаз — состояний, на которых отличается строением, функционированием и образом жизни. Различают два этапа онтогенеза: эмбриогенез — зародышевое развитие, и постэмбриональное развитие — период жизни организма от рождения (выхода из яйца) до смерти.**



1. Сформулируйте понятие онтогенез.
- 2- Почему онтогенез каждого вида строго специфичен?
- 3, На какие этапы делят онтогенез?
- 4• Какие эмбриональные органы формируются у зародыша растений?
5. Какими двумя признаками бластула отличается от гастролы?
6. Какие системы органов животных формируются из энтодермы?



1. Почему пору старения также считают одним из периодов индивидуального развития организма? Почему принято говорить, что организм в процессе индивидуального развития проявляет себя как целостное образование, а не как совокупность делящихся клеток?

§ 23. ТИПЫ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ И РОСТ ОРГАНИЗМОВ

Термины и понятия не прямое и прямое развитие; личинка; метаморфоз; рост; половое созревание.

Постэмбриональное развитие. в постэмбриональном периоде развития завершается формирование органов тела, происходит половое созревание, размножение, наступает старение и смерть организма.



Все настоящие многоклеточные организмы по типу постэмбрионального развития можно разделить на две группы — с прямым и непрямым типом развития.

Непрямое развитие встречается только у многоклеточных животных. Это те случаи, когда из яйца появляется личинка — зародыш, который по своему строению существенно отличается от взрослых особей, но уже способен самостоятельно питаться. Личинка всегда устроена проще

и размерами обычно меньше взрослого организма, внешне она похожа на своих далёких предков (вспомните: например, личинка лягушки — головастик — похожа на небольшую рыбку). У неё есть особые личиночные органы, а потому она может вести совершенно иной образ жизни, чем зрелые особи своего вида. У неё нет даже зачаточных половых органов, по которым можно установить, в кого она разовьётся — в самку или самца.

Обязательным условием непрямого развития является наличие метаморфозов (от греч. *метаморфосис* — превращение) — глубоких преобразований организма, происходящих в течение постэмбрионального периода жизни. У животных этот процесс затрагивает не какие-то отдельные части тела, а организм в целом (рис. 89). В процессе развития личиночные органы исчезают, а их место занимают органы, свойственные взрослому животному.

У растений также могут происходить метаморфозы. Это не только различные видоизменения органов под воздействием окружающей среды, например, отмирание наземной части побега в жаркий или холодный период и временное превращение растения в луковицу или корневище, но и метаморфозы органов со сменой их форм и функций. Так, в процессе индивидуального развития у некоторых видов побеги могут превращаться либо в листья, либо в колючки. Характер метаморфоза растений определяют условия окружающей среды. Кроме того, он не затрагивает, как у животных, организм в целом. Именно поэтому в постэмбриональном развитии растений, даже несмотря на наличие у них метаморфозов, не выделяют личиночных стадий.

Личиночное развитие встречается в большинстве групп животных (губок, членистоногих, червей, моллюсков, костистых рыб, земноводных и др.), причём это никак не обусловлено тем, в какой среде — водной или сухопутной — живут особи этих видов во взрослом состоянии.

Почему в своём развитии многие животные обязательно проходят личиночную стадию? Считается, что это связано с дефицитом питательных веществ, которых не хватает в яйце для завершения зародышевого развития. В результате детёныши появляются на свет недоразвитыми, по сути, будучи ещё зародышами. Такое объяснение подтверждается сравнением раз-

меров яиц позвоночных с личиночными стадиями развития (костистые рыбы и земноводные) с яйцами рептилий и птиц, у которых такие стадии отсутствуют. У самок рептилий и птиц яйца огромны (*вспомните, какие клетки самые большие*) и богаты желтком, которого хватает для полноценного развития зародыша. У рыб же и земноводных яйца (икра) небольшие, запасательных веществ в них не очень много. Гигантские яйцеклетки свойственны ещё одним безличиночным животным — хрящевым рыбам. Личинки не встречаются и у живородящих животных (некоторых акул, морских змей, млекопитающих и ряда других). Очевидно, у этих видов материнский организм обладает достаточными ресурсами для того, чтобы их потомство завершило зародышевое развитие внутриутробно.

Важным преимуществом личиночного развития считают то обстоятельство, что зачастую личинки и взрослые особи обитают в разных средах (*вспомните: в воде происходит развитие крылатых насекомых: стрекоз, подёнок, комаров, слепней и многих других*). Считается, что таким образом устраняется конкуренция между собой особей одного вида за пищевые ресурсы.

Личинки бывают настолько не похожи на взрослые формы, что значале их часто описывали как представителей разных родов, отрядов, классов и даже типов царства животных (рис. 90). С тех пор многие личинки сохранили свои собственные названия: *наяда* в древнегреческой мифологии — нимфа лесных ручьёв) — личинка стрекозы, *пескоройка* — личинка миноги, живущая в норах, вырытых в иле; *трохофоры* (от греч. *трохос* — колесо и *форос* — несущий) — свободно плавающие личинки некоторых групп моллюсков и кольчатых червей; *науплиусы* (от греч. *науплиус* — животное с панцирем) — ранние личинки многих ракообразных; *лептоцефал* (по лат. *короткоголов*) — личинка угря, для которой характерно совершенно прозрачное тело и другие.

Прямое развитие — это тип развития, при котором новорождённый или вылупившийся из яйца организм по своему строению не отличается от взрослого организма, поскольку у него нет специфических органов или структур, но неполовозрелый и имеет меньшие размеры. Дальнейшее его развитие связано с ростом и половым созреванием. Прямой тип развития характерен для самых высокоорганизованных групп позвоночных (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих), а также отдельных представителей других групп царства животных: реснитчатым и малощетинковым червям, пиявкам, некоторым брюхоногим моллюскам и паукам (*вспомните, у каких животных встречается прямой тип развития*).

Особенности роста растений и животных. Одним из главных результатов постэмбрионального развития является увеличение линейных размеров и массы организма, которое достигается в процессе роста. В его основе лежат

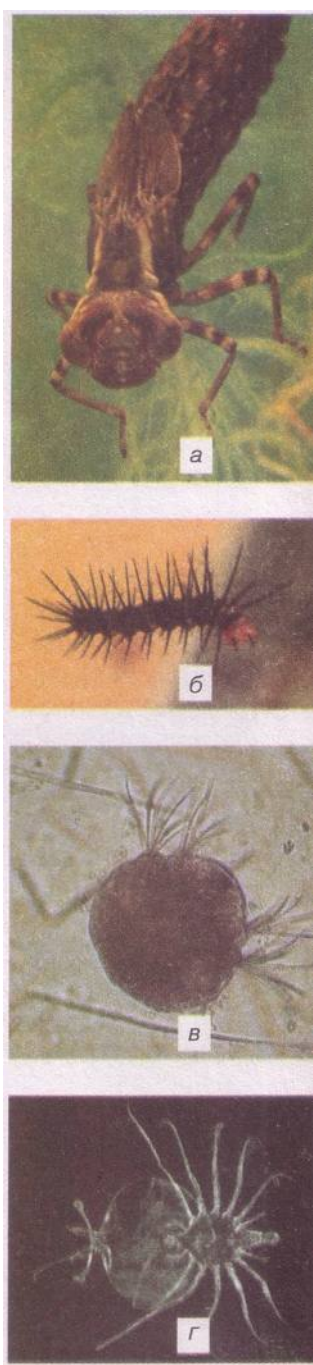


Рис. 90. Разнообразные личинки: а — стрекозы; б — бабочки; в — многощетинкового червя; г — омары.



два механизма: увеличение числа клеток путём клеточных делений; рост самих клеток, происходящий за счёт увеличения объёма цитоплазмы.

Тканевое строение высших растений и животных разное (*вспомните, в чём проявляются принципиальные отличия*), у них не одинаково сформировано тело, развиваются разные системы органов. Если тело растения раскидистое и оно как бы стремится захватить больше пространства и света, что достигается развитием наружных органов (внутренних органов у них нет вообще), то тело животного, наоборот, компактное, развиваются, прежде всего, системы внутренних органов. Не случайно растения и животные растут по-разному.

Рост высших растений называют верхушечным, поскольку он осуществляется за счёт клеточных делений в специальных образовательных тканях (меристемах). Верхушечные меристемы обеспечивают рост корней и верхушек побегов в длину; вставочные — удлинение междоузлий, а боковые — утолщение стеблей и корней. Растения растут всю свою жизнь.

У животных рост также осуществляется за счёт клеточных делений и роста самих клеток. Но в разных тканях этот процесс идёт по-разному. Например, клеточные деления в нервной и мышечной тканях человека происходят только в период зародышевого развития, а в соединительной и эпителиальной — всю жизнь. В отличие от растений, которые растут определёнными частями своего тела, животные растут всем телом, хотя на определённых этапах постэмбрионального развития рост отдельных органов может идти с ускорением или, наоборот, замедляться. У одних видов животных рост не прекращается всю жизнь (у рыб), у вторых идёт до определённого возрастного предела (птицы и млекопитающие); у третьих происходит только в период линьки (ракообразные и круглые черви), а у четвертых — только на стадии личинки (насекомые).

Рост позвоночных животных контролируют специальные гормоны роста, которые выделяются в гипофизе и синтезируются в печени. Интересно, что на рост людей влияют и половые гормоны. Именно поэтому резкое ускорение роста девочек происходит в период активного полового созревания в 12—13 лет, а мальчиков — в 15—16 лет и к 18—20 годам рост прекращается вовсе (рис. 91).

Половое созревание — ещё одна ключевая составляющая постэмбрионального развития. Завершившие эмбриональное развитие животные не являются половозрелыми, а значит, не могут размножаться. Причём у многих их видов на этой стадии онтогенеза половые органы отсутствуют вообще. У тех же, у которых такие органы уже появились, они ещё не могут функционировать: необходим определённый период развития. Половозрелость у самцов приходится на начало сперматогенеза, а у самок — на первую овуляцию.

Оказывается, на ранних этапах постэмбрионального развития у многих животных даже самыми совершенными генетическими методами невозможно установить, кто перед вами: будущая самка или самец. Всё дело в механизме определения пола. Если половая принадлежность представителей большинства отрядов насекомых, птиц и млекопитающих определяется в момент оплодотворения и зависит только от набора половых хромосом в зиготе (*вспомните: одно из исключений составляют перепончатокрылые, у которых самки появляются из оплодотворённых яйцеклеток, а самцы — из неоплодотворённых*), то у рыб, земноводных и пресмыкающихся формирование пола происходит уже в период постэмбрионального развития и во многом зависит от условий среды. Известно, что резкое повышение температуры воды, в которой развивается икра рыб, приводит к тому, что в потомстве могут появиться только одни самцы. Более того, увеличение числа самцов в популяции рыб можно вызвать любым неблагоприятным для развития личинок и мальков изменением среды обитания (солёности или pH воды, дефицитом корма и т. д.). У черепах, крокодилов и змей пол потомства также зависит от температуры инкубации яиц. У некоторых черепах низкая температура приводит к появлению самцов, высокая — самок, у других видов самцы появляются как при низких, так и при высоких температурах, а самки — при средних оптимальных температурах.

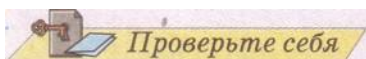
Существуют определённые закономерности полового созревания, которые справедливы только для конкретных групп организмов. В частности, для млекопитающих обнаружены следующие две закономерности:

- самки созревают быстрее самцов (*информация к размышлению: у рыб, амфибий и рептилий, наоборот, раньше созревают самцы*)',
- половая зрелость наступает раньше, чем заканчивается рост и созревание организма. Поскольку для рождения здорового потомства необходим нормальный ход беременности, успешные роды и стабильное выкармливание молоком, что может обеспечить только зрелый и сильный организм, необходимо избегать ранних беременностей.

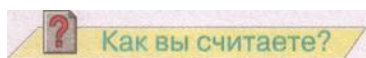
У растений, так же как и у животных, половое созревание наступает только после достаточно продолжительного периода роста. Проявляется оно в цветении — ведь именно в цветках

находятся «половые органы» растений: мужские (пыльцевые мешки) и женские (зародышевые мешки).

Процесс постэмбрионального развития может быть прямым и косвенным (проходить с личиночными стадиями). В этот период происходит окончательное формирование органов, рост и половое созревание организма, его размножение, старение и смерть.



1. Какие признаки личинки? 2. Почему для многих животных обязательна стадия личиночного развития? 3. Какое развитие называют прямым? Чем отличается рост растений от роста животных?



1. Почему рост рыб неограниченный, а млекопитающих – ограниченный?
2. Почему физическое созревание человека наступает только после полового созревания?

§ 24.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, СТАРЕНИЕ И СМЕРТЬ

Термины и понятия: период жизни; старение; смерть; максимальная продолжительность жизни; теломеры.

Что такое продолжительность жизни. Одной из характеристик онтогенеза является его продолжительность. У всех растений и животных период зародышевого развития всегда

короче постэмбрионального развития, который и принято считать периодом жизни организма. У животных с прямым типом развития жизнь начинается от появления на свет и продолжается до смерти. У организмов с метаморфозами часть жизни приходится на стадию личинки. У позвоночных животных она составляет очень незначительный её период. У яйцеродящих костных рыб личиночная стадия длится от нескольких дней до нескольких недель, а на рост, созревание и зрелость организма в зависимости от его вида приходится три-четыре, десятки и даже больше сотни лет. У лягушек развитие головастика занимает один-два месяца, а дальнейший период жизни может длиться больше 10 лет. У насекомых совершенно иная ситуация — личиночная стадия обычно гораздо продолжительней взрослой стадии. Эта взрослая стадия жизни, на которой насекомые не растут и не развиваются, называется **имаго** (от лат. *имаго* — образ). Некоторые насекомые, например *подёнки* (рис. 92) или *комары-звонцы*, в этот период даже не питаются, так как во взрослом состоянии у них недоразвита пищеварительная система. В результате взрослый период жизни у них длится всего несколько суток. За это время происходит



Рис. 92. Подёнки — насекомые отдельного отряда, которые во взрослом состоянии живут так недолго, что даже не имеют функционирующей пищеварительной системы.

копуляция и самки успевают отложить яйца. Несмотря на то, что стадия личинки у этих насекомых занимает несколько месяцев, часто говорят, что они живут всего несколько дней. У других видов насекомых, которые во взрослом состоянии хорошо и много питаются, стадия имаго может длиться несколько недель или месяцев, тогда как личинка живёт несколько лет. Например, лёт майских жуков длится две-три недели, а личинка развивается в земле три года. Рекордсменом среди насекомых по продолжительности жизни на личиночной стадии является *периодическая цикада*. Её личинка зарывается глубоко в землю, где развивается в течение 16 лет. Есть среди насекомых и свои исключения — матки общественных насекомых. Так, самки-царицы медоносной пчелы живут до 5 лет, а муравьёв — даже до 15.

С чем связаны такие отличия позвоночных и насекомых? Очевидно, что на стадиях личинки и куколки насекомые проходят все стадии развития и появляются полностью созревшими и выросшими, после чего им только и остаётся, что размножаться. Тогда как у позвоночных личинка — ещё

эмбрион, который хоть уже и способен самостоятельно питаться, но для того, чтобы достигнуть взрослой стадии развития, ему необходимо ещё долго расти и созревать на постличиночных стадиях.

От чего зависит продолжительность жизни. Продолжительность жизни у разных видов организмов очень разная. Одноклеточные существа активно живут (не в виде споры или цисты) самое большее — несколько суток, тогда как жизнь многоклеточных организмов растягивается, бывает на сотни лет. Очевидно, что чем из большего количества клеток построено тело организма и чем сложнее он устроен, тем надёжнее функционирует и тем медленнее у него идут процессы старения — постепенного нарушения нормального функционирования, потери способности к размножению и восстановлению повреждённых тканей и органов. Стареющий организм теряет способность быстро приспосабливаться к условиям окружающей среды, противостоять различным инфекциям. Процесс старения неизбежно приводит к естественной смерти — необратимому прекращению функционирования организма. Но, оказывается, и многоклеточные организмы, причём относящиеся к одному типу, классу и отряду, имеют, как правило, разный период жизни. Причём отличия в максимальной продолжительности жизни у представителей одного класса позвоночных могут составлять два, три, десять и даже сто раз (табл. 16).

Таблица 16

Максимальная продолжительность жизни разных видов позвоночных

Млекопитающие	Полярный кит	210
	Человек	122
	Африканский слон	86
	Шимпанзе	75
	Собака	34
	Белка	16
	Мышь домовая	4
Птицы	Гриф	118
	Лебедь	70
	Голубь	23
	Ласточка	9
	Колибри	4

Продолжение табл.

Пресмыкающиеся	Галапагосская черепаха	177
	Нильский крокодил	68
	Прыткая ящерица	8—10
Рыбы	Осетр	160
	Сом	60
	Карась	15
	Гуппи	3

Исследования учёных дают основания полагать, что максимальная продолжительность жизни особей конкретного вида чётко зависит от его биологических особенностей. Идеальный вид-долгожитель млекопитающих — крупный зверь с достаточно долгим периодом полового созревания и немногочисленным потомством. Также установлено, что медленнее старятся животные с большим мозгом и низкой скоростью метаболизма. Исходя из этих критериев, все крупные млекопитающие, особенно киты, слоны и человек, в идеальных условиях должны жить долго, а крохотные землеройки или плодовые мышевидные грызуны, даже если их избавить от врагов и лечить от болезней, всё равно будут иметь короткую жизнь. Подобную закономерность легко можно проследить не только у зверей, но и у других позвоночных: рыб, рептилий и птиц.

С чем же связано, что крупные животные имеют большую продолжительность жизни? Прежде всего, из-за больших размеров они дольше растут, а потому позднее созревают. Кроме того, хорошо известно, что у крупных организмов гораздо ниже скорость обмена веществ, чем у мелких видов близкой им систематической группы. Это значит, что за единицу времени они расходуют меньше энергии и вещества, то есть, как бы экономят свои жизненные силы.

Время, как и все остальные физические величины, — понятие относительное. Поэтому продолжительность жизни любого организма можно оценивать как с помощью астрономических часов в сутках и годах, так и биологических, основанных на внутренних ритмах жизнедеятельности организма. Известно, что у меньших по размеру организмов скорость метаболизма выше, чем у крупных особей своего или близких видов. Соответственно, если это позвоночные животные, то относительно мелкие особи чаще дышат, их сердце бьётся в повышенном ритме. Эту особенность биологических часов подтверждают самые мелкие зверьки — землеройки, которые за сутки успевают, по меньшей мере, четыре раза поохотиться и четыре раза поспать. Очевидно, что за один оборот Земного шара вокруг своей оси они проживают несколько биологических суток, а за месяц своей жизни, может, даже и астрономический год. Значит, если в качестве критерия продолжительности жизни взять не стрелки часов, а периодические события, происходящие в организме, то вполне резонным будет поставить вопрос, а кто на самом деле дольше живёт: волчица, успевающая в течение своей жизни дать жизнь нескольким десяткам потомков, но живущая самое большее 30 лет, или слониха, родившая трёх-четырёх слонят, продолжительность жизни которой шесть-семь десятков лет.

Сколько живут растения. Разную продолжительность жизни имеют и растения. Древесистые растения созревают медленнее и вступают в период плодоношения гораздо позже травянистых, а потому понятно, что и срок их жизни больше. Деревья имеют самую высокую продолжительность жизни из всех обитателей Земли. При этом самыми большими долгожителями

являются представители отдела Хвойные. Это обитатели главным образом горных систем американского континента: *сосна остистая*, *секвойядендрон гигантский* (мамонтовое дерево) и *мексиканский кипарис*, а также представитель европейской горной флоры, произрастающий, в том числе и в Карпатах, — *тис ягодный*. Долгожитель-рекордсмен — *сосна остистая*. В горах Сьерра-Невада нередко экземпляры, возраст которых достигает 4 тыс. лет. Самые старые особи настолько уникальны, что имеют собственные имена. Возраст древнейшего дерева, названного Мафусаилом, составляет 4,9 тыс. лет. Можно подумать, что этот вид сосен живёт в идеальных условиях, но всё с точностью до наоборот: растут они на крутых каменистых склонах на большой высоте, в местах с дефицитом осадков и ураганными ветрами. Поэтому растут крайне медленно, а потому и долго живут (рис. 93, а—в).

Есть долгожители и среди цветковых растений. Вызов сосне остистой бросил *баобаб африканский* (рис. 93, г), который считают восьмым чудом света. Радиоуглеродный метод показал, что возраст деревьев диаметром ствола 4,6 м, которые и сейчас ещё встречаются в Африке, более 5,5 тыс. лет, а ведь ещё 200 лет назад росли экземпляры баобабов со стволами до девяти метров в диаметре.

Во флоре Украины также есть свои растения-долгожители. Наряду с *тисом ягодным* к ним относится и обычный вид наших лесов *дуб черешчатый*. Созревают молодые дубки поздно, жёлуди впервые появляются только у 60—80-летних деревьев, а доживает дуб до 1,5 тыс. лет. Один из лучших медоносов *липа мелколистная* обычно живёт 200—400 лет, но есть и 500-летние экземпляры. Первое цветение у этого дерева наблюдается в возрасте 20 лет. *Сосна обыкновенная* живёт, самое большее, до трёхсот лет, обычно до 150, входит в плодоношение в 15 лет. Самые быстрорастущие растения украинских лесов — ивы и тополя, живут не более 100 лет, созревая уже в 10-летнем возрасте.

Старение и продолжительность жизни человека. Старение — снижение физических возможностей человека на уровне физиологических функций можно проиллюстрировать следующим образом. Оказывается, у 75-летнего мужчины по сравнению с 30-летним на 10 % снижена скорость проведения нервных импульсов, кровоснабжение мозга осуществляется только на 80 %, а сердца — на 75 %, скорость фильтрации мочи в почках снижена на 29 %, а работоспособность скелетных мышц падает на 30—40 %. Эти изменения в функциях органов обусловлены их структурными изменениями. Так, количество вкусовых рецепторов у пожилого мужчины меньше на 64 %, почечных канальцев — на 47 %, аксонов спинного мозга — на 37 %, просветы кровеносных сосудов из-за отложения холестериновых бляшек, уже на 29 %, а жизненный объём лёгких снижен на 44 %.



Рис. 93. Долгожители растительного мира Земли: а — сосна иглистая; б — мамонтовое дерево; в — тис ягодный; г — баобаб.

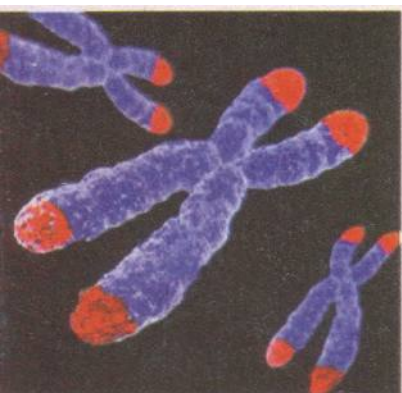


Рис. 94. Теломерные участки хромосом, наличие которых позволяет клеткам человека делиться не более чем 50 раз.

Благодаря достижениям современной медицины продолжительность жизни людей возросла почти вдвое. Историки утверждают, что на протяжении почти всей человеческой истории средняя продолжительность жизни была очень небольшой — примерно 30—35 лет. Начиная с XVIII века, всё больше и больше людей стали доживать до преклонного возраста. Теперь средняя продолжительность жизни, в зависимости от уровня жизни населения, в разных странах составляет 60—80 лет. Но самое интересное, что при этом не удаётся увеличить максимальный возраст человека. А какова же максимальная продолжительность жизни человека вообще? Официально установленный рекорд долгожительства, очевидно, принадлежит француженке Жанне Кальман, которая родилась в 1875, а умерла в 1997 году,

прожив 122 года и 164 дня. В первую десятку официальных долгожителей входит и наш соотечественник, житель небольшого городка Львовской области Григорий Нестор, проживший чуть более 116 лет. Очевидно, возрастной предел, установленный человеку его организмом, не превышает 120 лет, хотя можно встретить упоминания о 140—160-летних, и, как легенду, — о 200-летних долгожителях. Однако в те далёкие времена, когда они родились, не было строгой регистрации рождения, а потому правильность даты их появления на свет очень часто вызывает большие сомнения.

Почему наступает старение и с чем связаны необратимые возрастные нарушения? С одной стороны, ответ на этот вопрос лежит на поверхности. Многие учёные считают, что старение человеческого организма подобно износу техники. Однако, с другой стороны, организм, в отличие, например, от автомобиля, является саморегулирующейся и самовозобновляющейся системой, поэтому неправильно сводить процесс старения просто к необратимому износу отдельных органов — деталей организма.

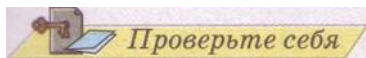
Часто учёные объясняют старение процессами, протекающими на молекулярном уровне организации. Это и накопление ненужных активных веществ — химических радикалов (*вспомните, какие вещества называют химическими радикалами и почему они такие активные*). Они взаимодействуют с белками и нуклеиновыми кислотами, вызывая в них повреждения, нарушающие их функции. Так взаимодействия радикалов с ДНК приводят к точковым мутациям, следствием которых являются нарушения структуры белка. К этому следует прибавить, что мутации в клетках могут вызываться и другими факторами (*вспомните, что такое спонтанный мутагенез*). Мутации имеют свойство накапливаться в течение жизни, и потому в старых клетках синтезируется много «неправильных» белков.

Существуют и другие теории старения. Оказалось, что клетки человека могут делиться самое большее 50 раз, после чего погибают. Выяснилось, что причиной их запрограммированной смерти является то, что после каждого клеточного деления от концевой, по-особому устроенного участка хромосомы, называемого теломерой (от греч. *телос* — конец и *мерос* — часть) (рис. 94), особые ферменты как бы «откусывают» небольшие кусочки. После 50 делений вся теломера «съедается», и клетка погибает. Исследования показали, что у организмов, клетки которых способны к бесконечному числу делений (одноклеточные организмы, многоклеточные растения и животные, которые могут размножаться вегетативным путём), существует специальный фермент **теломераза**, которая восстанавливает утраченные участки.

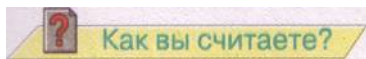
Именно поэтому многие учёные считают, что максимальный срок жизни человека можно продлить только путём генной инженерии. Если внедрить в клетки человека ген, кодирующий теломеразу, можно обеспечить им бесконечное число делений, открыв путь к бессмертию.

Что необходимо знать, чтобы жить дольше. Организмы одного вида отличаются друг от друга максимальной продолжительностью жизни точно так же, как и размерами тела, плодовитостью, скоростью роста и другими индивидуальными параметрами. Не составляет исключения и вид *человек разумный*. От чего это зависит? Прежде всего, от генетической составляющей. Хорошо известно, что у родителей-долгожителей и дети долгожители. Кроме того, очень важно жить в экологически чистой среде. Не случайно среди горных народов больше всего людей, возраст которых превысил 100 лет. Очень важно вести здоровый образ жизни: не курить, не принимать наркотики, не злоупотреблять спиртным и не переедать, есть простую, здоровую пищу и пить чистую воду. Важной составляющей долголетия является и жизненная активность. Давно замечено, что все долгожители до самых последних дней жизни занимались физическим или интеллектуальным трудом.

Важной характеристикой постэмбрионального развития является степень его протяжённости во времени, которую и называют периодом жизни. Разные виды организмов имеют неодинаковую продолжительность периода жизни, обычно она выше у крупных организмов с медленным темпом роста и созревания. У высших животных долгожителями являются виды с хорошо развитым головным мозгом. К животным долгожителям относят и человека.



1. Что называют периодом жизни млекопитающих? 2. Какие признаки характерны для животных-долгожителей? 3. Какие организмы следует считать самыми большими долгожителями и какого возраста они достигают? 4. Какие существуют теории старения?



1. Почему период эмбриогенеза всегда существенно короче периода постнатального онтогенеза и для всех ли живых существ это положение справедливо? 2. Горные виды хвойных растений также, как и люди-горцы являются самыми большими долгожителями. Как вы думаете, это случайность или закономерность? Ответ обоснуйте.

§ 25. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ: ИХ ОСОБЕННОСТИ У РАЗНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

Термины и понятия: простой и сложный жизненные циклы; чередование поколений.

Чем жизненный цикл отличается от онтогенеза. Жизненный цикл организмов, размножающихся половым путём, — это все фазы индивидуально-го развития одного или нескольких последовательно происходящих друг за другом онтогенезов от возникновения зиготы (оплодотворения) до стадии полового размножения (полового созревания), результатом которого становится новая генерация зигот. Таким образом жизненный цикл замыкается.

Главные различия онтогенеза и жизненного цикла следующие.

Простой жизненный цикл представляет собой отрезок жизненного пути организма от зиготы до половой зрелости (*вспомните, онтогенез — это жизненный путь организма от рождения до смерти*). При этом новая генерация ни строением, ни способом размножения не отличается от старой. У тех одноклеточных организмов, у которых половой процесс либо отсутствует, либо происходит без образования гамет, жизненный цикл тождественен онтогенезу.

Сложный жизненный цикл предполагает чередование поколений. Это означает, что между поколениями организмов, размножающихся стандартным половым путём (т.е. амфимиксимумом), появляется одно или несколько поколений особей, воспроизводящихся бесполом путём или партеногенезом. Половое и бесполое поколения отличаются не только способом размножения, но и строением тела, образом жизни, а у большинства организмов ещё и плоидностью клеток, из которых построено их тело. Чередование поколений происходит только в царствах эукариотических организмов, причём у тех из них, у которых происходит мейоз, есть половой процесс и оплодотворение (*подумайте, у каких эукариотических организмов не происходит мейоз и не бывает оплодотворения*). Таким образом, сложный жизненный цикл — это не один, а по меньшей мере два, а в некоторых случаях и более онтогенезов, поскольку включает в себя две или более генерации организмов, отличающихся способом размножения.

Жизненные циклы разных групп организмов. Чередование поколений у одноклеточных эукариот, у прокариот и большинства видов одноклеточных эукариот жизненные циклы простые. Они, как и онтогенез, начинаются образованием новой клетки и заканчиваются её делением. Однако в ряде групп паразитических простейших, в частности у споровиков (*вспомните жизненный цикл малярийного плазмодия, рис. 95*), и многих одноклеточных водорослей, например у хламидомонады, жизненный цикл проходит с чередованием поколений. На определённом этапе последовательных митотических делений клетки видоизменяются и превращаются в гаметы, которые сливаются (копулируют) и образуют диплоидную зиготу, сразу же проходящую мейоз (*вспомните: мейоз на стадии зиготы принято называть зиготическим*). В результате образуются четыре гаплоидные клетки, вырастающие в новые гаплоидные организмы.



ных «+» и «-» спор развиваются гаплоидные гифы, которые могут размножаться фрагментацией. Однако на них со временем образуются женские и мужские половые органы и начинается половой процесс. Настоящего оплодотворения при этом не происходит, так как женское и мужское ядра не сливаются, а только сближаются друг с другом в центре клетки. На этом этапе жизненного цикла сморчка клетки его мицелия нельзя назвать ни диплоидными, ни гаплоидными. По мере роста, сопровождающегося митотическими делениями гаплоидных ядер, на концевых частях мицелия (их называют асками) всё же происходит слияние ядер родительских мицелиев и получают зиготы. Путём мейоза они делятся на четыре клетки, каждая из которых затем митотически делится на две, в результате чего из одной зиготы в конечном счете формируются восемь спор.

Многоядерные водоросли — это организмы со сложными и разнообразно протекающими жизненными циклами (рис. 97). Низшие многоклеточные растения, у которых отсутствует проводящая система, — одна из самых сложно классифицируемых групп многоклеточных организмов. Их относят к двум подцарствам и 11 отделам (*вспомните, сколько существует отделов высших растений*). Не случайно здесь встречаются самые разные жизненные циклы.

У многоклеточных зелёных водорослей жизненный цикл может быть простым и сложным, но обычно происходит комбинирование этих двух типов. Что это значит? Простой жизненный цикл проходит при участии бесполого размножения и гаплоидной организации клеток таллома (*вспомните: так называется тело многоклеточных водорослей и грибов*), когда в отдельных клетках образуются гаплоидные споры, непосредственно из которых прорастают гаплоидные многоклеточные организмы. Сложный жизненный цикл связан с чередованием бесполого и полового размножения, диплоидной и гаплоидной фаз. В последнем случае образуются не отличающиеся внешне споры, имеющие только два жгутика. Они копулируют, образуя диплоидную зиготу, в которой путём мейоза формируются гаплоидные споры, дающие начало новым талломам. Однако в ряде случаев ситуация может быть сложнее, так как происходит чередование не только поколений, но и смена типов жизненного цикла. Например, весной имеет место только бесполое размножение, а летом цикл бесполок размножений чередуется с половым.

У бурых водорослей также может проходить чередование гаплоидных и диплоидных фаз развития. Однако у многих видов бурых водорослей наблюдается, как и у большинства животных, простой жизненный цикл с половым размножением. Таллом бурых водорослей, в отличие от зелёных, состоит из диплоидных клеток. На нём формируются женские и мужские половые органы, где образуются яйцеклетки и сперматозоиды. Копуляция гамет происходит в водной среде и из образовавшихся зигот развиваются новые водоросли.

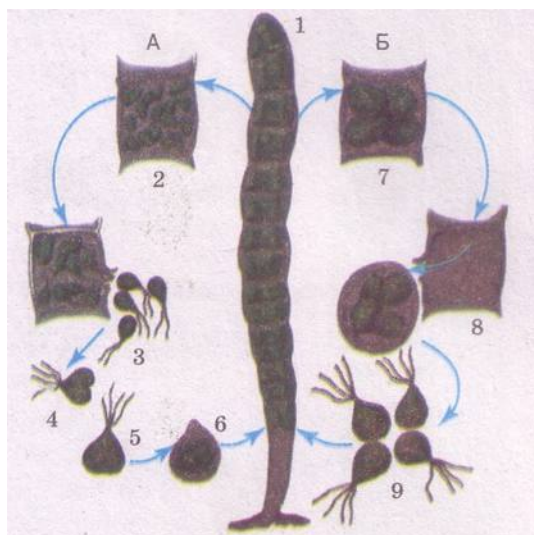


Рис. 97. Жизненный цикл зелёной водоросли улотрикса: А — половое размножение; Б — бесполое размножение; 1 — гаплоидный многоклеточный организм с нитевидным телом; 2 — образование гамет; 3 — выход гамет наружу; 4 — копуляция; 5 — зигота; 6 — начало развития многоклеточного организма из споры, которая образовалась вследствие мейотических делений; 7 — образование спор; 8 — выход спор наружу; 9 — споры с четырьмя жгутиками.

Высшие растения — переход от гаплоидно-диплоидного к диплоидному жизненному циклу. Жизненные циклы высших растений являются чередованием двух поколений организмов: гаплоидного многоклеточного *гаметофита* и диплоидного *спорофита*. На гаметофитах развиваются половые органы гаметангии (от греч. *гамете* и *наггейон* — сосуд), в которых митозом образуются гаметы. Сливаясь, они дают начало диплоидному поколению организмов. На стадии спорофита путём мейоза образуются гаплоидные споры (*вспомните: такой вид мейоза называют споровым*), из которых вновь образуется гаметофит. При этом в жизненном цикле наиболее проще всего организованных из ныне живущих высших растений — *мхов* явно доминирует гаплоидная стадия, а спорофит, развивающийся на



Рис. 98. Жизненный цикл папоротника:

1 — спорангий; 2 — стадия четырёх спор; 3 — молодой гаметофит; 4 — зрелый гаметофит; 5 — антеридий; 6 — архегоний; 7 — сперматозоид; 8 — яйцеклетки; 9 — зигота; 10 — молодой спорофит; 11 — зрелый спорофит; 12 — спорангий.

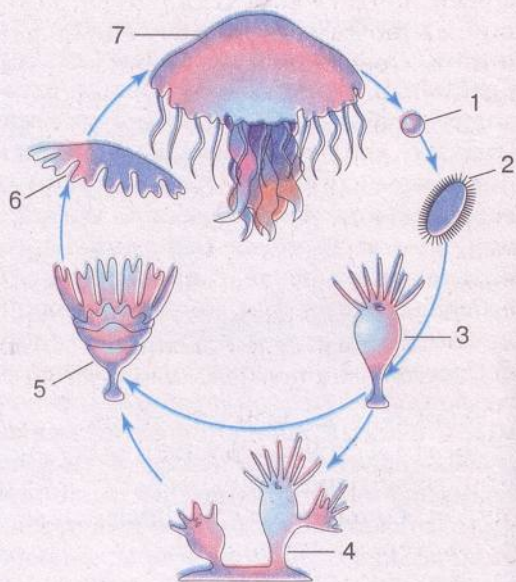


Рис. 99. Сложный жизненный цикл животных на примере сцифоидных кишечнополостных:

1 — яйцо; 2 — личинка; 3 — зрелый полип; 4 — бесполое размножение; 5 — половое размножение; 6 — незрелая медуза; 7 — зрелая медуза.

гаметофите, недолговечен. Вполне естественно возникает вопрос: является ли спорофит мхов самостоятельным организмом? У плаунов, хвощей, папоротников (рис. 98) преобладает диплоидная стадия спорофита. У семенных растений гаметофит редуцирован и считается частью спорофита (*вспомните, что собой представляют половые органы цветковых растений*), а потому не является самостоятельным организмом. Таким образом, у голосеменных и покрытосеменных растений жизненный цикл проходит без чередования поколений и только на диплоидной фазе развития.

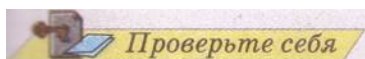
Сложные жизненные циклы животных — это чередование поколений диплоидных организмов. В отличие от растений и грибов, у которых гаплоидная фаза обычно представлена отдельным поколением организмов, у животных она сведена к стадии гамет. При этом половые клетки образуются путём мейоза, который называют гаметным (*вспомните, какие ещё бывают типы мейоза*). Поэтому сложные жизненные циклы животных могут быть связаны с чередованиями поколений диплоидных организмов, отличающихся друг от друга только способом размножения. Большая часть видов животных имеет простой жизненный цикл — от зиготы до полового размножения. Только у примитивных и чаще всего паразитических представителей этого царства сохранились сложные жизненные циклы.

Чередование полового и бесполого размножения свойственно кишечнополостным (рис. 99). При этом стадия полипа — бесполовая фаза жизненного цикла. Размножение полипов обычно происходит путём почкования. Медузидная стадия — половая. Сложный жизненный цикл со сменой бесполого и полового размножения также свойственен отдельным группам ленточных

червей, в частности *эхинококку*, который на личиночной стадии размножается фрагментацией финны, а во взрослом состоянии в окончательном хозяине — половым путем (*вспомните жизненный цикл этого очень опасного для человека паразита*).

Иной разновидностью сложного жизненного цикла, характерного только для животных, следует считать чередование амфимиктической и партеногенетической форм полового размножения. Этот тип жизненного цикла обязателен для всех сосальщиков. Их амфимиктическое размножение происходит в окончательном хозяине, каковым является позвоночное животное, тогда как личинки воспроизводятся партеногенетическим путём в теле брюхоногих моллюсков, являющихся их обязательными промежуточными хозяевами.

Сложные жизненные циклы — чередование поколений организмов, отличающихся строением и способом размножения, свойственны некоторым паразитическим простейшим, грибам, большинству водорослей, многим высшим растениям и некоторым группам многоклеточных животных. Во всех организмах, кроме представителей царства животных, происходит чередование гаплоидной и диплоидной стадий, при котором гаметный способ размножения сменяется споровым. У многоклеточных животных гаплоидная фаза сохраняется только на стадии гамет, отсутствуют споры, а чередование поколений связано только с особенностями размножения разных поколений.



1. В чём принципиальные отличия таких понятий, как *онтогенез* и *жизненный цикл*? 2. У каких групп эукариот встречается зиготный мейоз и чем он отличается от гаметного? 3. В чём особенности жизненного цикла грибов? 4. Жизненный цикл каких водорослей — зелёных или бурых очень похож на жизненный цикл большинства животных? 5. В чём состоят особенности жизненного цикла животных?



1. Почему паразитические простейшие споровики получили такое название? 2. В некоторых случаях понятия *жизненный цикл* и *цикл развития* отождествляются. Правильно ли это? Ответ обоснуйте.

§ 26.

РЕГЕНЕРАЦИЯ. ЭМБРИОТЕХНОЛОГИИ И КЛОНИРОВАНИЕ

Термины и понятия: клеточная дифференциация; тотипотентность; стволовые клетки; клеточная терапия; регенерация; клонирование; близнецы; эмбриотехнологии.

Понятие тотипотентности. Как вам хорошо известно, любой организм, состоящий из миллиардов и триллионов разнообраз-

но функционирующих и внешне совсем не похожих клеток, происходит от одной оплодотворённой яйцеклетки — зиготы. Это значит, что из одной неспециализированной очень крупной клетки вначале путём дробления образуются сотни и тысячи таких же неспециализированных, но только гораздо более мелких клеток. Затем по мере последующих делений постепенно изменяются форма и размеры клеток, и они начинают специализироваться. Из них образуются зародышевые листки, в которых происходит дальнейшая специализация клеток, в результате чего формируются те или иные органы тела и получается многоклеточный организм.

Все эти последовательные этапы индивидуального развития являются следствием **клеточной дифференциации** — образования из одной общей родительской клетки огромного количества разнообразных по строению и функциям так называемых специализированных клеток. В основе этого процесса лежит механизм реализации наследственной информации, заключающийся в том, что на разных этапах развития организма в тех или иных его клетках активны разные группы генов.

Свойство зиготы или других клеток давать начало новому организму называют тотипотентностью (от лат. *totus* — весь, целый, *potentia* — сила, мощь). Дело в том, что они не просто имеют полный набор генетического материала (им располагает каждая неполовая клетка организма), но в отличие от остальных соматических клеток взрослого организма, у которых одни гены активны и на них идёт синтез иРНК, а другие репрессированы, в них все гены сохраняют потенциальную активность. Это состояние клеток, например у млекопитающих, остаётся неизменным до стадии морулы (*вспомните, сколько клеток у зародыша на стадии морулы*), а у многих просто организованных многоклеточных животных и некоторых растений даже во взрослом состоянии организма клетки сохраняют тотипотентность.

Именно из тотипотентности клеток возникает способность некоторых организмов к вегетативному размножению. Причём именно его возможность у разных групп организмов доказывает, что в каждой клетке тела хранится весь генетический материал. Вегетативное размножение обычно присуще грибам, водорослям и многим видам семенных растений, среди которых проявляется в разных формах (*вспомните способы вегетативного размножения цветковых растений*). У животных размножение частями своего тела в природных условиях встречается только у довольно низкоорганизованных существ — губок, кишечнополостных, плоских и некоторых многощетинковых червей.



Стволовые клетки. На стадии бластулы клетки зародышей млекопитающих теряют свойство тотипотентности, превращаясь в *плюропотентные* (от лат. *pluralis* — множественный и *потенция*). Такие клетки ещё сохраняют способность пойти по

тому или иному пути развития, из них могут формироваться разные клетки, ткани и органы, но новый организм из них образоваться уже не может. Интересно, что немногочисленные плюропотентные клетки сохраняются и во взрослом организме человека. Называются они стволовыми клетками (*поскольку являются как бы стволом, из которого вырастают разнообразные клетки всего организма*). Именно из них постоянно образуются клетки, необходимые для обновления организма. Стволовые клетки, в отличие от остальных клеток организма человека, могут делиться бесконечно долго (*информация к размышлению: клетки эпителиальной ткани могут делиться не более 50—55 раз*). При этом одна из дочерних клеток остаётся стволовой, а вторая дифференцируется, превращаясь в функционирующую клетку, например лимфоцит или эритроцит. За счёт этого, в частности, и происходит постоянное обновление клеточного состава крови. Не случайно термин «стволовая клетка» в 1908 г. впервые применил к кроветворным клеткам русский гистолог Александр Александрович Максимов (1874—1928). Однако, как сейчас выяснилось, функции их в организме гораздо шире, чем образование форменных элементов крови. Из стволовых клеток может образоваться любая из примерно 350 типов клеток организма человека.

Стволовые клетки в тканях человеческого эмбриона встречаются одна на 10 тысяч обычных клеток, а у пожилого человека в возрасте 60—80 лет — одна на девять миллионов. Именно поэтому так медленно у пожилых людей происходят восстановительные процессы. Большинство делящихся клеток взрослого организма относятся к *унипотентным* (от лат. *уникус* — единый в своём роде и *потенция*), так как способны развиваться в клетки одного какого-либо типа. К этой группе относятся, например, клетки, из которых образуются сперматозоиды.

В настоящее время использование стволовых клеток или их продуктов в медицине, получившее название *клеточной терапии*, считается перспективным способом преодоления последствий многих очень тяжёлых болезней: злокачественных новообразований, нарушений функций иммунной системы, патологий обмена веществ и других. При этом их роль заключается не в лечении как таковом, а в восстановлении функций костного мозга, крови и иммунной системы пациента после проведения лечения.

Оптимистически настроенные исследователи даже считают, что из стволовых клеток со временем можно будет создавать ткани и даже выращивать целые органы для использования трансплантатов взамен донорских органов. Выращенные из клеток самого пациента, трансплантаты не будут отторгаться иммунной системой.

Вместе с тем массовое применение стволовых клеток вызывает и определённые опасения. Дело в том, что при клеточной терапии в организм человека вводят тысячи клеток, способных к бесконечному числу делений, а ведь именно таким свойством характеризуются раковые клетки. Поэтому возникает опасение, что «лечение» стволовыми клетками не только омолаживает организм или стимулирует иммунитет, но и может привести к возникновению онкологических заболеваний. Кроме того, получение стволовых клеток связано с использованием человеческих органов. Всё это вместе налагает серьёзные моральные, а во многих странах и юридические ограничения на манипуляции со стволовыми клетками.



Рис. 100. Постепенная регенерация конечности аксолотля.

Регенерация как следствие тотипотентности клеток В каждом организме на протяжении всей жизни идут процессы обновления или восстановления частей или органов тела. У человека, например, постоянно возрождается наружный слой кожи. Птицы и млекопитающие линяют, пернатые сбрасывают перья и отрастают новые, а звери меняют шерстный покров. У листопадных деревьев листья осенью опадают, а весной вырастают новые. Все животные и растения могут заживлять раны и таким образом устранять последствия травм, а некоторые способны даже заново в полном объёме «отстраивать» утраченные органы. Все эти процессы, связанные с восстановлением организма тела, называют регенерацией (от лат. *regeneratio* — возрождение, возобновление).

Чем проще по своему строению организм, тем больше у него выражена способность к регенерации. Так, гидра или планария могут не только с лёгкостью восстановить утраченные органы, но и решить обратную задачу — возродить организм из крохотной частицы тела (*вспомните, почему гидра полупила своё*

название). Таким же свойством обладают и многие виды растений. Бегония может восстановить целое растение из кусочка листа, а роза или смородина — превратиться в куст из небольшого черенка (побега с двумя-тремя листочками).

Позвоночные животные такими феноменальными способностями не обладают, однако могут восстанавливать некоторые части тела. Рыбы без проблем регенерируют плавники или чешую, хвостатые амфибии — конечности (рис. 100), а ящерицы — хвост. У млекопитающих способность к регенерации не утратили только ткани, в которых постоянно происходят клеточные деления, — соединительная и эпителиальная. Поэтому у человека регенерирует кожа и печень, срастаются кости, но вырастить не то, чтобы ногу, но и даже новый палец не удаётся.

Клонирование в природе. Клонирование (от греч. *клон* — побег, отпрыск) — процесс получения генетически идентичного потомства путём бесполого размножения или партеногенезом — достаточно часто встречается в природе. Присущ почти всем одноклеточным организмам, у которых отсутствует половой процесс, вегетативно размножающимся или партеногенетическим растениям и животным, у которых не бывает самцов. Развитие новых организмов начинается с неоплодотворённых яйцеклеток, которые образуются с нарушениями мейоза, а потому диплоидны или триплоидны.

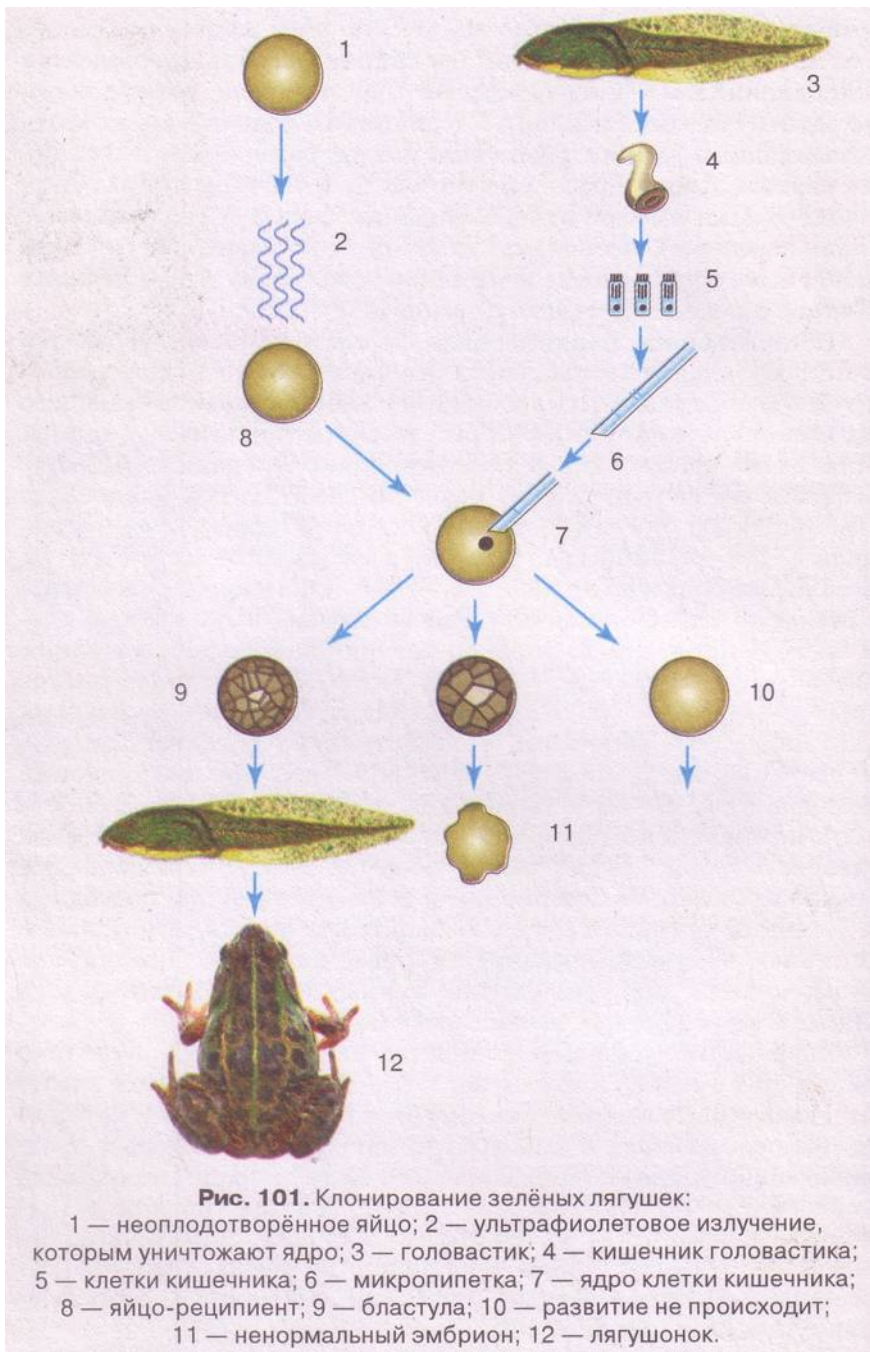
Но природа многогранна, и потому даже у млекопитающих, в частности у человека, в редчайших случаях может происходить бесполое размножение и клонирование. Таким исключением являются однояйцевые близнецы, которые развиваются из одной оплодотворённой зиготы — их ещё называют *монозиготными*. Генетически они абсолютно идентичны,

относятся к одному полу, а значит, по всем критериям могут считаться клонированными организмами. Чаще рождается два однояйцевых близнеца, реже три, ещё реже четыре и так до шести — чем не клоны? Причиной образования монозиготных близнецов является спонтанное разделение зародыша на первых этапах дробления на части, из которых образуется плод. Однако в 75 % случаев близнецы людей — *разнояйцевые (полизиготные)*, поскольку происходят от разных зигот. Они могут быть одного или разных полов, а по своему генетическому составу быть идентичными в среднем на 50 %.

Искусственное клонирование. В настоящее время микрохирургическая техника достигла таких высот, что без особого труда удаётся разделить дробящийся эмбрион млекопитающего на несколько частей, из которых вырастить новые организмы. Для этого следует проделать несколько операций. Вначале эмбрион на ранней стадии развития необходимо извлечь из материнского организма, микрохирургическим путём разделить его на несколько частей, а затем либо подсадить — **имплантировать** (от лат. *им* — в и *плантаре* — сажать) в слизистую оболочку матки, либо в случае отсутствия подходящего реципиента до поры до времени заморозить в жидком азоте при температуре $-190\text{ }^{\circ}\text{C}$. Исследования *криобиологов* (от греч. *криос* — холод, мороз, лёд и *биология*) — учёных, занимающихся вопросами воздействия на организм низких и сверхнизких температур, показали, что при сверхнизких температурах 92 % эмбрионов сохраняют жизнеспособность и их потом можно успешно имплантировать в организм особи женского пола, создав таким образом клон. Разнообразные микрооперации на эмбрионах с последующей их подсадкой в женский организм с целью вырастить новый нормальный организм получили название эмбриотехнологии. Они широко применяются при разведении ценных пород животных, а также в медицине при лечении женского бесплодия.

Впервые искусственное клонирование было осуществлено еще в 50-х годах XX столетия. С этой целью из клеток эпителия кишечника головастика лягушки извлекали ядра, которые дотом подсаживали в яйцеклетки лягушки, из которых предварительно удаляли ядра (рис. 101). Если операция проходила успешно, то яйцеклетки начинали дробиться, из них развивались головастики, в некоторых случаях дораставшие до взрослых лягушек. Однако большинство таких «гибридных» яйцеклеток имели явные аномалии развития и довольно низкую жизнеспособность.

Казалось бы, такие манипуляции с клетками амфибий, которые ныне стали обычными в хорошо оснащённых цитологических лабораториях, можно наладить в значительных масштабах, причём на других объектах, в частности на млекопитающих и человеке. Однако большинство таких попыток и теперь остаются напрасными. Например, пересадка ядра



эпителиальной клетки в яйцеклетку млекопитающих с последующим развитием зародыша и его успешным рождением оказалась очень сложной процедурой не только в техническом отношении, но ещё и в биологическом. Дело в том, что геном млекопитающего устроен значительно сложнее, чем геном

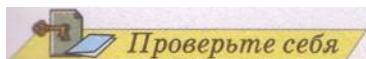
амфибии, а развитие происходит внутри другого (материнского) организма. Однако и в клонировании млекопитающих есть некоторые успехи. Наиболее успешным случаем получения клонированного млекопитающего из ядер соматической ткани стала овца Долли (рис. 102). Эксперимент выглядел так. К 277 яйцеклеткам были пересажены ядра эпителиальных клеток, извлечённых из вымени этого вида животных. Таким образом получили 29 эмбрионов, один из которых выжил.



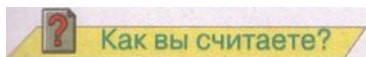
Рис. 102. Овца Долли.

Как это заманчиво: таким образом получить **клон** из соматических клеток талантливого человека — гениального музыканта, художника или учёного и создать гениев уровня Леонардо да Винчи, «штамповать» Рафаэлей или Шаляпиных. Но, к сожалению, сегодня это нереально. А многие учёные считают, что невозможно в принципе. Ведь в соматических клетках за период их жизни накапливается столько мутаций, что даже если бы суррогатные матери и выносили детей из клеток гениев, то такие потомки не просто были бы мало похожи на своих гениальных родителей, а, скорее всего, оказались бы уродами, которые долго не прожили бы. Как это и случилось с овцой Долли, прожившей всего 6,5 лет.

Для всех многоклеточных организмов характерна регенерация — способность обновлять или восстанавливать части тела после травм. Регенерационные процессы очень легко происходят у низкоорганизованных животных и у большинства растений, у которых соматические клетки могут давать начало новым организмам. Высокоорганизованные животные, в частности позвоночные, способны только восстанавливать некоторые части тела или обновлять клетки отдельных тканей.



1. Что такое тотипотентность? 2*. Каковы свойства стволовых клеток? 3. Чем отличаются регенерационные процессы примитивных и высокоорганизованных животных? 4. Как получаются монозиготные близнецы? 5. У каких организмов в природных условиях размножение происходит клонированием? 6. Что такое искусственное клонирование?



1. Почему соматические клетки млекопитающих в отличие от клеток гидры теряют тотипотентность? 2. Какие моральные проблемы возникают при клонировании человека?

§ 27. ГОМЕОСТАЗ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ. АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ЧЕЛОВЕКА, ИХ КОРРЕКЦИЯ

Термины и понятия: гомеостаз развития; фенотипические отклонения; средовой стресс; критические периоды эмбриогенеза; аномалии развития; детский церебральный паралич.

Что такое гомеостаз развития. Индивидуальное развитие особей каждого вида имеет чёткую программу, закреплённую генетически. Только реализовавшие её организмы имеют все шансы для того, чтобы появиться на

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

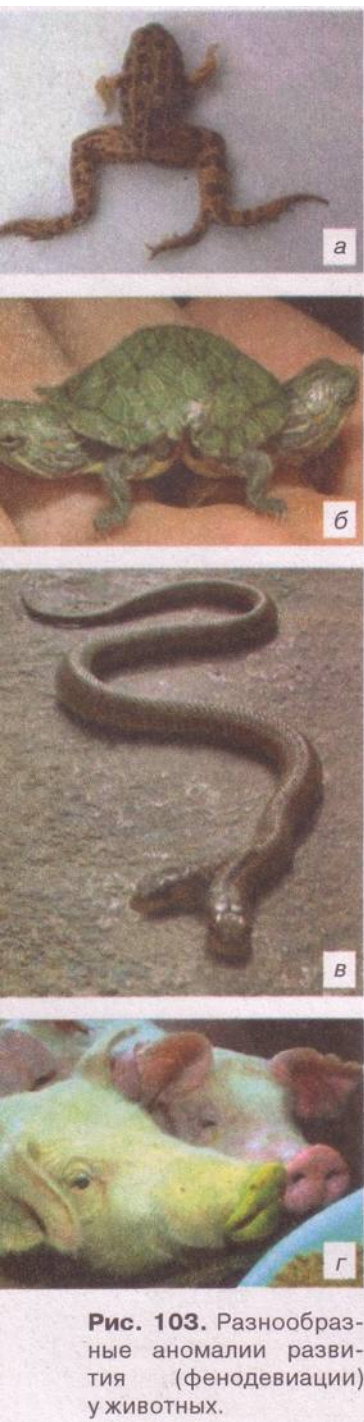


Рис. 103. Разнообразные аномалии развития (фенодевиации) у животных.

свет здоровыми и крепкими, вырасти, созреть и оставить много потомков. Свойство организмов сохранять программу онтогенеза с минимальным количеством ошибок называется **гомеостазом** (от. греч. *гомиос* — одинаковый и *стасис* — состояние) **развития**. Тем не менее, несмотря на существование специальных механизмов стабилизации онтогенеза, из внешне совершенно нормальных зигот достаточно часто развиваются неполноценные организмы. С чем это связано?

Прежде всего, это различные генетические нарушения в материнской или отцовской гаметах, вызванные мутациями на уровне хромосом или отдельных генов. Если это хромосомные перестройки, то митотические деления клеток в развивающемся организме происходят, например, дольше обычного. Это приводит к нарушениям закладки органов и, в конечном счёте, к недоразвитию организма или его отдельных частей. Если это точковые мутации, то происходит нарушение синтеза определённых структурных белков или ферментов. В последнем случае в клетках недостаточно быстро или вообще не происходит одна из тысяч взаимосвязанных химических реакций. Как следствие — накопление в клетках ненужных веществ, отравление их и организма в целом, замедление обмена веществ и индивидуального развития. В любом случае сбой в метаболизме эмбриона приведут к различного рода нарушениям онтогенеза, которые могут проявляться внешне в виде явных отклонений от нормального фенотипа — **фенодевиаций** (от греч. *файнон* — являющийся и лат. *девиаре* — сбиваться с пути) (рис. 103) или внутренне — физиологически. У людей это чаще всего выражается в задержке умственного развития.

Причиной нарушения индивидуального развития может быть и так называемый **средовой стресс** — различные сильнодействующие на организм внешние факторы. К ним относятся не только физические влияния на развивающийся организм (резкое изменение температуры, при которой развивается эмбрион; ионизирующее облучение; нехватка кислорода), но и химические агенты. Причём для людей большую опасность представляют не столько токсичные вещества, в настоящее время изобилующие в окружающей среде и пассивно попадающие в организм, сколько лекарственные препараты,

которые женщина использует в период беременности. Особую опасность для развивающегося организма представляют различные вирусные и бактериальные инфекции.

К аномальному морфогенезу может привести не только загрязнение окружающей среды, вирусные и бактериальные инфекции, но даже заражение личинками паразитических червей. Например, у головастика, проходивших метаморфоз в городских водоёмах, часто закладывается не две, а четыре и даже больше пар конечностей. Многоногие лягушата — достаточно обычное явление для прудов украинских мегаполисов.

Однако до сих пор не ясно, чем вызвано их массовое появление: не очень чистой водой с примесью бензина или инвазиями личинок сосальщиков, внедряющихся в те места тела головастика, в которых происходит закладка конечностей.

Критические периоды эмбриогенеза человека. Как вам уже известно, разные ткани и органы формируются в те или иные периоды развития эмбриона. При этом зародыш в момент максимальной интенсивности процессов развития становится очень восприимчивым к средовым стрессам. Именно тогда вероятность нарушения программы развития становится наибольшей, а потому эти периоды развития зародыша называют критическими периодами эмбриогенеза.

Считается, что первый критический период развития человеческого эмбриона приходится на первые две недели. В этот период формируется бластула. Если негативное влияние на организм матери или на эмбрион было достаточно сильным, то чаще всего зародыш погибает и затем выводится из организма матери. Если же воздействие не так сильно, то в силу того, что клетки на этой стадии тотипотентны, эмбрион может полностью восстановиться и продолжить нормальное развитие.

Согласно научным данным, частота естественного прерывания беременности на этом сроке составляет около 40 % от всех состоявшихся беременностей. В таких ситуациях женщина обычно даже не знает, что была беременна.

Второй критический период внутриутробного развития длится от 20-го до 70-го дня после оплодотворения. Это время максимальной ранимости зародыша. И вообще, период эмбриогенеза с момента имплантации зиготы в стенку матки до 12-й недели является ключевым в развитии человека. В это время происходит закладка и формирование всех жизненно важных органов.

Поэтому при значительном влиянии на развивающийся эмбрион неблагоприятных, так называемых **тератогенных** (от греч. *тератос* — чудовище и *генезис*), факторов могут возникнуть различные аномалии развития — отклонения от нормального строения или функционирования организмов, выходящие за пределы нормы реакции. Причём это не только различные физические изъяны развития, но и, чаще всего, физиологические аномалии. Многие нарушения развития оказываются настолько серьёзными, что происходит выкидыш. Считается, что спонтанными абортными в эмбриональном периоде заканчивается не менее 10 % зарегистрированных беременностей.

К тератогенным факторам развития человеческого эмбриона относят: различные эндокринные заболевания матери, прежде всего сахарный диабет; температурные или ионизирующие

воздействия; разнообразные химические вещества — медикаменты и алкоголь; некоторые инфекции. Среди инфекций наиболее опасны паразитарное поражение одноклеточными — токсоплазмоз и эпидемическое вирусное заболевание краснуха. Последнее — неопасное заболевание, которым обычно болеют дети. Если же им заболевает женщина в первые 12 недель беременности, то у ребёнка могут возникнуть врождённые пороки развития, в том числе поражения сердечно-сосудистой системы, глаз и органов слуха. После четвёртого месяца беременности риск от этого заболевания сводится к нулю. Кроме того, если женщина болела краснухой в детстве, то вторичная инфекция ей уже не грозит, так как к вирусам краснухи образуется устойчивый иммунитет.

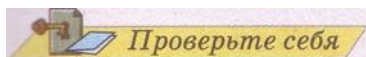
Одним из самых известных тератогенных веществ считают успокаивающее, снотворное средство *талидомид*. Как было установлено, в период с 1956 по 1962 г. XX ст. из-за того, что беременные женщины массово принимали этот препарат, в ряде стран мира родилось от 8 до 2 тыс. детей с врождёнными уродствами. Эта трагедия заставила многие страны ужесточить требования к лицензируемым препаратам.

После 12 недель развития эмбрион приобретает «человеческий облик» и с этого момента уже называется плодом. Плодный период развития длится с 12-й недели до момента рождения. В это время происходит созревание организма — формируются новые ткани и органы, причём эти процессы сопровождаются быстрым ростом плода. Несмотря на то, что различные факторы всё ещё могут оказывать негативное влияние на внутриутробное развитие ребёнка, в этот период они уже не проявляются как пороки развития.

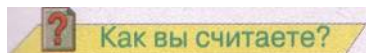
Третьим критическим периодом являются роды. Это событие в жизни будущего человека чревато травмами, прежде всего головного мозга, которые могут привести к детскому церебральному параличу. Проявляется заболевание обычно ещё в раннем детстве и характеризуется двигательными нарушениями. У больных наблюдаются параличи, слабость мышц, нарушение координации и произвольные движения. Следует сказать, что детский церебральный паралич, как и большинство других пороков развития, нельзя полностью вылечить, как грипп или дизентерию. Важным методом реабилитации таких больных, кроме всевозможных медикаментозных препаратов, является лечебная физкультура. Необходима также их социальная адаптация.

Процесс индивидуального развития иногда сопровождается сбоями в реализации программы онтогенеза, спровоцированными либо нарушениями генетического аппарата, либо негативным влиянием извне. В результате могут появляться различного рода отклонения — аномалии развития. Это не только заметные отклонения от нормального фенотипа, но и различные нарушения метаболизма, приводящие к

неправильному функционированию организма. Особенно опасны для развития эмбриона первые 12 недель — период, когда происходит формирование органов.



1. Каким образом нарушения генетического аппарата приводят к нарушению программы развития? 2. Какое время развития эмбриона считается первым критическим периодом? 3. К чему может привести воздействие тератогенными веществами в первые 12 недель беременности? 4. Какова одна из основных причин детского церебрального паралича?



Какое мероприятие является самым эффективным для предотвращения краснухи у беременных женщин? 2. Почему метаболические заболевания или физиологические нарушения, произошедшие в период эмбрионального развития, практически не излечимы?

Тестовые задания к теме 8

1. Укажите, в каком случае не происходит оплодотворения:
а) при самоопылении; б) при перекрёстном опылении; в) при партеногенезе; г) при гермафродитизме.
2. Укажите, как называют мужские половые органы водорослей:
а) архегонии; б) антеридии; в) эндосперм; г) гаметангии.
3. Укажите, из чего состоит семя:
а) эндосперма; б) центральной клетки; в) зародыша; г) зародыша и эндосперма.
4. Укажите, в чём состоит механизм реализации наследственной информации:
а) разнообразии генов; б) разнообразии фенотипов; в) дифференциальной активности генов; г) модификационной изменчивости.
5. Укажите, какой период определяют как онтогенез:
а) от зиготы до рождения; б) от зиготы до зиготы; в) от зиготы до смерти; г) от рождения и до полового созревания.
6. Укажите, для какой из указанных групп животных не характерны личиночные стадии:
а) губок; б) членистоногих; в) земноводных; г) птиц.
7. Укажите, какой именно из признаков характеризует рост животных:
а) рост верхушками тела; б) рост всем телом; в) рост в течение всей жизни; г) рост в толщину.
8. Укажите, какой из указанных видов организмов имеет самую большую продолжительность жизни:
а) полярный кит; б) собака; в) гриф; г) прыткая ящерица.
9. Укажите, у каких растений стадия гаметофита продолжительнее стадии спорофита:
а) папоротников; б) плаунов; в) хвощей; г) мхов.
10. Укажите, следствием чего является способность организмов к регенерации:
а) особенностей их генотипа; б) тотипотентности клеток; в) незаконченности онтогенеза; г) дифференциальной активности генов.
11. Укажите, как ещё называют однояйцевых близнецов:
а) монозиготные особи; б) полизиготные особи; в) линейные особи; г) полусибсы,

РАЗДЕЛ III. Организменный уровень жизни

12. Укажите, с какой недели беременности человеческий зародыш называют плодом:
а) 3-й; б) 9-й; в) 12-й; г) 15-й.
13. Установите соответствие между видом организма и особенностями его жизненного цикла:

Медуза	Доминирование спорофита над гаметофитом
Печёночный сосальщик	Половая и бесполовая фазы развития
Мышь домовая	Гермафродитная стадия взрослых особей и партеногенетическая стадия личинок
Мхи	Партеногенетическая стадия взрослых особей и гермафродитная стадия личинок
	Простой жизненный цикл

14. Установите правильную последовательность этапов эмбрионального развития и стадий раннего онтогенеза лягушки:

Первый этап	Органы
Второй этап	Зародышевые листки
Третий этап	Морула
Четвёртый этап	Бластула
	Гастроула

15. Установите правильную последовательность этапов эмбриогенеза:
дифференциация клеток; образование тканей; последовательные деления зиготы; образование многоклеточного зародыша.

Лабораторная работа 4*

ЕМБРИОГЕНЕЗ ХОРДОВЫХ

Цель. Изучить сравнительное строение различных стадий раннего эмбриогенеза хордовых. Научиться определять эти стадии.

Оборудование. Микроскоп, готовые микропрепараты этапов эмбриогенеза (зигота, морула, бластула, гастроула, органогенез) хордовых (как правило, это препараты эмбрионов лягушки, аксолотля или птицы).

Возможен вариант проведения лабораторной работы без микроскопа с помощью муляжей этапов эмбриогенеза хордовых.

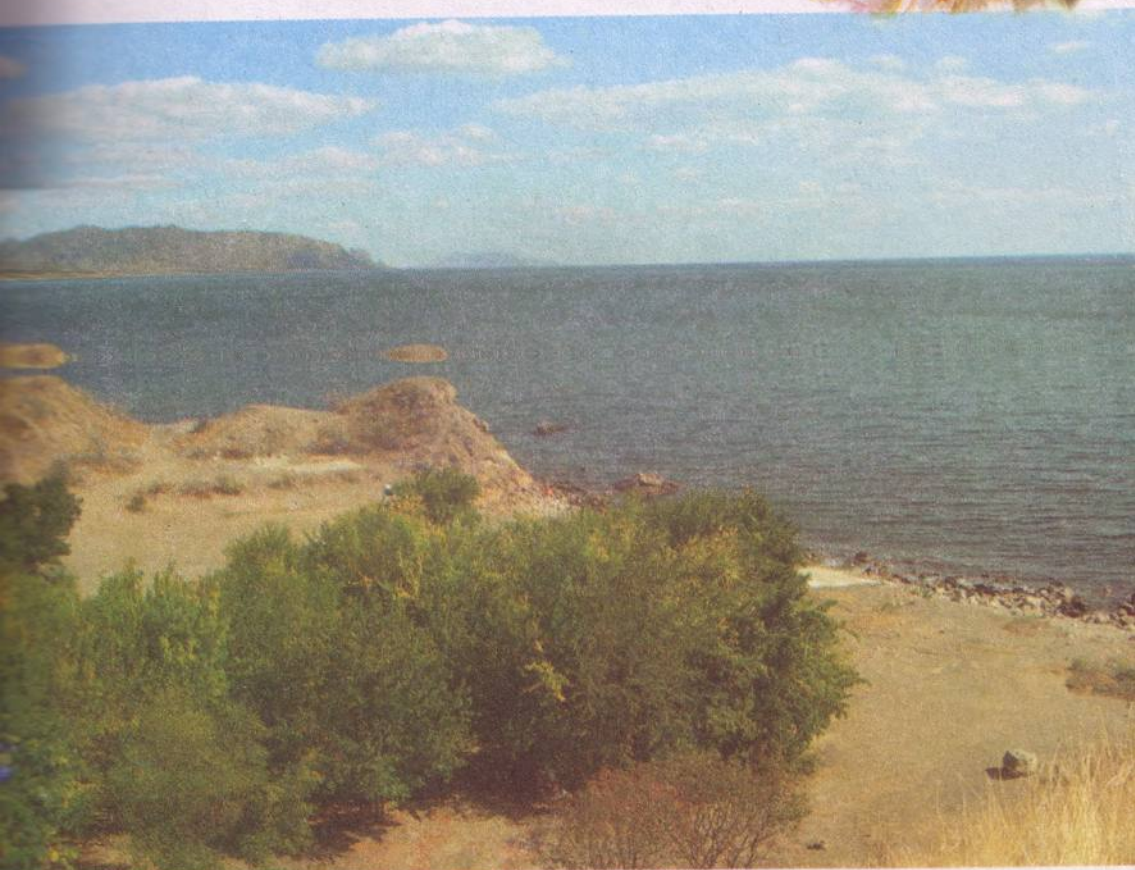
Инструкция. Настройте микроскоп. Рассмотрите готовые микропрепараты (или рассмотрите муляжи) этапов эмбриогенеза хордовых.

Оформление результатов работы. Зарисуйте в тетради увиденные этапы эмбриогенеза хордовых животных в таком порядке: 1 — зигота; 2 — морула; 3 — бластула; 4 — гастроула; 5 — органогенез.

Задание. Определите, на каком препарате зафиксирован какой этап эмбриогенеза. Подпишите на своих рисунках этапы эмбриогенеза и укажите признаки, по которым вы определили, какой этап эмбриогенеза зафиксирован на данном препарате.

Раздел IV

НАДОРГАНИЗМЕННЫЕ УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ



ТЕМА 1.

ПОПУЛЯЦИЯ. ЭКОСИСТЕМА. БИОСФЕРА



§ 28.

ЭКОЛОГИЯ КАК НАУКА, ЕЁ ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ. СРЕДА ОБИТАНИЯ

Термины и понятия: экология; принцип двойственного состояния организма в природе; аутэкология; демэкология; синэкология; бентос; планктон; нейстон.

Что такое экология. В современной жизни слово *экология* стало таким же популярным и звучит так же часто, как ещё несколько десятилетий назад слова *технический прогресс*, *кибернетика* и *космонавтика*. И это не случайно. Если раньше человечество своё будущее связывало с техническим прогрессом, умными машинами и завоеванием космоса, то сейчас у цивилизации совершенно другие приоритеты. Необходимо сохранить природную среду обитания, перейти на возобновляемые источники энергии, обеспечить население планеты пищевыми ресурсами, предотвратить пандемии новых, прежде всего вирусных, болезней. Все эти глобальные проблемы, стоящие перед человечеством, называют экологическими, и это тоже не случайно, ведь экология — это наука о жизни.

Термин *экология* (от греч. *ойкос* — дом, жильё и *логос*) в 1866 году предложил немецкий биолог-эволюционист *Эрнст Геккель* (1834—1899).

Расшифровывался он следующим образом: «под **экологией** мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все условия существования». В частности, полем деятельности этой науки по замыслу автора термина должны были стать новые для науки того времени вопросы: конкуренция организмов в природе и возникающая при этом их борьба за существование. Как вы, наверное, помните, это два очень важных постулата эволюционной теории Ч. Дарвина (*вспомните или попробуйте сформулировать понятие естественного отбора — ключевого понятия этой теории*). Отсюда очевидно, что экология первоначально задумывалась как дополнение к эволюционной теории.

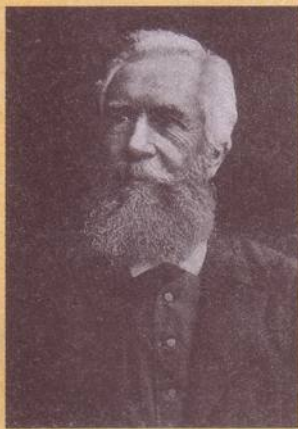


Рис. 104. Э. Геккель.

Ни в коем случае не следует считать, что история экологических исследований берёт начало со второй половины XIX века. На самом деле, все описания жизнедеятельности отдельных организмов в природной среде обитания или жизнь видов в природе, желанные ещё заолш до этого, смело можно считать экологическими изысканиями. Более того, уже на то время был сделан ряд важных экологических обобщений: отдельные живые организмы и их виды не живут поодиночке, а обязательно вместе с особями своего вида и другими видами организмов; живые существа заселяют все возможные места на Земле, но при этом должны быть приспособленными к среде своего обитания. Особое место занимают работы известного русского биолога *Карла Францевича Рулье* (1814—1858). Ему принадлежит авторство **принципа** двойствен-



Рис. 105. К. Ф. Рулье.

ного **состояния организма в природе**, согласно которому любое существо живёт как само по себе, так и является компонентом сообщества организмов.

Слово *экология* происходит от древнегреческого *ойкос* — жилище и, по сути, очень верно отражает содержание науки об организмах «у себя дома», или, точнее, об организмах в природе, их взаимоотношениях друг с другом и различными неживыми компонентами среды обитания. Объектами исследования экологии в широком смысле являются не только все живые организмы: бактерии, грибы, растения, животные и их взаимодействие друг с другом, но и человек со всей его деятельностью.

Современная экология стала настолько разнообразной и многогранной наукой, что среди профессиональных экологов часто можно услышать такое шутовое определение: "Экология — это то, чем занимаюсь я, и чем не занимаешься ты".

Предмет и задачи экологии. Предметом экологии является совокупность связей между организмом и средой, которые определённым образом организованы и структурированы. Кроме того, очень важной составляющей экологических исследований является практическое применение полученных знаний о жизни природы. Совершенно ясно, что нельзя охранять природу, пользоваться её ресурсами, не зная, по каким законам она живёт и развивается, как реагирует на воздействие человека и какой объём ресурсов может взять себе человечество, чтобы это не привело к необратимым потерям. Всё это, в конечном счёте, и является предметом экологии.

Главными объектами экологических исследований являются природные комплексы живых организмов со средой их обитания. Исходя из того, что живая материя имеет несколько уровней организации, предметом экологических исследований является взаимодействие: на организменном уровне — среды с отдельными особями; на популяционно-видовом — совокупности особей одного вида, проживающих на определённой территории, со средой своего обитания; на биосферно-биоценоотическом — сообществ разных видов друг с другом и со средой обитания. Поэтому в экологии обычно выделяют следующие основные разделы: **аутэкологию** (от греч. *аутос* — сам, *ойкос* и *логос*), исследующую связи отдельного организма или вида орга-



Рис. 106. Выдра речная — наземное животное, чувствующее себя в воде, как рыба.



Рис. 107. Бабочка глазок цветковый, гусеница которой развивается на злаковых растениях, относится к типичным наземным животным.

низмов с окружающей средой; **демэкологию** (от греч. *демос* — народ, *ойкос* и *логос*), её ещё называют популяционной экологией, изучающей структуру и динамику популяций отдельных видов; синэкологию (от греч. *син* — вместе, *ойкос* и *логос*), изучающую жизнь многовидовых сообществ животных, растений и микроорганизмов в среде их обитания — лесах, реках, морях.

По задачам, которые стоят перед современной экологией, её можно разделить на общую и прикладную.

Общая экология — это раздел биологической науки, изучающий общие закономерности взаимоотношений живых организмов и среды. В её задачи входит исследование механизмов приспособления организмов к среде обитания, оценка биологической продуктивности и динамики численности популяций, разработка теории устойчивости и изменения экологических систем.

Прикладная экология занимается решением важных практических задач, регулирующих отношения человека и природы, в частности: составление прогнозов и оценка негативного влияния деятельности человека на природу; сохранение и рациональное использование природных ресурсов; разработка инженерных, экономических, правовых

и социальных мероприятий, призванных уменьшить давление человека на природу, отрегулировать их взаимоотношения. Прикладную экологию в отечественной научной литературе обычно называют **охраной окружающей среды** (охраной природы), а в англоязычной литературе используют термин **энвайронментализм** (от англ. *environment* — окружающая среда).

Что такое среда обитания. Среда обитания — это часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них прямое или косвенное воздействие. В среду обитания входят не только различные физические и химические (так называемые абиотические) компоненты, но и живые организмы своего или другого вида — биотическая составляющая. Из среды живые существа получают всё необходимое для жизни (вещество и энергию) и в неё же выделяют продукты своего метаболизма. В настоящее время среда обитания каждого организма в той или иной степени формируется человеком и его производственной деятельностью. При этом одни компоненты окружающей среды жизненно необходимы организму, другие оказывают на него отрицательное воздействие, третьи — совершенно безразличны.

По особенностям условий существования различают три основных типа среды обитания, в каждой из которых есть свои ключевые компоненты.

Наземная среда обитания — это поверхность суши и живые организмы всех четырёх царств, которые размножаются и развиваются либо непосред-

ственно на поверхности земли, либо на растениях, в том числе и деревьях, но при этом могут передвигаться или охотиться в воде (рис. 106), или в воздухе (рис. 107).

Водная среда обитания включает не только Мировой океан, реки, озёра, но и лужи, пустоты и капилляры почвы, заполненные водой, а для паразитических простейших и многих бактерий — это цитоплазма клеток многоклеточных организмов. Особенностью водной среды является то, что разные виды организмов могут размещаться в ней не в одной плоскости, как на поверхности суши, а в объёме, для чего у них выработались нужные приспособления. Организмы, живущие на дне водоёмов, образуют сообщество, называемое бентосом (от греч. *бентос* — глубина), живущие в толще воды — сообщество, называемое планктоном (от греч. *планктон* — блуждающие) (рис. 108), а живущие на поверхности — сообщество, называемое нейстоном (от греч. *неустос* — плавающий) (рис. 109). (*Вспомните, какие приспособления выработали водные животные, относящиеся к этим трём сообществам.*) Вода — это первичная среда обитания, здесь зародилась жизнь, отсюда она вышла на сушу.

Самая специфичная — *подземная среда обитания*. Для неё характерна высокая плотность, дефицит кислорода и отсутствие света. В таких условиях могут жить немногие организмы. Это главным образом бактерии, а также некоторые грибы и отдельные виды и группы животных — личинки насекомых, малощетинковые черви, безногие земноводные отряда червяги (рис. 110) и некоторые млекопитающие (рис. 111).

Современная экология — наука об отношениях организмов с другими организмами и средой обитания является не только ключевым направлением современной биологии, но и междисциплинарной наукой, исследующей сложнейшие проблемы взаимодействия человека с окружающей средой. Экологические проблемы, возникшие в масштабах планеты, привели к «экологизации» естественных, технических и гуманитарных наук, среди которых инженерная экология, социальная экология, сельскохозяйственная экология, космическая экология и другие. Очевидно, что в настоящее время термин «экология» трактуют гораздо шире, чем несколько десятилетий назад.



Рис. 108. Микроскопические водоросли — главная составляющая фитопланктона.



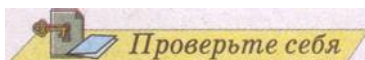
Рис. 109. Клоп водомерка — классический представитель организмов, входящих в состав нейстона.



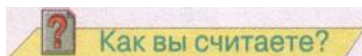
Рис. 110. Червяга — безногая тропическая амфибия, ведущая подземный образ жизни.



Рис. 111. Грызун слепыш песчаный, ведущий роющий образ жизни, включён в Красную книгу Украины.



1. Как правильнее всего определить, что такое экология и в чём состоит предмет её изучения? 2. В чём сущность принципа двойственного состояния организма в природе? 3. Какие задачи стоят перед общей, а какие — перед прикладной экологией? 4. В чём главное отличие водной и наземной сред обитания?



1. Некоторые учёные называют экологию экономикой природы. Насколько оправдана такая трактовка? 2. В современных источниках можно встретить словосочетание *экология души*. Насколько оно оправдано?

§ 29.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ИХ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Термины и понятия: биотические, абиотические и антропогенные экологические факторы; групповой эффект; закон лимитирующего фактора; закон толерантности; комменсализм; мутуализм; аллелопатия.

Что называют экологическими факторами. Всё, что окружает живые организмы, и есть **среда обитания**, а отдельные её компоненты и элементы, прямо или косвенно влияющие на живые организмы, и есть экологические факторы. Условия среды, которые влияют на жизнь организмов, обычно разделяют на три большие группы: биотические, абиотические и антропогенные (от греч. *антропос* — человек и *генезис*) факторы.

Как живые организмы влияют друг на друга. Биотические факторы — это самые разные формы влияния живых организмов друг на друга и на среду. Взаимоотношения между организмами могут быть прямыми, но чаще носят замаскированный, опосредствованный характер.

Биотические взаимодействия можно разделить на внутривидовые и межвидовые.

Самыми очевидными внутривидовыми отношениями являются непосредственная конкуренция особей одного вида за пищевые ресурсы, убежища, места для размножения, самцов за самку. К косвенным биотическим взаимоотношениям относят, например, так называемый групповой эффект, согласно которому живые организмы могут успешно жить и размножаться, лишь объединяясь в группу. При совместном обитании животным легче находить пищу, они эффективнее противостоят врагам, у них проще происходит размножение, а у высших растений эффективнее происходит опыление. У животных и растений, которые живут группами, обычно выше плодовитость, скорость роста и развития. Они даже внешне могут отличаться от сородичей, ведущих одиночный образ жизни.

Межвидовые биотические взаимодействия намного сложнее и многограннее. Главными в этом случае выступают *трофические* (от греч. *трофе* — питание) взаимоотношения, суть которых можно сформулировать очень просто: «кто, чем или кем и каким образом питается». Трофические отношения могут быть прямыми и косвенными.

Различают и другие типы, как правило, непосредственных межвидовых контактов особей или популяций.

Конкуренция — это тот случай, когда, например, особи одного (рис. 112) или разных видов соревнуются за один ресурс. Такими конкурентами можно считать *рысь*, *волка* и *лисицу*, у них общий объект охоты — *заяц беляк*.

Хищничество — это взаимоотношения между двумя одинаковыми по уровню организации существами, один из которых активно охотится (хищник), а другой является объектом этой охоты (жертвой). Больше всего хищников в царстве животных (рис. 113). Встречаются они даже среди простейших (*подумайте, кто это*). Есть хищники и среди грибов. Питаются такие грибы микроскопическими личинками круглых червей. Встречаются и растения-хищники. Они приманивают насекомых (*вспомните росянку*). Хищных организмов нет только в надцарстве прокариотов: питаются, активно захватывая добычу через плотную клеточную оболочку, бактерии просто не могут физически. Поэтому они поглощают питательные вещества путём диффузии всей поверхностью тела.

Паразитизм (от греч. *паразитос* — нахлебник) это форма враждебных отношений разных видов организмов, один из которых (паразит), поселяясь на теле или в теле другого организма (хозяина), питается за его счёт и причиняет ему ощутимый вред. Паразитические организмы встречаются среди бактерий, грибов, цветковых растений (рис. 114) (*вспомните вечнозелёное растение омелу, которая поражает верхушки деревьев в наших городах*), простейших, различных червей и членистоногих. В отличие от хищника, который сразу убивает свою жертву, паразит использует своего хозяина очень долго и, чаще всего, это не приводит к смерти хозяина, поскольку при таком исходе может погибнуть и сам паразит. Кроме того, налаживать свои отношения с внешним миром паразиты поручают своим хозяевам.



Рис. 112. Антагонистические отношения между взрослыми самцами бегемотов — прекрасная иллюстрация внутривидовой конкуренции.



Рис. 113. Волки — самые известные хищники.



Рис. 114. У растения-паразита раффлезии нет настоящих корней, стебля и листьев, зато самые большие цветки, масса которых достигает 9 кг.



Рис. 115. Рыба-прилипала «присосалась» к телу акулы.



Рис. 116. Накипные лишайники способны жить на голых камнях.

Комменсализм (от лат. *кон менса* — «за одним столом») — взаимоотношения между особями разных видов, которые не приносят им вреда, но и не дают пользы. Различают несколько форм таких взаимоотношений.

Квартирантство — сожительство организмов разных видов, при котором один организм использует другой как жильё и источник питания, но не причиняет вреда партнёру. Обычная в водоёмах Украины рыбка *горчак* откладывает икринки в мантийную полость двустворчатых моллюсков перловиц и беззубок. Развивающиеся икринки защищены раковиной моллюска, но хозяину они безразличны.

Нахлебничество — случай, когда один вид животного (комменсал) подбирает остатки с «хозяйского стола» другого — хозяина, что очень выгодно одному виду и совершенно безразлично другому. Комменсалами является множество видов, питающихся пацалью (гиены, грифы, вороны), которые подбирают останки убитых хищниками животных. *Рыба-прилипала* (рис. 115) вступила в настолько тесные отношения с акулами, что даже выработала специальное приспособление. Прикрепляясь своим плавником-присоской к коже акул, она не только передвигается с их помощью, но и питается остатками их трапезы.

Мутуализм (от англ. *mutual* — обоюдный) — редчайший случай сожительства организмов разных видов, которое приносит им взаимную пользу. Яркий пример — лишайники (рис. 116). Действительно, гифы гриба поставляют водорослям воду и минеральные вещества, а водоросли, осуществляя фотосинтез, снабжают грибы органическими веществами. Казалось бы, идеальные симбиотические отношения. Однако это не совсем так. Грибы, образующие тело лишайника, не могут обойтись без водорослей и, в сущности, берут их в «плен», тогда как водоросли, принимающие участие в симбиозе, отдадут предпочтение свободной жизни. Более чётким примером мутуализма являются взаимоотношения жвачных млекопитающих и некоторых видов инфузорий, которые живут в их кишечнике. В этом случае однозначна обоюдная выгода: ни эти инфузории не могут жить вне желудка коровы, ни корова без них не обходится.

Особым случаем антагонистических биотических взаимоотношений является аллелопатия (от греч. *аллелон* — взаимно и *патос*) — свойство растений, бактерий и микроскопических грибов выделять биологически активные вещества, пагубно влияющие на жизнедеятельность других растений или микроорганизмов. К этой группе веществ относятся антибиотики и *фитонциды*, подавляющие рост бактерий. Кроме того, одни виды растений продуцируют особые вещества, которые могут подавлять рост других. Не случайно в земледелии принят севооборот и существуют чётко прописанные правила, какую культуру за какой высаживать.

Действие на организмы факторов неживой природы. Абиотические факторы — это влияние на организмы неживой природы. Прежде

всего, это различные климатические, а также геологические (рельеф), географические (грунт, течения, ветра) факторы, физические (радиация) и химические агенты (макро- и микроэлементы в почве или в воде; газовый состав атмосферы) и даже экологические катастрофы (наводнения, пожары). Климатические, физические и химические факторы влияют непосредственно на организмы, а геологические или географические больше косвенно. Например, близость океана определяет влажный и мягкий температурный режим прилегающих к побережью территорий.

Рассмотрим основные климатические факторы и особенности их влияния на живые организмы.

Температуру, наверное, следует считать самым важным климатическим фактором, на который реагируют все без исключения организмы. И это вполне естественно. Как вы знаете, от температуры тела зависит скорость метаболизма. Чем выше температура, тем соответственно выше скорость обмена веществ, роста, развития. Особое значение имеет температура в зонах с холодным климатом. Однако, как ни парадоксально, более критичной для жизни организмов является верхняя граница температур, чем нижняя.

Ещё одним важным фактором является *энергия Солнца* и *освещённость*. Солнечная энергия определяет не только температуру на поверхности Земли, но и является первичным источником энергии. Благодаря световой энергии солнца у растений происходит фотосинтез. Определяющим для жизни организмов, особенно растений, как правило, является нижний порог освещённости.

Вода — ключевое вещество живых систем. Каждая клетка в среднем на 80—85 % состоит из воды. Не случайно влажность среды обитания и, особенно, дефицит пресной воды, источником которой, прежде всего, являются осадки, оказывается определяющим фактором для жизни многих организмов на суше.

Как правило, в природе на организм действует не какой-нибудь один, а несколько факторов. Очень часто важным оказывается их совместное действие. Например, влияние высокой температуры на организмы намного более ощутимо в очень влажной или, наоборот, очень сухой среде, то есть при критических показателях влажности.

Лимитирующие экологические факторы. Закон лимитирующего фактора. На любой живой организм в природе действует ряд разных абиотических факторов. Например, жизнедеятельность сосны определяется низкой температурой в зимние периоды и максимальной в летние, влагоёмкостью, структурой и химическим составом почвы, количеством осадков, освещённостью дерева, наличием и массовостью паразитов и вредителей. Какой из этих факторов для жизни растения является самым значимым?

Ответ на этот вопрос даёт закон лимитирующего фактора, который также называют законом минимума Либиха



Рис. 117. Иллюстрация закона минимума — «бочка Либиха». В процессе наполнения бочки вода начинает переливаться через самую короткую доску, поэтому длина других досок уже не имеет значения.

(рис. 117). Его в 1840 году, ещё до появления термина *экология*, сформулировал немецкий химик *Юстус Либих* (1803—1873). Проводя эксперименты с минеральным питанием растений, он установил, что урожай сельскохозяйственных культур, в первую очередь, зависит от необходимого растению химического элемента, содержание которого в почве наименьшее. Например, если в почве Фосфора только 20 % от необходимой нормы, Кальция — 50 %, а Калия — 95 %, то низкая продуктивность растений на такой почве вызвана недостатком самого дефицитного элемента. Поэтому, если в грунт внести фосфор, растения начнут быстро расти и интенсивно развиваться, тогда как внесение любых количеств кальция и калия при прежнем количестве фосфора ничего не изменит.

Относительно сосны ситуация с лимитирующим фактором выглядит следующим образом. Дерево, растущее в тенистом лесу, прежде всего, нуждается в свете, поэтому, сколько его не поливай, ничего не изменится; на сухой песчаной почве фактором, ограничивающим его процветание, станет дефицит воды, а в

болотистой местности — высокая температура летом.

Закон лимитирующего фактора обычно формулируют следующим образом: для организма или популяции, которые находятся в стабильном состоянии, самым значимым является экологический фактор, который находится на своём минимальном пределе. Увеличение дозы этого фактора ведёт к быстрому изменению состояния биологической системы.

Закон толерантности (от лат. *толерантіа* — терпение) Шелфорда — принцип экологии, согласно которому лимитирующим фактором, определяющим процветание организма, может быть как минимум, так и максимум экологического влияния;

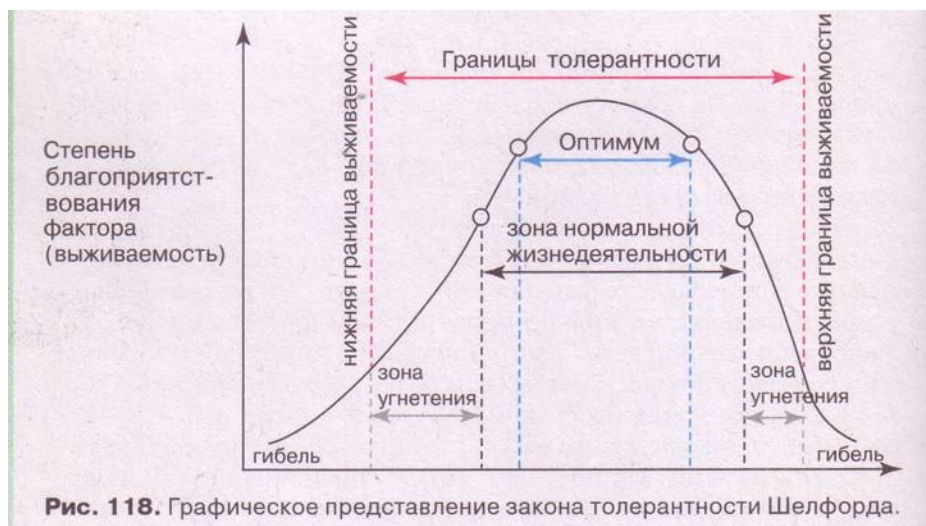


Рис. 118. Графическое представление закона толерантности Шелфорда.

диапазон между крайними значениями и определяет степень выносливости, толерантности организма к данному фактору. Этот закон в 1913 году сформулировал американский эколог *Виктор Эрнест Шелфорд* (1877—1968). Логика закона очевидна: любой организм, в том числе и человек, одинаково некомфортно чувствует себя, например, при крайне низких или крайне высоких температурных границах. Если комнатное растение поливать недостаточно, оно будет расти так же плохо, как и при слишком обильном поливе. В последнем случае оно будет оставаться хлипким не из-за дефицита воды, а из-за того, что в переувлажнённой почве размножаются анаэробные бактерии, грунт станет кислым, и корни начнут гнить. Иными словами: и то, и другое — одинаково плохо, и то и другое может быть лимитирующим фактором, определяющим состояние организма или популяции.

Из закона толерантности следует, что факторы среды благоприятны при оптимальном для данного вида организмов уровне влияния, которое обычно близко к среднему действию фактора (рис. 118). В этом случае организм как бы не замечает действия этого фактора. Причём, чем шире пределы действия фактора, при котором организм сохраняет жизнеспособность, тем выше его толерантность к действию этого фактора. Поэтому организмы, имеющие широкий диапазон толерантности ко многим экологическим факторам, обычно являются самыми распространёнными.

Влияние человека на живые организмы как группу особых экологических факторов. Деятельность человека давно уже приобрела роль глобального экологического фактора, имеющего для всего живого на планете такое же значение, как температура, освещённость или вода. Но при этом, с одной стороны, по своей природе человек — такой же биологический вид, как и другие существа, а потому его деятельность логично рассматривать как биотический фактор, с другой стороны, его влияние совсем не такое, как влияние других живых существ. Он не создаёт среду обитания, а разрушает её. Именно поэтому деятельность человека выделена в особую группу антропогенных (от греч. *антропос* — человек и *генезис*) экологических факторов. Это все те виды деятельности человека, прежде всего хозяйственной, которые влияют на естественную природную среду, изменяя условия обитания живых организмов.

В последние десятилетия в связи с бурным развитием техники, ростом численности населения и увеличением производства материальных благ вся Земля оказалась под негативным влиянием человеческой деятельности. Это значит, что наша планета стала антропогенной средой обитания. Доказать это положение очень легко. Специальные анализы показали, что используемые для борьбы с насекомыми-вредителями *инсектициды* (от лат. *инсекту* — насекомое и *цедо* — убиваю) сейчас можно найти в самых отдалённых уголках Земного шара — в Антарктиде или на Северном полюсе (рис. 119). Выбросы CO_2 в атмосферу привели к парниковому эффекту и привели к началу глобального изменения климата на всей планете. Одной из причин стало

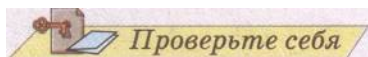


Рис. 119. Самый печально известный инсектицид — ДДТ, следы которого можно найти даже в Антарктиде.

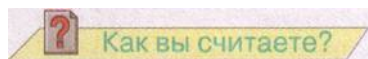
РАЗДЕЛ IV. Надорганизменные уровни организации жизни

массовое использование в холодильных аппаратах фторорганических и хлорорганических соединений числа — фреонов. Это привело к резкому увеличению озоновых дыр, сквозь которые проникает очень опасное для живых существ жёсткое ультрафиолетовое излучение.

Разные условия среды обитания, влияющие на живые организмы, называют экологическими факторами. Их делят на три группы: биотические, среди которых главными являются трофические отношения, а также абиотические и антропогенные. Несмотря на то, что биологические системы подвергаются действию группы факторов, ключевыми оказываются представленные на максимальном или минимальном пределе толерантности организмов. Такие факторы определяют состояние биологических систем и называются лимитирующими факторами.



1. На какие три группы делят экологические факторы? 2. Какие типы межвидовых взаимодействий наблюдаются в природе? 3. Каким образом закон толерантности дополняет закон минимума? Почему антропогенные факторы выделяют в особую группу?



1. Являются ли вспышки на Солнце экологическим фактором по отношению к таким видам, как лисица, барсук или медведь? 2. Можно ли логику законов минимума и толерантности перенести на человеческое общество?

§ 30.

ПОПУЛЯЦИЯ И ЕЁ СВОЙСТВА. БИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТИВНЫЕ РИТМЫ

Термины и понятия: популяция; популяционный гомеостаз; сезонность жизненных явлений; структура популяции; численность популяции; вспышки численности; сезонная и многолетняя динамики численности; вспышки численности популяции; волны жизни; биологические ритмы; биологические часы.

Понятие популяции Ни один вид живых организмов не способен жить в одиночку. И тут дело не только во взаимопомощи между живыми существами, которую в экологии называют эффектом группы, но и в том, что организмы определённого вида всегда стремятся занять самые подходящие для них места обитания. Именно на таких участках ареала происходит концентрирование особей, образующих популяцию. Термин происходит от английского слова *population* — население. Действительно, на практике чаще всего популяцию и определяют как изолированное поселение организмов одного вида, привязанное к конкретной территории или акватории (рис. 120). Чётких рекомендаций относительно размера территории, подходящей для популяции, не существует. Во многом это зависит от вида организмов и его биологических особенностей. Например, популяцией можно считать колонию *серебристой чайки*, размещающуюся на одном острове, или несколько колоний, занимающих близлежащие острова, или поселения этого вида в одном большом заливе, или даже море. Поэтому очень

часто границы между популяциями условны и определяются в соответствии с целью и задачами научного исследования.

Чем проще устроен вид организмов и чем сильнее его зависимость от условий существования, тем чётче границы его поселений определяются условиями среды обитания и, наоборот, чем более развит, подвижен и интеллектуален вид, тем большее значение при формировании популяции приобретает эффект группы (поведенческие и социальные факторы). Обычно границы популяций чётко очерчены у неподвижных организмов — растений или грибов. Они сами не способны активно выбирать места обитания, а потому концентрируются на участках со строго подходящими условиями.

Представим себе популяцию вековых дубов где-нибудь в Украинском Полесье. Они служат средой обитания для огромного количества насекомых, в том числе и жуков-короедов, для которых являются не только источником пищи, но и убежищем. В этих дубах жуки размножаются, под корой или в древесине развиваются их личинки и прячутся куколки. Таким образом здесь формируются популяции этих жуков. Ясно, что и остальные популяции этого вида также будут тесно привязаны к дубравам и оставаться стабильными на протяжении многих лет. В таких лесах в мае-июне в дуплистых деревьях, подходящих для устройства гнёзд, формируются популяции птиц-дуплогнёздников, например *большой синицы* — одного из самых обычных видов наших лесов. Однако с середины лета молодые синицы вместе со своими родителями, образовав небольшие стайки, начинают кочевать по всему лесу. Причём ближе к зиме стайки сливаются и, зачастую, даже образуются смешанные стаи разных видов синиц (к большим синицам часто прибиваются *лазорежки*, *гаички*, *длиннохвостые синицы*). В поисках пищи стайки синиц залетают в населённые пункты и города. Очевидно, ключевыми для поддержания сообщества особей такого подвижного и интеллектуального вида, как большая синица, во многом являются социальные отношения. Такие же мобильные популяции, не привязанные к одному месту обитания, образуют не только птицы, но и многие млекопитающие и рыбы. Для обозначения таких группировок часто используют специальные термины: стая, стадо, табун, косяк (у рыб), клин (у журавлей). Таким образом, у разных видов организмов, в зависимости от сезона, стадии жизненного цикла могут быть очень разными по структуре и положению популяции.



Рис. 120. Разнообразные совокупности организмов одного вида (а — ромашки на поле; б — колония пингвинов; в — клин журавлей в небе; г — стая тихоокеанского лосося — нерки, идущая на нерест) — можно называть популяциями.

РАЗДЕЛ IV. Надорганизменные уровни организации жизни

Оказывается, не только многоклеточные организмы — грибы, растения, животные, но даже бактерии предпочитают жить группами. В последнее время представления о бактериях как об одноклеточных одиночных организмах существенно изменились. Установлено, что самой естественной формой существования микроорганизмов служит биоплёнка — нечто наподобие колониального образования. Внутри биоплёнки микроорганизмы проявляют разные формы социального поведения: способность к общению, формированию многоклеточного коллектива, структура которого напоминает сообщество высших животных. Оказывается, в состоянии биоплёнки находится 90 % микроорганизмов.

Репродуктивные отношения в популяциях. Многие учёные, особенно генетики и эволюционисты, ключевым свойством популяции считают возможность составляющих её особей свободно скрещиваться друг с другом и даже рассматривают это как главный критерий популяции. Такие поселения особей одного вида, в которых самцы и самки имеют равные шансы встретиться в брачный период друг с другом и оставить потомство, принято называть **панмиктическими** (от греч. *пан* — всё и *миксис* — смешение) популяциями (рис. 121). Важной характеристикой такой популяции является то, что каждая входящая в неё особь имеет свой особый генотип. Понятно, что вероятность скрещиваний самок и самцов одной популяции гораздо выше, чем особей из разных популяций. Поэтому считается, что каждая популяция может сформировать свой особый генофонд.

Природные популяции не бывают на 100 % панмиктическими. Так же, как в человеческом обществе не каждый мужчина может образовать с понравившейся ему женщиной супружескую чету, в популяциях животных и растений существует определённая избирательность скрещиваний. Причины могут быть разными: и неравное соотношение особей разного пола в популяциях животных, когда самцам, а иногда даже и самкам, для размножения не хватает партнёра, и генетическая несовместимость, например пыльцы и пестика у растений, вызванная наличием специфических белков в клеточных мембранах, и различные этологические и даже социальные факторы

(вспомните, у большинства видов обезьян *самец-вожак* имеет *гарем*, к которому не подпускает других самцов). Тем не менее, несмотря на то, что в популяциях большинства амфимиктических видов животных и многих растений есть ограничения на свободные скрещивания, панмиксия реализуется более чем на 90 %. Это ведёт к формированию каждой особью популяции своего особого генотипа.

Следует учесть, что репродуктивные критерии популяции не подходят для организмов, размножающихся без полового процесса. Прежде всего, это отно-



Рис. 121. Население мегаполиса — один из примеров панмиктической популяции.

сится ко многим одноклеточным организмам или партеногенетическим видам, потомство которых — клоны. Также эти критерии не подходят к видам с самооплодотворением: самоопыляющимся растениям или, например, ленточным червям. Как вы помните, потомство таких организмов рано или поздно превращается в чистую линию.

Структура популяции. Хотя популяция состоит из особей одного вида, каждая из них является уникальной и отличается от других генотипом, размерами, плодовитостью, возрастом, половой принадлежностью и так далее. В этом разнообразии особей есть определённый порядок, который называют **структурой популяции**.

Очевидно, что генетическую структуру определяет способ размножения членов популяции. Если размножение происходит бесполым путём или партеногенезом, то популяция представляет собой клон или смесь нескольких клонов. Если в популяции яйцеклетки одних особей оплодотворяются сперматозоидами других, то каждая особь имеет уникальный генотип, даже если в популяции не все, а только часть скрещиваний случайны.

Важным компонентом структурной организации популяции является соотношение особей разных возрастов. Обычно в популяциях незрелых организмов и особей младших возрастов всегда больше, чем взрослых, а тем более старых. В этой закономерности можно убедиться самому: довольно легко наловить несколько десятков щучек-сеголеток размером чуть больше пальца, гораздо реже попадаются взрослые щуки массой в несколько килограммов, а гигантские особи от 10 кг и более — вообще редкость. Ту же закономерность можно проследить и в мире растений. В наших лесах, как правило, на один столетний дуб приходятся сотни молодых дубков, многие из которых ещё даже не вступили в плодоношение. Но бывает так, что популяции старятся. Это считается признаком их неблагополучия, поскольку в такой популяции подавлено размножение. Возможна и противоположная ситуация, когда в популяции почти не встречаются взрослые и старые особи. У промысловых животных такая ситуация объясняется массовым истреблением взрослой части популяции.

Ещё одним показателем популяционной структуры является соотношение полов. В идеальных условиях доли самок и самцов должны быть не равными, а слегка сдвинутыми в сторону увеличения доли самок. При таком соотношении половое размножение наиболее эффективно. Не случайно приблизительно такое соотношение мужчин и женщин наблюдается в репродуктивно зрелых частях большинства популяций человека. Тем не менее, близкое к равному соотношение полов наблюдается далеко не у всех видов животных и, более того, в разных популяциях одного вида оно может изменяться в довольно широких пределах. Обычно в тех случаях, когда популяции очень многочисленны и каждому животному не хватает ресурсов, в них становится больше самцов, если же наоборот, то — самок.

Эта зависимость соотношения полов от числа особей в популяции является важной составляющей **популяционного гомеостаза**, обеспечивающего стабильность популяции. Ведь именно та или иная представленность самок в популяции и определяет успех размножения. Если самки в дефиците, многие самцы оказываются вне процесса размножения, и оно не будет таким уж эффективным, а значит, дальнейший рост численности популяции будет ограничен, и наоборот, если самок много — все особи популяции при-

РАЗДЕЛ IV. Надорганизменные уровни организации жизни

мут участие в размножении. В таких случаях число особей в ней начнёт быстро расти.

Популяционная динамика и её причины. Главной характеристикой любой популяции является её численность, то есть количество составляющих её особей. Это очень динамичный показатель, который постоянно меняется по сезонам и годам.

Сезонные изменения численности имеют место в популяциях животных, обитающих в тех частях Земного шара, в которых происходит смена времён года и имеет место *периодизация жизненных явлений* (вспомните, что обозначают этим термином), вызванная тем, что одни сезоны благоприятны для размножения, а другие нет. Именно здесь, прежде всего у организмов, жизненный цикл которых составляет несколько месяцев (мелких ракообразных, многих видов насекомых, мышевидных грызунов), происходит *сезонная динамика численности*. В течение благоприятного сезона происходит один или несколько циклов размножения, после каждого из которых популяция резко увеличивает свою численность. Зачастую, когда в пределах одной популяции не находится места молодым особям, они начинают мигрировать в соседние или даже образуют новые популяции. В неблагоприятный для жизни и размножения зимний период происходит падение численности популяции и к весне она возвращается в те же пределы численности, которые имела весной прошлого года. Этот циклический процесс изменения структуры популяций повторяется ежегодно.

Не только сезоны года, но и разные года отличаются своими условиями. Год с ранней холодной весной и дождливым летом благоприятен для жизни влаголюбивых организмов, а поздняя дружная весна и жаркое лето подходят для засухоустойчивых и теплолюбивых. В результате в разные годы активно размножаются те или иные виды организмов. Если условия складываются очень удачно, происходят вспышки численности популяции, при которых количество особей может возрастать в сотни и тысячи раз. Очевидно, благоприятные для вида годы сменяются неблагоприятными, и за подъёмом следует падение численности. Эта особенность популяций периодически из года в год изменять свою численность названа многолетней динамикой численности. Её можно изобразить графически в виде синусоиды, периоды которой отвечают периодам подъёма и падения численности популяции (рис. 122).

Представим себе: год активного солнца, повышенная солнечная радиация стимулирует фотосинтез и высокую продуктивность травы на лугах,

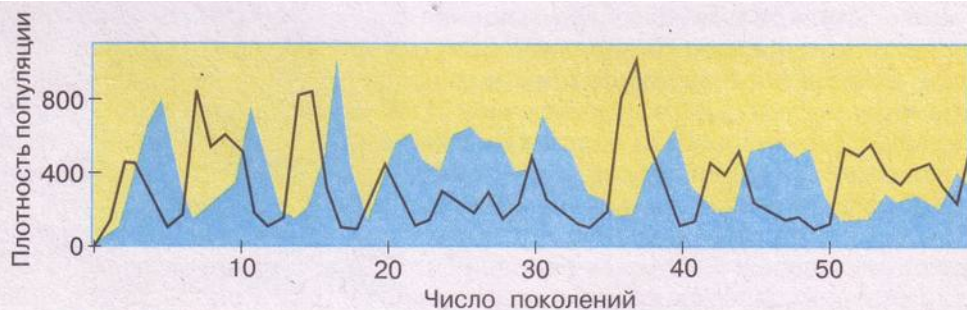
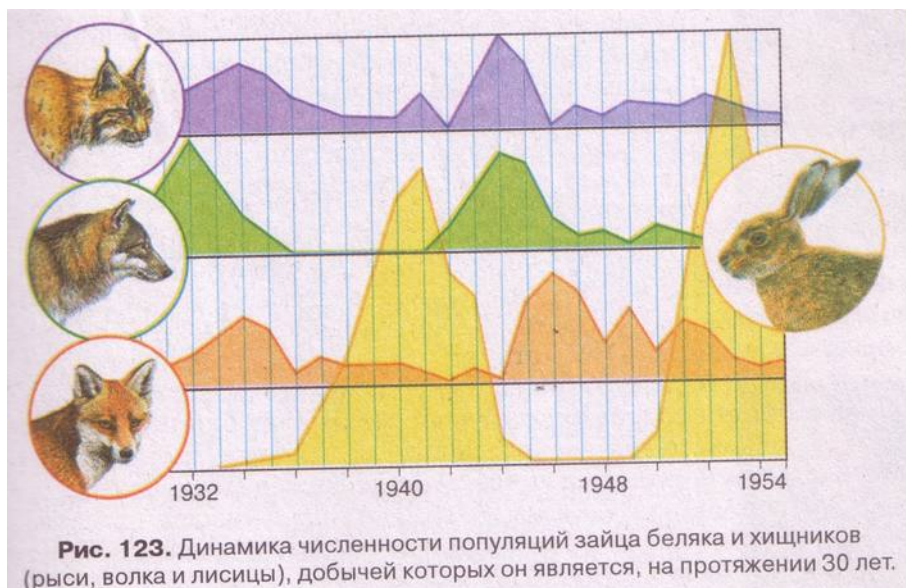


Рис. 122. Колебания численности хозяев жука-долгоносика (синий фон) и паразита — наездника (чёрная линия) на протяжении 60 лет.



которая является лучшей пищей полёвок. При избытке еды полёвки быстрее растут и созревают, чаще размножаются, причём в каждой генерации самки дают больше потомства, чем обычно. Если к этому ещё прибавится мягкая снежная зима, в условиях которой они не прекращают размножаться, то к весне произойдёт вспышка численности этого вида. Поскольку полёвки — главный объект питания хищных птиц (сов, луней, канюков) и зверей (ласок, горностаев, лисиц), то обязательно произойдёт подъём численности этих видов. Обычно подъёмы численности следуют с определённой периодичностью. У полёвок, например, они чередуются каждые 3—5 лет. Соответственно поднимается и падает численность хищных (рис. 123).

Ещё в начале прошлого столетия биофизик А. В. Чижевский установил, что вспышки инфекционных болезней имеют чёткую 33-летнюю и 11-летнюю периодичность. По его наблюдениям, уменьшение солнечной активности совпадает со спадами заболеваемости. Он объяснял механизм действия солнечной активности на популяции микроорганизмов влиянием потока ионизирующего излучения.

Самой очевидной причиной изменений численности популяций являются периодические изменения факторов среды обитания. Тем не менее, как показало моделирование на лабораторных популяциях, периодические изменения их численности обязательно происходят даже в стабильных условиях среды. В огромную клетку помещали несколько десятков мышей, которым каждый день давали строго постоянное, и на первое время более чем достаточное, количество корма и воды. Они начинали размножаться и уже через несколько поколений, когда их количество переваливало за сотню, им уже не хватало ни воды, ни пищи. Кроме того, при высокой



Рис. 124. Саранча перелётная во время массового размножения.



Рис. 125. Типичный пример циркадных ритмов. Цветок тюльпана, как и множество других, в солнечный день открывается, а ночью или в пасмурную погоду закрывается.



Рис. 126. Весна (а) и осень (б), наверное, — самые лучшие примеры фотопериодизма у растений.

плотности популяции начали развиваться инфекции. В результате часть популяции вымирала. Сохранялись самые сильные и выносливые особи, которым теперь уже вполне хватало жизненных ресурсов. Они снова начинали интенсивно размножаться, и популяция увеличивалась до тех пор, пока хватало ресурсов.

В соответствии с изменением численности популяции преобразуется и её структура. В популяции на подъёме численности большую часть составляют молодые особи; в ней обычно больше самцов. И наоборот, в состоянии депрессии популяция содержит больше самок и в ней преобладают взрослые и старые особи.

Периодические изменения численности популяций и их структуры получили название волн жизни. Особенно заметны они у быстро созревающих и плодовитых организмов, таких как насекомые или грызуны. Печальную известность, благодаря своей особенности давать вспышки численности, получила *перелётная саранча* (рис. 124), описания опустошительных набегов которой можно найти даже в Библии. Большую опасность для людей представляют и резкие подъёмы численности мышевидных грызунов, за которыми обычно следуют вспышки опасных инфекционных заболеваний, прежде всего *туляремии* и *лептоспироза*.

Адаптивные ритмы популяций и организмов. Жизнь любого организма состоит из биологических ритмов — повторяющихся изменений характера жизнедеятельности организма. Различают два типа биологических ритмов. *Внутренние ритмы* основаны на периодических физиологических процессах, протекающих внутри организма (дыхание, биение сердца и так далее). В организме человека различают не менее 300 ритмических процессов, которые образуют биологические часы организма, формируют его способность ощущать время. Биологические часы организма отсчитывают своё собственное время, а не астрономическое, хотя в ряде случаев показатели биологических и астрономических часов совпадают.

Вторую группу биологических ритмов составляют *адаптивные биологические ритмы*, возникновение которых связано с необходимостью приспосабливаться к периодически изменяющимся условиям окружающей среды.

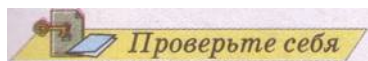
Суточные, или, как их ещё называют, *циркадные ритмы*, связаны с приспособлением организма к смене дня и ночи, а потому большинство видов имеет 24-часовую цикличность. К циркадным ритмам относятся не только фазы фотосинтеза у растений или смена сна и двигательной активности у животных, но даже и интенсивность клеточных делений, которая также зависит от времени суток (рис. 125).

Лунные биоритмы связаны с фазами луны. Их период отвечает лунному циклу (29,5 суток) или лунным суткам (24,8 часов). Поскольку лунные ритмы влияют на приливы и отливы, то они хорошо заметны у морских растений и животных, живущих в приливной зоне (например, открывание и закрывание раковин у двусторчатых моллюсков). Наблюдаются лунные ритмы даже при культивировании микроорганизмов. Сказываются они и на поведении людей. Давно отмечено, что в новолуние возрастает количество самоубийств, сердечных приступов и так далее.

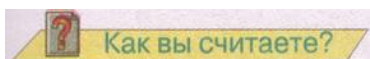
Особую роль в жизни организмов умеренной зоны играют *сезонные ритмы* (рис. 126). Их причина — не только резкие контрасты в летних и зимних температурах, но и изменения длины светового дня. Именно этот фактор, а не высокая или низкая температура весной, обуславливает сроки пробуждения деревьев после зимней спячки, а затем период цветения и плодоношения. Удлинение светового дня зимой служит для многих зверей сигналом к началу гона, а его сокращение летом для большинства перелётных птиц даёт знать: пора на юг. Эта реакция организма на продолжительность светового дня получила название фотопериодизма.

Первые трели синицы часто можно услышать уже в начале января, когда световой день только начинает увеличиваться, хотя в это время трещат рождественские морозы. Молодые соловьи готовятся откочёвывать на юг ещё в середине июля: лето в разгаре, но продолжительность светового дня уже пошла на убыль.

Популяция — население особей одного вида, обитающих на конкретной территории, представляет собой динамичную систему. Ключевым показателем любой популяции является её численность, которая во многом зависит от факторов среды и обязательно изменяется по сезонам и годам. В последнем случае принято говорить о волнах жизни.



1. Как правильно определить, что такое популяция? 2. Каковы репродуктивные критерии выделения популяции и для каких организмов они не подходят? 3. Можно ли называть сезонные изменения численности популяций волнами жизни? 4. Что такое циркадные ритмы?



1. Будет ли изменяться генетическая структура популяции при любом резком повышении или снижении её численности? Если будет, то каким образом? 2. Согласно теории относительности Эйнштейна, время на Земле и в космическом корабле, движущемся со скоростью, близкой к скорости света, течёт не одинаково. Поэтому во многих фантастических романах можно прочитать, что космонавты, вернувшиеся на Землю после многолетних странствий, остались молодыми, тогда как их сверстники на Земле стали глубокими стариками. Есть ли биологический смысл в этих рассуждениях?

ПОНЯТИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Термины и понятия: экосистема; продуценты; консументы; редуценты; сообщество; биоценоз; биотоп; биогеоценоз; консорция; биом; биота; биосфера; экологическая ниша; принцип конкурентного исключения.

Экологическая система и её составные части. Каждый, кто хотя бы немного интересовался жизнью природы, чётко представляет, что жизнедеятельность организмов обусловлена не только различными абиотическими факторами (температурой, солёностью, кислородом, магнитным полем Земли, светом, почвой, влажностью), но и биотическими, то есть взаимными отношениями разных видов живых организмов друг с другом. В результате между популяциями разных видов организмов, обитающих в определённых климатических, физических и химических условиях, возникают закономерные связи, имеющие чёткую структуру. Эти связи организмов друг с другом и с абиотическими компонентами среды обитания формируют экологическую систему (экосистему) (рис. 127).

Любая экосистема состоит из следующих компонентов:

- климатический режим, химические и физические характеристики среды;

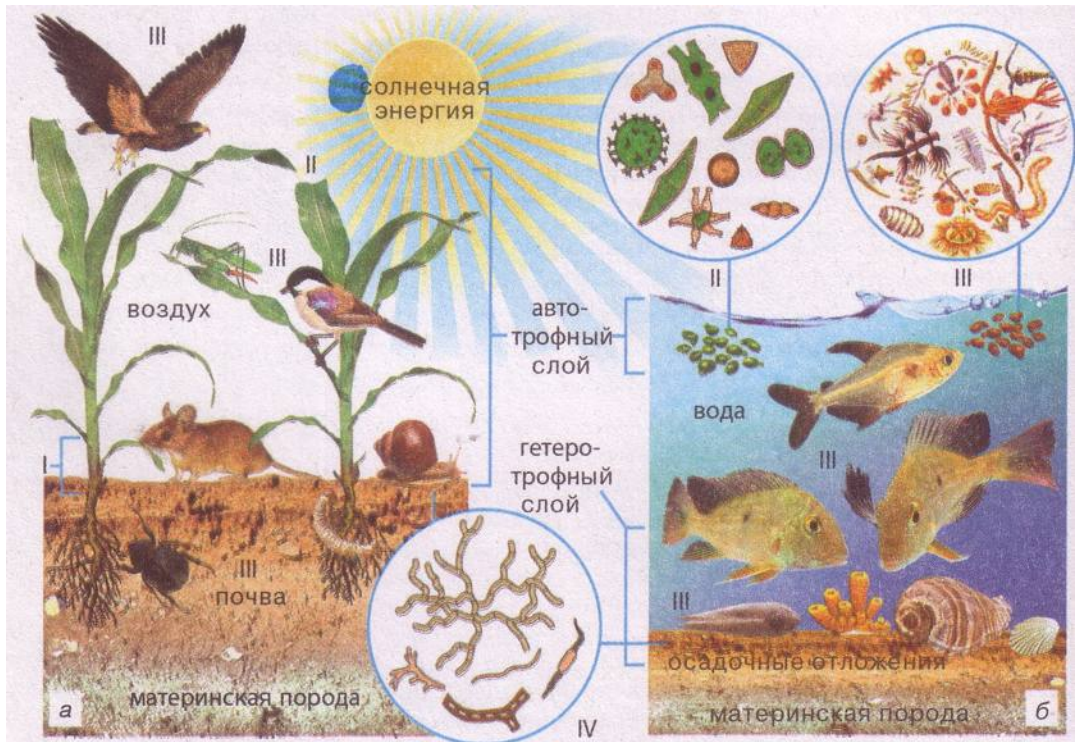


Рис. 127. Сравнение структуры наземной (а) и водной (б) экосистем:

I — абиотические вещества (неорганические и органические); II — продуценты (высшие растения на суше, одноклеточные водоросли в воде); III — консументы; IV — редуценты.

- неорганические вещества (макроэлементы и микроэлементы) и некоторые органические вещества, формирующие гумус (от лат. *гумус* — земля) почвы;
- продуценты (от лат. *продуцens* — производящий, создающий) — производители органического вещества — автотрофные организмы, главным образом, зелёные фотосинтезирующие растения;
- консументы (от лат. *консумens* — потребляющий) — потребители органического вещества — животные, паразитические грибы и бактерии, поедающие созданное растениями органическое вещество;
- редуценты (от лат. *редуцетис* — возвращающий, восстанавливающий) — бактерии и грибы, которые разрушают мёртвые тела или отработанное органическое вещество до состояния простых неорганических соединений (воды, углекислого газа, оксидов серы и др.), которые усваиваются растениями.

Таким образом, любой природный объект: лес, озеро, пруд, луг, сад, поле и даже городской двор — это экосистема, состоящая из абиотической и биотической частей. Биотическая часть включает автотрофный и гетеротрофный компоненты.

Важным свойством экосистем является их способность к саморегуляции, саморегуляции и саморазвитию.

Биогеоценоз как элементарная экосистема. Исторически сложившееся сообщество популяций разных видов животных и растений, привязанных к одному достаточно однородному по абиотическим факторам участку суши или водоёма — биотопу (от греч. *биос* и *топос* — место), формирует биоценоз (от греч. *биос* и *коинос* — общий), в котором между организмами складываются определённые отношения. Вместе биоценоз и биотоп образуют биогеоценоз (от греч. *био*, *геос* — земля и *коинос*), которым может быть весь лес или, например, только дубовая роща в сосновом бору; всё озеро или отдельные его части: прибрежные заросли тростника, мелководья с водной растительностью или глубоководье.

В качестве составных частей биоценоза обычно рассматривают: **фитоценоз** — его растительный компонент, **зооценоз** — популяции животных, **микоциноз** — совокупность грибов и **микробиоценоз** — различные бактерии.

Важной особенностью биоценоза является его способность к саморегуляции — свойство автоматически устанавливать и поддерживать на постоянном уровне биологические показатели. Она характерна не только для экологических, но и для любых других биологических систем (*приведите примеры саморегуляции на уровне клетки*). На уровне биоценоза саморегуляция проявляется в том, что, несмотря на постоянное изменение среды, а также подверженность популяций составляющих его видов волнам жизни, основные показатели экосистемы (размеры, количество видов, продуктивность) из года в год остаются стабильными.



Рис. 128. Аквариум (а) и горшок с комнатным растением (б), хотя тут и сосуществуют разные виды организмов, являются не экосистемами, а консорциями.

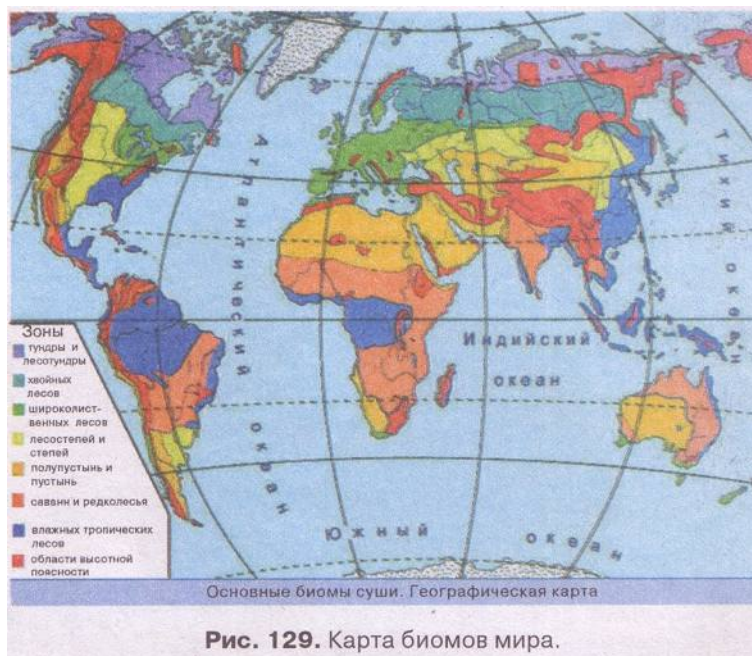
Биогеоценоз следует рассматривать как элементарную экосистему. Его нельзя разделить на экосистемы более низкого ранга, поскольку все его составляющие, даже если это сообщества организмов, уже нельзя назвать биоценозами. Возьмём, например, огромный трёхсотлетний дуб. На нём можно обнаружить десятки видов организмов, многие из которых образуют поселения из сотен особей, но это сообщество видов — не биоценоз. Согласно определению, биоценоз — это исторически сложившаяся совокупность популяций разных видов, а отдельное дерево — вовсе не популяция деревьев. Для обозначения сообщества мелких организмов, привязанного к какому-то одному крупному организму, используется специальный термин — консорция (от лат. *консорциум* — соучастие, сообщество). Примерами консорций может служить и аквариум, и горшок с комнатным растением (рис. 128) и даже рыба или мышь, в теле которых постоянно живёт немало разнообразных комменсалов (бактерий, простейших) и паразитов (плоских и круглых червей). Консорции, в отличие от биоценоза, не способны к саморегуляции и самовосстановлению.

Экосистемы высокого уровня. Биогеоценозы являются составляющими более крупных экосистем — биомом (от греч. *биос* и лат. *омат* — совокупность). Последние включают в себя все связанные друг с другом экосистемы одной природно-климатической зоны. Наземные биомы классифицируют по основному типу растительности, например, выделяют биомы широколиственного леса, тундры, влажного тропического леса (рис. 129). В пределах территории Украины выделяют четыре биома: широколиственных лесов, степи, горных лесов (Карпаты) и средиземноморской растительности (южный берег Крыма).

Часто в экологии для обозначения всей совокупности живых организмов, объединённых общим пространством и представляющих определённый срез исторического развития жизни, используют термин биота (от греч. *биос*). В отличие от биома, в котором главная роль отводится экологическим связям организмов, биота — это исторически сложившаяся совокупность видов, объединённых общей большой территорией или акваторией. Именно поэтому этим термином часто определяют ископаемую фауну и флору определённого геологического периода какого-то большого региона.

Биомы формируют биосферу (от греч. *биос* и *сфера* — сфера, шар), которая является экосистемой самого высокого уровня. Её ещё называют глобальной экосистемой Земли.

Экологическая ниша. Популяция каждого вида, входящего в биоценоз, занимает определённое место — экологическую нишу. Прежде всего, это значит, какое место занимает вид в пищевых отношениях (рис. 130, с. 188), сложившихся между организмами

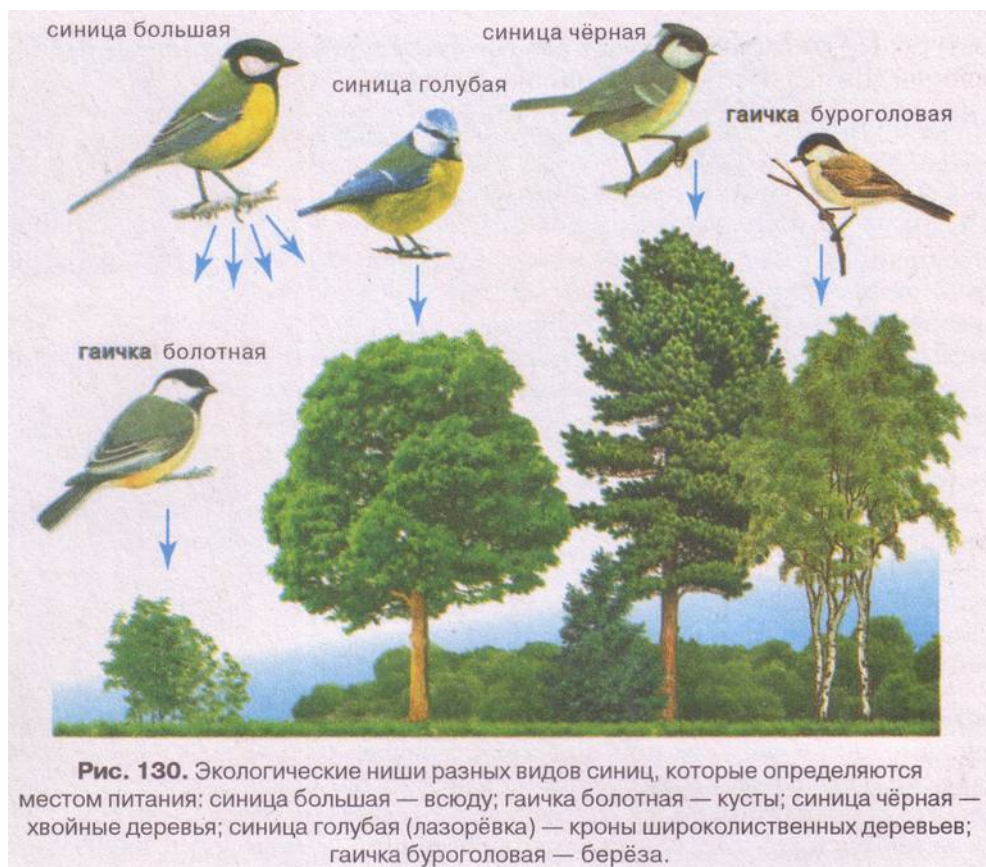


в экосистеме. Если это автотрофный вид организмов, то его место определяется тем, каким образом они получают энергию (*вспомните: автотрофы делят на фототрофы и хемотрофы*) и каким организмам служат пищей. Если это гетеротрофы, то их положение в экосистеме обусловлено тем, чем они питаются и для кого сами являются источником вещества и энергии.

Многие учёные трактуют экологическую нишу как некое физическое пространство, которое занимает популяция, с его абиотическими и биотическими условиями, тогда как другие исследователи считают, что это больше функциональное понятие, отражающее комплекс связей вида в биоценозе и его отношение к условиям среды. Например, экологическая ниша цветкового растения включает в себя количество осадков, солнечного света и минеральных веществ в почве, необходимых для нормальной жизни. Нишу животного-хищника формируют различные абиотические, прежде всего климатические, факторы, наличие жертв, а также паразиты и инфекционные заболевания, характерные для местности, в которой он обитает.

Очевидно, совершенно неправильно воспринимать экологическую нишу как нечто застывшее и неизменное. Даже её размеры в пределах одного биоценоза в зависимости от состояния популяций, сезона и года постоянно изменяются. Если вид не имеет конкурентов, то он занимает всю нишу полностью, если же имеет, то вынужден делить её с ними.

Правила взаимоотношений видов, занимающих одну и ту же экологическую нишу, определяет принцип конкурентного исключения: *два вида, конкурирующие за один и тот же набор ресурсов при условии стабильности факторов среды, не могут существовать вместе бесконечно долго. В результате один вид всегда получит преимущество перед другим и рано или поздно вытеснит его из данного биоценоза, если только более слабый вид не совершит переход в иную экологическую нишу.*



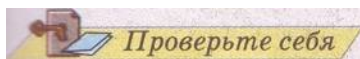
Этот принцип сформулировал российский эколог и микробиолог *Георгий Францевич Гаузе* (1910—1986). Наблюдая в лабораторных условиях за сосуществованием популяций двух видов инфузорий, он установил, что в стабильных условиях эти виды каждый в своих пробирках прекрасно растут и развиваются. Однако при образовании совместных поселений *инфузория золотистая* настолько угнетает *инфузорию тифельку*, что со временем последняя просто исчезает. Исследователю удалось добиться сосуществования этих видов, но для этого он постоянно изменял условия в пробирках.

Поскольку в природе не существует стабильной среды и, более того, даже в пределах одного биогеоценоза всегда можно найти участки с разными сочетаниями экологических факторов, то в любой экосистеме потенциальных ниш гораздо больше, чем видов, которые реально её населяют. Многие учёные даже считают, что количество ниш в любом биоценозе настолько велико, что приближается к бесконечности. В результате каждый вид, которому подходят условия существования в данной экосистеме, найдёт в ней свою экологическую нишу. Тем более, что и каждый вид экологически уникален. У него не только свои особые требования к абиотическим факторам среды, но и свои ритмы жизни, особенности питания и размножения. Поэтому, если близкие виды циклопов или дафний, которые внешне почти не отличаются, живут в одном слое воды — в любом случае у каждого из них своё положение в экосистеме. Они по-разному реагируют на свет и тем-

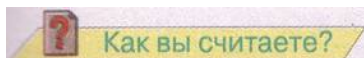
пературу, соответственно имеют разные суточную активность, сезонную динамику размножения, численности.

Популяции разных видов организмов формируют межвидовые сообщества, которые вместе с абиотическими факторами среды называют экосистемами. Экосистемы бывают нескольких уровней: элементарные экосистемы — биогеоценозы, биомы — совокупности экосистем одной климатической зоны и биосфера глобальная экосистема Земли. Мес-

то вида в экологической системе называют экологической нишей. В стабильных условиях существования виды с близкими экологическими, потребностями конкурируют, угнетая друг друга, тогда как в постоянно изменяющейся и разнообразной по условиям среде обитания даже экологически очень близкие виды могут найти свои экологические ниши.



Из каких компонентов состоит любая экосистема? 2. Почему биогеоценоз вполне можно назвать элементарной экосистемой? 3. Какие типы биомов представлены на территории Украины? 4 Сформулируйте принцип Гаузе. 5. Почему в изменчивой среде гораздо меньше конкуренция видов, чем в постоянной?



Можно ли аквариум назвать искусственной экосистемой и подходит ли к экосистеме понятие *искусственная*? 2. Попробуйте определить нишу человека в современных экосистемах.

§ 32. ПОТОКИ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ, ПИЩЕВЫЕ ЦЕПИ И ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ

Термины и понятия: пищевая (трофическая) цепь; пищевая сеть; консументы первого, второго, третьего порядков; первичная и вторичная продукция; биомасса; правило экологической пирамиды.

Пищевые цепи и трофические уровни. Ключевой процесс, происходящий в экосистемах, — перенос вещества и энергии. Этот поток направлен от продуцентов к консументам, а затем — к редуцентам. Проще говоря, перенос вещества и энергии в природе — это просто поедание одними организмами других. При этом выстраивается определённая последовательность из объектов питания и тех, кто ими питается, так как последние, в свою очередь, становятся жертвами или служат хозяевами паразитов. Всю эту последовательность живых организмов, состоящую из звеньев — видов растений, животных, грибов и бактерий, связанных друг с другом отношениями «пища — потребитель», называют пищевой (трофической) цепью.



Рис. 131. Принципиальная схема цепи выедания.

Обычно между звеньями трофической цепи не выстраиваются единичные связи, так как, например, один и тот же вид растений может быть объектом питания разных видов животных, а какой-нибудь вид животных питаться растительной и животной пищей. В результате пищевая цепь превращается в более сложную структуру — **пищевую (трофическую) сеть**.

Таким образом, даже самая просто устроенная пищевая цепь состоит из нескольких трофических уровней. Первый трофический уровень формируют зелёные растения (продуценты); второй занимают животные, питающиеся растениями (консументы первого порядка); третий уровень представляют хищники, поедающие растительноядных животных. Четвёртый и пятый трофические уровни, которые встречаются не так уж часто, — это крупные хищники, жертвами которых становятся более мелкие хищники.

Пищевые цепи. Пищевые цепи делят на два типа: *цепи выедания* (рис. 131) и *цепи разложения* (рис. 132). Типичную трофическую цепь выедания можно легко проиллюстрировать на примере пастбища лугового типа (форзац I). Её основу составляют автотрофные организмы — травянистые растения и их семена, которые поедаются растительноядными и семеноядными животными (насекомыми, птицами, грызунами, копытными). Они, в свою очередь, служат объектами питания сов, ястребов, хорьков, лисиц, волков. Многие хищники и сами становятся объектами охоты: волки часто поедают лисиц, а филины добывают ласок, горностаев и мелких сов.

Очень длинные цепи выедания в океанических экосистемах, в которых всегда есть консументы четвёртого порядка и даже могут встречаться консументы пятого порядка. Основу этих цепей также составляют автотрофные организмы, на этот раз — одноклеточные водоросли, которые парят в толще воды (их назы-



вают *фитопланктоном*). Они являются объектом питания *зоопланктона*. Эти небольшие рачки, в свою очередь, служат прекрасной пищей для мелкой рыбы (хамсы и шпротов). Эта рыбёшка — уже еда более крупных хищных рыб, например сельдей, а те, в свою очередь, — ещё более крупных хищных рыб (акул, тунцов), а также дельфинов и тюленей. Но и сами тюлени — главный объект охоты касаток.

Из-за того, что большая часть растений не потребляется растительноядными животными, а просто отмирает, в почве, в толще воды и на дне водоёмов образуется *детрит* (от лат. *детритус* — истёртый) — мелкие частицы минерализованного органического вещества, оставшегося от умерших организмов. Эти крупинки становятся пищей *детритофагов* (от лат. *детрит* и греч. *фагос* — пожиратель): бактерий, клещей, малощетинковых червей, личинок некоторых насекомых. Животные-детритофаги, а также одноклеточные простейшие, которые питаются бактериями, сами служат трофической базой для различных плотоядных животных, в свою очередь также оказывающихся жертвами хищников.

Цепи разложения распространены главным образом в лесах, но играют определённую роль и в водных экосистемах, особенно в водоёмах с высоким содержанием органических веществ. Подсчитано, что в масштабах Земли, благодаря цепям разложения, в круговорот включается до 90 % энергии и веществ, запасённых автотрофами, тогда как в круговорот посредством цепей выедания вводится только 10 %.

Биологическая продукция. Первичным источником вещества и энергии для любой экосистемы являются продуценты. На суше это — высшие растения, а в водной среде — низшие (водоросли). Именно на первом трофическом уровне создаётся **первичная продукция** — органическое вещество, образованное в результате фотосинтеза. Таким образом, первичная продукция представляет собой массу образованного растениями органического вещества. Оценивается первичная продуктивность как скорость накопления органического вещества растениями. При этом одна часть первичной

продукции идёт на обслуживание самих растений (в основном на дыхание), а вторая часть органического вещества — *чистая продукция* — становится доступной для консументов. Органические вещества, произведённые на втором и более трофических уровнях, образуют **вторичную продукцию**. По сути, это всё — консументы и редуценты — животные и сапротрофные микроорганизмы.

Как лучше всего оценить продукцию конкретной экосистемы? Проще всего — измерить биомассу, то есть определить совокупную массу всех живых организмов, обитающих в данной экосистеме. Конечно, взвесить все организмы, обитающие в биогеоценозе, не представляется возможным. Поэтому оценивают массу всех организмов, входящих в экосистему, косвенным путём — по какой-то её части (например, массе всего живого с 1 м² луга, поверхности или дна водоёма). Полученное значение перемножают на всю площадь луга или водоёма. Поскольку клетки на 80 % состоят из воды, то для получения более точных цифр продуктивности используют массу сухого вещества, которая точнее отражает продукцию органического вещества.

Пирамиды в экологии. Совершенно очевидно, что так же, как растения не способны уловить всю падающую на них солнечную энергию, так и животные не могут усвоить всю потенциальную энергию, которую они получают, поедая растения и друг друга. Значительный процент этой энергии рассеивается в виде тепла. Кроме того, часть органических веществ, синтезированных клетками растений, остаётся непереваренной. Например, пищеварительная система большинства животных не в состоянии расщепить клетчатку (*вспомните: это самое массовое органическое вещество растительных клеток*) на молекулы глюкозы — для этого у них нет специальных ферментов. Кроме того, большая часть энергии питательных веществ, усваиваемых животными, тратится на дыхание и другие процессы жизнедеятельности. Подсчитано, что только 10—15 % используется для построения новых клеток и тканей. Поэтому при переходе от одного трофического уровня к другому происходят постоянные потери, а значит, потоки вещества и энергии становятся всё более скудными. В результате даже для четвёртого трофического уровня уже почти не остаётся ни вещества, ни энергии, которые были накоплены растениями на первом уровне. В соответствии с уменьшением вещества и энергии на каждом трофическом уровне падает и количество составляющих её особей.

Таким образом, между трофическими уровнями существуют определённые количественные закономерности. Их впервые установил *Чарльз Элтон* (1900—1991). Он же сформулировал следующее положение: *число особей, образующих последовательную цепь питания, неуклонно уменьшается*. Поскольку эта закономерность обычно изображается графически в виде пирамиды, то это положение называют *пирамидой Элтона*. Проиллюстрировать схему экологической **пирамиды** (рис. 133) несложно. Пусть один дельфин за год съедает 1000 сельдей, которые, в свою очередь, поедают 15 тыс. килек, для пропитания которых нужно 2,5 т зоопланктона, для которого необходимо не менее 30 тыс. т фитопланктона. Это соотношение в продуктивности различных трофических уровней экосистемы получило название **правила экологической пирамиды**. Его можно сформулировать следующим образом: *масса каждого дальнейшего звена цепи питания прогрессивно уменьшается, причём продукция организмов каждого следующе-*

го трофического уровня всегда меньше продукции и предыдущего в среднем в 10 раз.

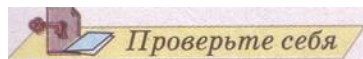
Различают три типа экологических пирамид: *пирамида чисел* отражает соотношения между числом особей на каждом трофическом уровне; *пирамида биомассы* — количество органического вещества, синтезированного на каждом из уровней; *пирамида энергии* — величину потока энергии. При этом каждый тип экологической пирамиды имеет свои достоинства и недостатки. Благодаря правилу экологической пирамиды, можно оценить количество вещества и энергии на каждом из трофических уровней и сравнить разные экосистемы между собой. Этот подход помогает оценивать максимальные размеры популяций видов, входящих в конкретную экосистему.

Любой биоценоз представляет собой многоуровневую систему — трофическую сеть, по которой передвигаются потоки вещества и энергии. Первый трофический уровень образуют продуценты — зелёные растения, второй — четвёртый формируют консументы — животные.

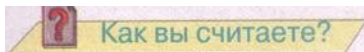
При передвижении вещества и энергии по цепям питания происходит их потеря. В результате каждый последующий уровень характеризуется приблизительно десятикратным сокращением вещества и энергии. В таком же отношении уменьшается количество организмов на каждом из уровней. Эту закономерность графически описывают в виде пирамиды. Поэтому она получила название *правило экологической пирамиды*.



Рис. 133. Экологическая пирамида отображает соотношение численности организмов, массы и энергии в экосистемах на разных трофических уровнях.



К какому трофическому уровню относят растения, а к каким — хищных животных? 2. Какие цепи питания: выедания или разложения более энергоёмки? 3. Как можно измерить биомассу в экосистеме пойменного луга площадью 200 км²? 4. Каковы причины того, что при переходе из одного трофического уровня на другой происходит уменьшение вещества и энергии? 5 Как формулируется правило экологической пирамиды?



1. Почему в наземных экосистемах очень редко встречаются четыре трофических уровня, тогда как в Мировом океане — это обычное дело? 2. Каких видов животных больше: питающихся растительной пищей, всеядных или хищных? Попытайтесь объяснить эту закономерность.

§ 33.

ДИНАМИКА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭКОСИСТЕМ

Термины и понятия: сукцессии (первичные, вторичные); климакс; экотоны; агроценозы; поликультура.

Почему изменяются экосистемы. Важным свойством экосистемы, отличающим её от простой совокупности организмов, является её устойчивость — свойство сохранять структуру и функциональные параметры стабильными на протяжении многих лет. Это достигается способностью биоценозов к саморегуляции и самовоспроизводству. Тем не менее, при определённых условиях сообщества организмов начинают быстро преобразовываться.

В настоящее время в Украине сложилась именно такая экологическая ситуация. Действительно, хорошо знакомый лес за 20 лет так меняется, что его трудно узнать. И дело не только в том, что деревья стали выше, а полог плотнее, но и в том, что появился густой подлесок из орешника и малины, сменился травостой (вместо злаковых — папоротники), на смену одним насекомым и птицам пришли другие, уже даже нет тех грибов, которые собирал в детстве. Похожую картину можно наблюдать и с некогда быстротекущей речкой с прозрачной водой — она заилилась, заросла, течение замедлилось, вода, насыщенная органическими веществами потемнела, рыбы стало совсем мало. Во многих местах заливные пойменные луга просто на глазах превратились в редколесье берёзы и осины. Очевидно, что экосистемы были выведены из состояния равновесия, и наблюдающиеся в них преобразования обусловлены стремлением биоценозов вновь перейти в устойчивое состояние. Что же заставляет экосистемы меняться?

Сообщество организмов может оставаться стабильным при постоянстве климатических и физических факторов среды.

Из-за потепления климата, природных катастроф (наводнений, засух, пожаров) и негативного влияния деятельности человека (вырубки лесов, распашки лугов и степей, зарегулирования рек) условия постоянно изменяются, что влечёт за собой изменение видового состава биоценоза и нарушение его экологических параметров. Кроме того, изменяется и структура популяций видов, формирующих облик экосистем. Не случайно всё больше на слуху выражение «стареют леса». К этому следует добавить и то, что экосистемы не изолированы глухой стеной, в них активно вселяются новые виды. Только на территории Европы насчитывается не менее 10 тыс. чужеродных видов растений, грибов и животных, большая часть которых завезена человеком. Как правило, это экологически агрессивные виды, способные быстро создавать многочисленные



Рис. 134. Небольшая рыбка ротан-головешка стала настоящим бедствием для рыбного населения многих водоёмов Украины.



Рис. 135. Схема первичной сукцессии.

популяции. Они активно влияют на исторически сложившиеся видовые сообщества. Например, вселение небольшой рыбки *ротана-головешки* с Дальнего Востока (рис. 134) привело к тому, что сейчас во многих водоемах он оказался единственным видом рыб. Эта прожорливая всеядная рыба просто выела икру других видов. К тому же она легко переносит дефицит кислорода в летнюю жару и промерзание водоёма зимой.

Такие вполне закономерные замены одних видовых сообществ другими, связанные с преобразованиями экосистем, называют сукцессиями (от лат. *суццессио* — преемственность, наследование).

Какими бывают сукцессии. *Первичные сукцессии* (рис. 135) возникают в местах, где жизнь на какое-то время полностью исчезла, например, на склонах вулканов, по которым текла лава. Первопоселенцами таких участков становятся лишайники. Для их существования не нужны никакие другие организмы, а только твёрдый субстрат, к которому они прикрепляются. Затем по мере наноса ветрами грунта появляются мхи и травянистые растения. Следующий этап — кустарниковые сообщества с участием различных видов ив. В этот период развития экосистемы уже появляются популяции различных беспозвоночных, а со временем, когда начинают формироваться хвойные леса, сюда проникают и позвоночные.

Вторичные сукцессии (рис. 136) могут быть следствием стихийных бедствий, изменений климата или разрушительного влияния человека. Типичный пример вторичной сукцессии — это восстановление экосистемы соснового леса после пожара. При этом коренным образом меняются абиотические условия: прежде всего режим освещенности, температуры и влажности. Поэтому вначале из сохранившихся в почве семян вырастают светолюбивые и сухолюбивые травянистые растения, и пожарище зарастает однолетними и многолетними травами. Затем на этом месте постепенно формируются непролазные малинники, в которых местами пробиваются молодые берёзки. Со временем образуется березовый лес, под пологом кото-



рого происходит восстановление соснового леса — начинают расти сосны и через 100—150 лет на этом месте может опять появиться настоящий сосновый бор. Причём, это при условии, что не произойдут новые пожары или лет через пятьдесят этот лес не вырубят.

Из-за того, что сукцессии — это, прежде всего, смены фитоценозов, а продолжительность жизни большинства многолетних растений насчитывает самое меньшее несколько десятилетий, то восстановление уничтоженных стихией или человеком экосистем занимает сотни лет. В природных условиях Украины рекордсменом в этом отношении являются дубравы, период возрождения которых охватывает не одну сотню лет. Поэтому можно не сомневаться, что при нынешнем отношении к охране лесов возобновить вырубленные дубравы уже практически невозможно.

Ни в коем случае не следует воспринимать сукцессии только как экологический прогресс — преобразование простой экосистемы в сложную, одноярусной в многоярусную, менее продуктивной в более продуктивную. Существуют и так называемые *регрессивные сукцессии*. Они связаны с упрощением экосистем, уменьшением ярусности, снижением численности организмов и понижением продуктивности. Их причиной являются разрушительные воздействия человека на среду.

Типичным примером регрессивной сукцессии является современная экосистема Азовского моря. Некогда это был самый продуктивный морской водоём в мире. Его опреснённая вода хорошо прогревалась, поэтому здесь водились как морские, так и пресноводные организмы, морская, пресноводная и проходная рыба. Зарегулирование рек Дона и Кубани уменьшило сток пресной воды в Азовское море, оно стало солёным и не подходящим для многих ценных видов. Кроме того, многочисленные сейнеры просто исчерпали запасы рыбы. Сейчас в Азовском море почти не осталось осетровых, черноморских сельдей, стало очень мало тюльки, хамсы, судака и тарани. Даже запасы бычков уменьшились в 10 раз. Исчез и ряд видов

моллюсков и ракообразных. Зато их место заняли медузы и гребневики — примитивные беспозвоночные, относящиеся к отдельному типу, внешне напоминающие медуз. В результате Азовское море из самого продуктивного стало местом экологической катастрофы.

Чтобы проиллюстрировать, как много было рыбы в Азовском море, можно привести такой пример. Северное побережье Азовского моря — степи, а потому дрова здесь всегда были большим дефицитом. Поэтому ещё в начале XX ст. в холодные зимы местные жители топили печи... вялеными судаками!

Какие экосистемы являются стабильными. Каждая сукцессия завершается периодом стабильности, который принято называть климаксом (от греч. *климакс* — высшая точка, кульминация). Это состояние динамического равновесия экосистемы настолько устойчиво, что считается: в таком положении любое сообщество организмов может пребывать бесконечно долго. Популяции, составляющие климаксное сообщество, не склонны ни к резким всплескам численности, ни, наоборот, к депрессиям, для них характерна постоянная высокая продуктивность. Очень важной составляющей стабильности биоценозов является равновесие между организмами и физическими факторами среды обитания.

Большая часть исторически сформировавшихся экосистем, не нарушенных деятельностью человека или стихийными бедствиями, относится к разряду стабильных. Примером устойчивой экосистемы может служить пойма равнинной реки — луг с многочисленными озерцами. Каждое лето на лугу из занесённых семян начинают прорастать многочисленные деревца, кустарники и травянистые растения, в принципе не свойственные пойменному фитоценозу. Однако весенние паводки всякий раз губят неприспособленные к длительному пребыванию в воде растения, заполняют озерца свежей водой, очищая их дно от ила. Таким образом, происходит ежегодное обновление пойменной экосистемы, после которого она возвращается в исходное состояние. Зарегулирование реки дамбой предотвращает ежегодные паводки. В результате коренная экосистема разрушается: луг зарастает кустарниками и деревьями, исчезают влаголюбивые растения, на их месте распространяются чужеродные сухолюбивые виды, склонные к экспансиям и всплескам численности, озёра сначала заболачиваются, а затем высыхают. Иными словами, происходят сукцессии. Через несколько десятилетий на месте луговой поймы можно наблюдать заросли кустарников или редколесье.

Типичными климаксными экосистемами умеренных широт являются дубравы (рис. 137),



Рис. 137. Дубовый пралес — типичный пример климаксной экосистемы.

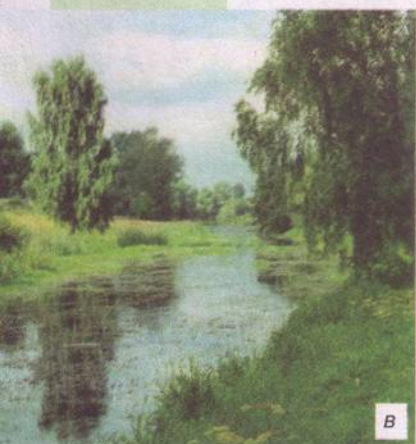


Рис. 138. Самые продуктивные участки — экотоны: а — опушка; б — лиман; в — пойма реки.

образованные вековыми деревьями. Вырубка таких дубов приводит к тому, что их место занимает подрост лещины, берёз, осин и сосен. В результате разреженный светлый лес с подстилкой из трав превращается в густые заросли с совершенно другим составом травянистых растений и животных.

Ныне в Украине коренные исторически сложившиеся сообщества организмов — большая редкость. Очень мало осталось незарегулированных рек, девственных пойм и заливных лугов, почти все вековые дубравы и боры вырублены. Только в Карпатах или глухих районах Полесья ещё сохранились участки первобытного леса — *пралеса*, которые можно назвать климаксными сообществами.

Какие сообщества самые продуктивные. Экосистемы отличаются своей продуктивностью, которая, прежде всего, зависит от их географического положения на поверхности Земного шара. Самыми продуктивными биомами суши являются влажные тропические леса, а Мирового океана — коралловые рифы. Именно в этих экосистемах больше всего производится и транспортируется органического вещества за единицу времени. Высокий потенциал этих экосистем объясняется их близким расположением к экватору — здесь самая большая солнечная радиация и постоянно высокая температура, следовательно, биохимические реакции в клетках проходят очень быстро, а фотосинтез осуществляется в течение всего года.

Биоценозы могут отличаться своей продуктивностью и в пределах одного биома. Многоярусные зрелые экосистемы, в состав которых входит большое количество видов организмов, занимающих разнообразные экологические ниши, более продуктивны, чем одноярусные с бедным видовым составом. Однако самыми продуктивными и богатыми в видовом отношении являются сообщества организмов на границах двух биомов (например, зон широколиственного леса и степи), ландшафтов (леса и поля), сред обитания (морской и пресноводной). Это связано с тем, что такие места населены очень густо. Здесь встречаются как виды, приуроченные к каждому из типов экосистем, так и организмы, обитающие только в таких приграничных местах. Повышение видового разнообразия и продуктив-

ности в пограничных пространствах часто называют «эффектом опушки», а такие места — экотонами (от греч. *оикос* — жилище и *тонос* — напряжение). Они имеют специфическую структуру и чрезвычайно важны для сохранения видового и биологического разнообразия (рис. 138).

Экотоны — не только опушки лесов, но и поймы рек, морские побережья и лиманы — места, где сталкивается пресная речная и солёная морская вода. На таких опреснённых участках обитают морские, проходные и даже пресноводные рыбы. Самым большим экотоном Украины является Азовское море. Этот водоём правильнее называть не морем, а огромным лиманом Дона. Не случайно древние греки называли его Мейотийским болотом.

Самые бедные экосистемы Самые бедные — полярные арктические и тундровые экосистемы. Здесь самая низкая среднегодовая температура, самая скудная солнечная радиация, а фотосинтез происходит только на протяжении двух-трёх месяцев в году.

Но и в пределах одной природно-климатической зоны можно выделить разные по продуктивности экосистемы. Наименее продуктивными являются сельскохозяйственные угодья — агроценозы (от греч. *агрос* — поле и *коино* — общий) — искусственные экосистемы, созданные человеком в результате применения комплекса агротехнических приёмов обработки грунта. Это все территории сельскохозяйственного предназначения, на которые приходится сейчас 10 % поверхности Земли.

Агроценозы отличаются от естественных экосистем несколькими ключевыми обстоятельствами.

Сельхозугодья дают биологическую продуктивность только в определённые периоды года. Например, поле яровой пшеницы продуктивно три—четыре месяца в году. В этот период тут не только растёт пшеница, но и поселяются насекомые, птицы и грызуны. В оставшееся время — это голая земля, в которой, несомненно, сохраняется жизнь, хотя продуктивность становится гораздо ниже. Для сравнения: подобные участки степи высокопродуктивны на протяжении большей части года.

Агроценозы — это монокультуры с низким уровнем биологического разнообразия (рис. 139). Кроме ключевой культуры на полях могут встречаться как случайные виды, так и виды, способные питаться видом растения, которое здесь выращивают. Причём эти виды человек рассматривает как вредителей и постоянно ведёт с ними борьбу.

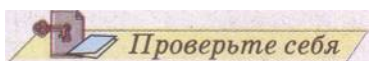
Агроценозы в отличие от естественных экосистем не способны к самовосстановлению и саморегуляции. Они постоянно находятся под угрозой уничтожения в результате массового размножения вредителей или резкого распространения болезней и требуют постоянной поддержки человека.



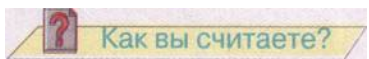
Рис. 139. Пшеничное поле — экосистема, характеризующаяся не только обеднённым биологическим разнообразием, но и низкой продуктивностью по сравнению с естественными экосистемами.

Важной особенностью любого сообщества является его стремление к стабильности и равновесию с окружающей средой. Тем не менее, постоянные изменения среды обитания, вызванные изменениями климата, стихийными бедствиями и деятельностью человека, приводят к сукцессиям — Закономерным сменам биоценозов. Конечной целью этих изменений является достижение стабильного состояния, которое в экологии называют климаксом.

Экосистемы отличаются своей продуктивностью. Самыми продуктивными являются тропические экосистемы, а также пограничные сообщества организмов в экотонах — переходных зонах между разными экосистемами, ландшафтами или средами обитания. Наименее продуктивны арктические и тундровые экосистемы, а также агроценозы.



1. Почему одна экосистема сменяет другую? 2. Чем вторичная сукцессия отличается от первичной? 3. Что является завершающей стадией любой сукцессии? 4. В каких местах Земного шара находятся самые продуктивные и самые бедные экосистемы? 5. Почему в экотонах собираются самые продуктивные сообщества организмов? 6. Отчего агроценозы называют искусственными экосистемами?



1. Можно ли назвать современный Днепр климаксовой экосистемой или ему свойственны постоянно идущие сукцессии? Ответ обоснуйте. 2. Почему леса являются более продуктивными экосистемами, чем степи?

§ 34. БИОСФЕРА И ЕЁ ГРАНИЦЫ

Термины и понятия: живое вещество; почва; ноосфера.

Что такое биосфера. Изучение разнообразия форм организации живого и выяснение закономерностей его развития не будет полным без выяснения места и роли живых организмов на планете Земля.

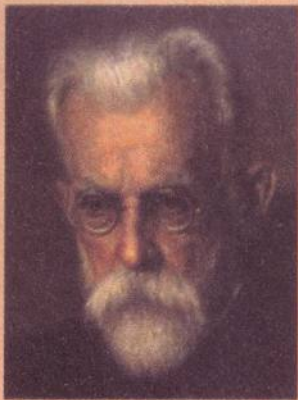


Рис. 140. В.И. Вернадский.

Биосфера — экосистема высшего порядка. Её часто называют живой оболочкой Земли — сферой, населённой живыми организмами. Формировалась биосфера в течение миллиардов лет в процессе эволюции живого. В последнее время всё чаще используют и другое определение биосферы — область распространения жизни на любой планете. При этом совсем не обязательно, чтобы жизнь на других космических телах имела такую развитую форму, как сейчас на Земле. Она может напоминать жизнь на Земле в момент её зарождения, то есть 3—4 млрд лет назад и быть представленной какими-то *протоорганизмами* (от греч. *протос* — первый и *организмы*), заселяющими небольшие полости в твёрдом суб-

страте или прячущимися от солнечной радиации под плотным покровом ледовых океанов (вспомните: всё живое на Земле от губительного излучения защищает озоновый слой атмосферы).

Термин *биосфера* в научное обращение ввёл французский зоолог и эволюционист Ж. Б. Ламарк ещё в начале XIX века. К науке о Земле он был в 1875 г. применён Э. Зюссом (1831—1914). Целостное учение о биосфере создал отечественный учёный, первый президент Национальной академии наук Украины *Владимир Иванович Вернадский* (1863—1945). Он стал основоположником новой науки — биогеохимии, связывающей протекающие на Земле химические процессы с химическими процессами в живых организмах. Именно он доказал роль живых организмов в преобразовании земной поверхности.

Границы биосферы. Биосфера — особая геологическая оболочка, населённая живыми организмами (растениями, животными, микроорганизмами) и человечеством. Именно здесь проявляется их деятельность. Биосфера занимает всю поверхность Земли. В неё входит верхняя часть *литосферы* (от греч. *литос* — камень и *сфеире*), вся *гидросфера* и нижняя часть *атмосферы* (от греч. *атмос* и *сфеире*) — *тропосфера* (от греч. *тропэ* — перемена и *сфеире*). Границы биосферы определяются условиями, подходящими для жизни. Верхний предел жизни в атмосфере ограничен интенсивной концентрацией ультрафиолетовых лучей; нижний предел жизни в литосфере — высокой температурой (свыше 100°C). В крайних пределах атмосферы встречаются только наиболее просто устроенные организмы — бактерии. Специальные исследования показали, что споры аэробных бактерий и некоторых грибов заносятся на высоту 20 км, а анаэробные бактерии вместе с водой из месторождений нефти находят на глубине свыше 3 км (рис. 141).

Самая высокая концентрация живой массы в биосфере — в зонах соприкосновения различных геологических слоёв: литосферы и атмосферы, гидросферы и атмосферы, гидросферы и литосферы. Именно у поверхности суши и океана создаются наиболее благоприятные условия для жизни: оптимальная температура, высокая влажность, насыщенность кислородом и другими химическими элементами, необходимыми для питания и жизнедеятельности организмов.

Что такое живое вещество. В составе биосферы различают следующие основные типы веществ.

Живое вещество — совокупность тел живых организмов.

Массу живого вещества оценивают десятками триллионов

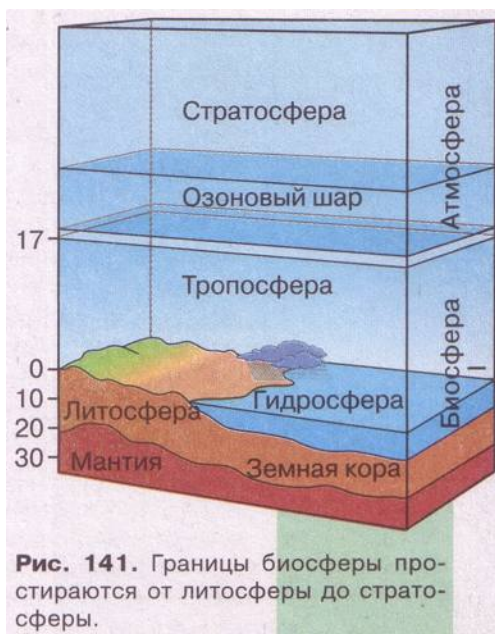


Рис. 141. Границы биосферы простираются от литосферы до стратосферы.

тонн, что, несмотря на внушительность цифры, составляет не более одной миллионной доли массы других оболочек нашей планеты. Тем не менее, несмотря на свой скромный вклад в общую массу Земли, живое вещество, по словам В. И. Вернадского, является одной «из самых могущественных геохимических сил нашей планеты», так как многие изменения земной коры обусловлены именно деятельностью этого вещества. В пределах биосферы оно распределено очень неравномерно.

Живое вещество обладает огромной свободной энергией, которая в количественном отношении сопоставима с потоками горячей лавы, стекающей по склонам вулканов. Именно поэтому в живом веществе химические реакции идут в тысячи и миллионы раз быстрее, чем в неживом. Основу живого вещества составляют особые органические соединения, в том числе белки, ферменты и нуклеиновые кислоты (*вспомните, какие ещё группы органических веществ являются обязательными компонентами клеток*).

Ещё одним компонентом биосферы являются *биогенные вещества*, являющиеся продуктами деятельности живых организмов. К ним относятся природный газ, нефть, каменный и бурый уголь, торф.

Косное вещество — это химические продукты, образующиеся без участия живых организмов (песок, гранит, вода и прочее). Почва на суше и ил на дне водоёмов являются так называемым *биокосным веществом*. В его создании одновременно принимают участие живые организмы и геологические процессы.

Распределение живого вещества на поверхности Земли. На суше живое вещество распределено очень неравномерно. Его масса от полюсов к экватору увеличивается. Поскольку основную биомассу в экосистемах формируют растения, то не случайно к экватору количество видов этого царства увеличивается в десятки раз. В тундре, где в основном растут мхи и лишайники, растений не более 500 видов, в хвойных, широколиственных лесах и степи их до 2 тыс., в субтропиках — более 3 тысяч. Самое большое разнообразие и, соответственно, биомасса растений во влажных тропических лесах. Здесь численность видов достигает 8 тысяч. Благодаря теплу и влажности, обычная высота деревьев в тропических лесах составляет 110—120 м (*сравните: сосны, как правило, достигают 50 м в высоту*), что позволяет формировать многоярусные высокопродуктивные экосистемы.

Очевидно, что и численность видов, и биомасса животных, являющихся консументами, также увеличиваются от полюсов к экватору пропорционально биомассе и численности видов растений. Причём, чем больше видов входит в состав биоценоза, тем более сложными и замысловатыми становятся трофические цепи, тем более специализированными виды и тем более узкими экологические ниши, которые они занимают.

Подобным образом живое вещество распределено и в Мировом океане. Ближе к экватору, особенно на коралловых рифах,

наблюдается самое большое разнообразие живых организмов.

Живое вещество суши. Поверхностный рыхлый плодородный слой земли, в котором растут растения и обитает множество животных, грибов и бактерий, называют почвой.

Вода дождей и тающих снегов обогащает почву кислородом и растворяет находящиеся в ней минеральные соли. Часть растворённых веществ удерживается в почве, часть выносится в реки, а затем в Мировой океан. Почва испаряет поднимающуюся по капиллярам грунтовую воду. Благодаря этому, происходит движение воды по капиллярам почвы и выпадение солей в разных её слоях.

В почве идёт газообмен. Ночью при охлаждении в неё проникает воздух. Кислород воздуха поглощают почвенные животные и корни растений, а проникший в почву с воздухом азот улавливают азотфиксирующие бактерии. Днём при нагревании почвы происходит обратный процесс: выделяются углекислый газ, сероводород и аммиак.

Именно в почве и на её поверхности происходит образование живого вещества суши (рис. 142). Особое значение для плодородия почвы имеет наличие в ней перегноя. В бедных подзолистых почвах его толщина составляет примерно 5—10 см, а в чернозёмных достигает 1—1,5 метра.

Почва густо заселена живыми организмами. Биомасса одних дождевых червей, например, в глинистых почвах достигает 1,2 т на 1 га, или 2,5 млн особей. Количество бактерий в 1 г почвы измеряется сотнями миллионов.

Все процессы, происходящие в почве, входят в круговорот веществ биосферы.

Живое вещество Мирового океана. Основным веществом любого организма является вода. Не случайно водная среда очень благоприятна для жизни и, как считается, стала её колыбелью (рис. 143). В состав воды Мирового океана входят минеральные соли, содержащие около 60 химических элементов, в ней растворяются поступающие из воздуха кислород и углекислый газ. Кроме того, водные животные при дыхании также выделяют в воду углекислый газ, а водоросли в процессе фотосинтеза обогащают её кислородом.

Мировой океан занимает более 2/3 поверхности нашей планеты. Тем не менее водные продуценты синтезируют только 1/3 всего органического вещества планеты. В Мировом океане биомассы в 1000 раз меньше, чем на суше. Использование энергии солнечного излучения на площади океана составляет всего 0,04 %, тогда как на суше — 0,1 %. Фотосинтез происходит главным образом в верхнем слое воды — до 100 метров. Его осуществляют микроскопические водоросли, образующие фитопланктон (как вы помните, он является основой цепей выедания). Водорослями и простейшими питаются различные рачки, которых поедают рыбы. Они же, в свою



Рис. 142. Почти вся земная суша покрыта живым веществом.



Рис. 143. Рыбы, кораллы, губки, водоросли и многие другие организмы образуют живое вещество Мирового океана.

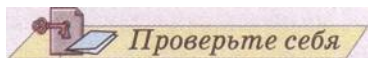
очередь, идут в пищу хищным рыбам и рыбадным птицам. Планктоном питаются и самые большие животные на планете — *усатые киты*.

В океане, кроме планктона и свободноплавающих животных, много организмов, прикреплённых ко дну и ползающих по нему. Это донное сообщество организмов, как вы помните, называется бентосом. Поскольку умершие организмы оседают на дно, то на дне океана так же, как и на поверхности суши, образуется детрит, в котором живут бактерии, превращающие органические остатки в неорганические вещества. В свою очередь, они сами служат основой цепей питания, которые получили название *цепи разложения*.

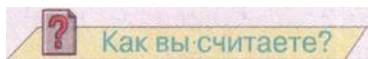
Что такое ноосфера. Биосфера постоянно развивается. В период зарождения жизни она была представлена живым веществом микроорганизмов и биогенным веществом — результатом их жизнедеятельности. Затем по мере возникновения многоклеточных организмов живая оболочка стала значительно мощнее. В этот период она включила в себя все живые организмы, обитающие в Мировом океане. Около 600 млн лет назад, когда жизнь проникла на сушу, биосфера распространилась на всю поверхность Земли. Но на этом её развитие не прекратилось. Следующей, как считают, высшей стадией эволюции биосферы, связанной с развитием человеческого общества, станет ноосфера (от греч. *ноос* — разум и *сфера*) — часть планеты и околопланетного пространства со следами деятельности человека. Когда разумная человеческая деятельность приобретает планетарное значение, она становится определяющим фактором существования и развития биосферы. В. И. Вернадский считал, что человеческий разум — это сила геологического и даже космического уровней. Термин *ноосфера* предложил профессор математики *Эдуард Леруа* (1870—1954).

Биосфера — живая оболочка Земли — является глобальной экологической системой, части которой точно так же зависят друг от друга, как компоненты одного биогеоценоза. Ключевым понятием в учении о биосфере является понятие живого вещества — всех организмов, живущих на нашей планете.

Биосфере, как и любому другому биологическому объекту, свойственно развитие. Вершиной развития биосферы является становление ноосферы — части планетного и околопланетного пространства, определяющим фактором существования и развития которой является разумная человеческая деятельность.



1. Почему биосферу называют глобальной экосистемой? 2. Где проходят границы биосферы и в каких местах биосферы концентрируется самая большая масса живого вещества? 3. Какие части земной поверхности более продуктивны? 4. Где выше эффективность усвоения солнечной энергии: растениями в Мировом океане или на суше? 5. Какое содержание вкладывают в понятие биосфера?



1. Почему на суше производится гораздо больше органического вещества, чем в Мировом океане? 2. Можно ли считать результаты деятельности человека в планетарном масштабе свидетельством прихода эры разума?

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ КАК ОСНОВА БИОСФЕРЫ

Термины и понятия: биогенная миграция химических элементов; нитрифицирующие и денитрифицирующие бактерии, азотобактерии; энергетический баланс Земли.

Как происходит круговорот вещества. Зелёные растения, поглощая световую энергию Солнца, из простейших неорганических соединений (воды, углекислого газа и минеральных солей) синтезируют органические вещества — первичную продукцию для животных, грибов и бактерий. Животные эту первичную продукцию превращают во вторичную. Сапротрофные (от греч. *сапрос* — гнилой и *трофос* — пища) бактерии и грибы разрушают первичную растительную и вторичную животную продукцию, оставшуюся от умерших организмов, опять до простых неорганических соединений. Таким образом, зелёные растения являются производителями органического вещества, животные — его потребителями, а бактерии и многие грибы — его разрушителями.

На Земле каждую секунду умирают миллионы организмов. Поэтому разложение органических соединений на минеральные вещества при гниении мёртвых тел растений и животных — один из самых глобальных процессов в биосфере. Именно поэтому выдающийся микробиолог Луи Пастер (1822—1895) назвал бактерии «великими могильщиками природы». При разложении органических соединений в атмосферу выделяется большое количество углекислого газа и водорода. Таким образом микроорганизмы принимают значительное участие в геохимических процессах, круговороте вещества в биосфере, а также в выводе веществ из круговорота и откладывании их залежей в земной коре.

Принципиальная схема круговорота вещества в биосфере такова: неорганические вещества → органические соединения → неорганические вещества. В этот процесс вовлечены как многие простейшие неорганические соединения, так и все химические элементы, постоянно входящие в состав живых организмов.

Круговорот воды. Вода — одно из самых динамичных соединений. Она находится в постоянном движении — переходит из одного физического состояния в другое. Её круговорот чрезвычайно важен для всего живого. Испаряясь с поверхности Мирового океана, пресноводных водоёмов, почвы и растений, вода сначала накапливается в атмосфере, а затем выпадает в виде осадков. Собственно, это и есть простейшая схема её круговорота (рис. 144). В результате количество воды на Земле остаётся постоянным, лишь изменяются её свойства (из солёной становится пресной) и физическое состояние, которое может быть газообразным, жидким и твёрдым. В Мировой океан выпадает

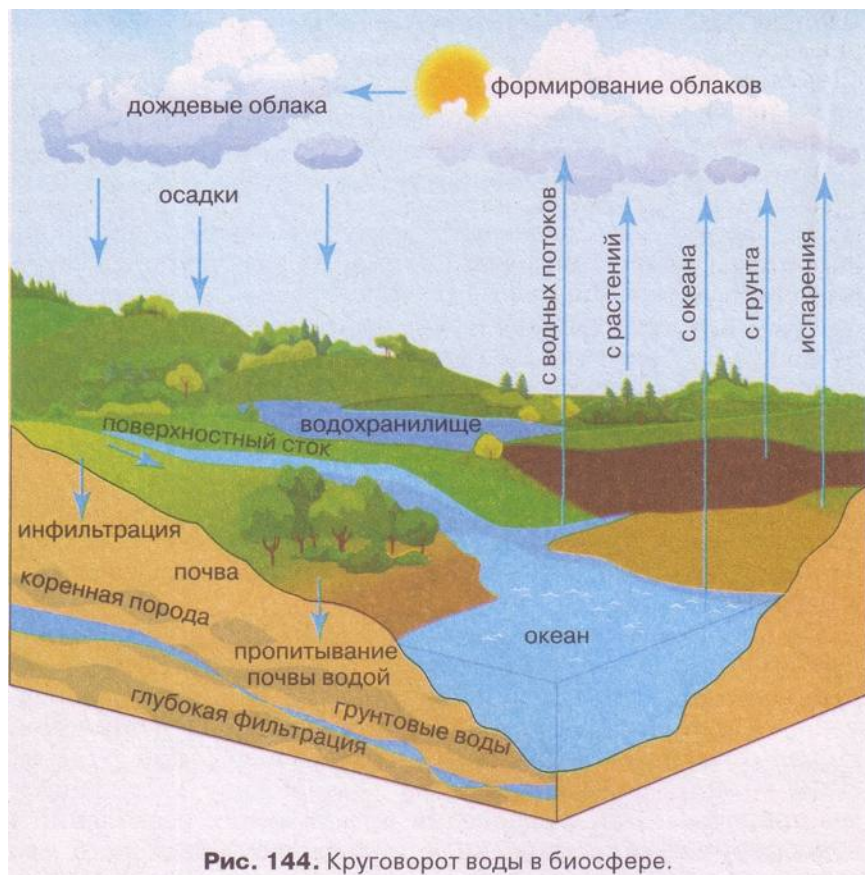


Рис. 144. Круговорот воды в биосфере.

80 % осадков. Однако особую ценность представляют именно те 20 % воды, которые выпадают на сушу. Ведь именно пресная вода поддерживает основную массу живого вещества на планете. Часть её наводняет почву и пополняет запасы грунтовых вод, а часть, собираясь в ручейки, речушки и реки, со временем попадает в Мировой океан. Воду из почвы берут растения, которые затем испаряют её благодаря механизмам транспирации.

Биогенная миграция атомов. В биосфере происходит постоянная миграция химических элементов, их перемещение от одного вида организмов к другому. Осуществляется она при непосредственном участии микроорганизмов, растений и животных и представляет собой постоянный круговорот химических элементов, переходящих из организма в организм, затем в неживую природу и снова в организмы. Благодаря механизму круговорота, в биосфере поддерживается относительно постоянное количество химических элементов и простейших химических соединений — они никуда не исчезают и нигде не возникают.

В круговороте участвуют те же самые элементы, что входят в состав живых организмов. Для биогенной миграции харак-

терно накопление химических элементов в живых организмах с последующим их высвобождением либо в процессе жизнедеятельности, либо после смерти в результате разложения останков. Этот биологический круговорот — накопление химических элементов в живых организмах и минерализацию в неживой природе — можно наблюдать в каждом биоценозе.

Миграции атомов по планете способствуют расселению и передвижению организмов. Перенос химических элементов осуществляется не только дальними миграциями птиц, рыб и насекомых, но и выходом личинок насекомых, развивающихся в водной среде, насушу в виде имаго. Последнее обстоятельство очень важно, поскольку вода постоянно смывает растворимые неорганические соединения сначала в реки, а затем в Мировой океан и, если бы не была обратной миграции, в почве неизбежно возник бы дефицит многих химических элементов.

Различают два типа биогенной миграции атомов: первый осуществляют микроорганизмы и второй — многоклеточные организмы. Причём значимость первого на планете гораздо больше, чем второго.

Что собой представляет круговорот кислорода (рис. 145). Свободный кислород земной атмосферы является продуктом процесса фотосинтеза зелёных растений. Его общее количество в атмосфере отражает баланс между продуцированием кислорода и процессами окисления, в том числе и дыхания. Кислород — самый активный из атмосферных газов. Поэтому обмен кислорода среды обитания с организмами протекает очень быстро. Сейчас свободный кислород в атмосфере сбалансирован, так как выделяемое его количество стало равным поглощаемому.

Как происходит круговорот углерода (рис. 145). Углерод в биосфере чаще всего представлен наиболее подвижной формой — углекислым газом. Источником углекислоты является окисление органических соединений в результате пожаров, сжигания топлива и дыхания живых организмов. Из атмосферы CO_2 поглощают растения. Это происходит в процессе фотосинтеза с образованием органических веществ, которые либо окисляются до углекислоты в процессе дыхания, либо разлагаются бактериями до простейших неорганических соединений, в том числе и углекислоты. Если в биосфере накапливается много соединений углерода, то он залегает в литосфере в виде торфа, угля, сланцев, нефти, газа, осадочных пород. Этот процесс интенсивно проходил сотни миллионов лет назад, когда значительная часть органического вещества не использовалась ни консументами, ни редуцентами, накапливаясь под различными минеральными осадками. Находясь глубоко под землёй на протяжении миллионов лет, детрит под воздействием высоких тем-

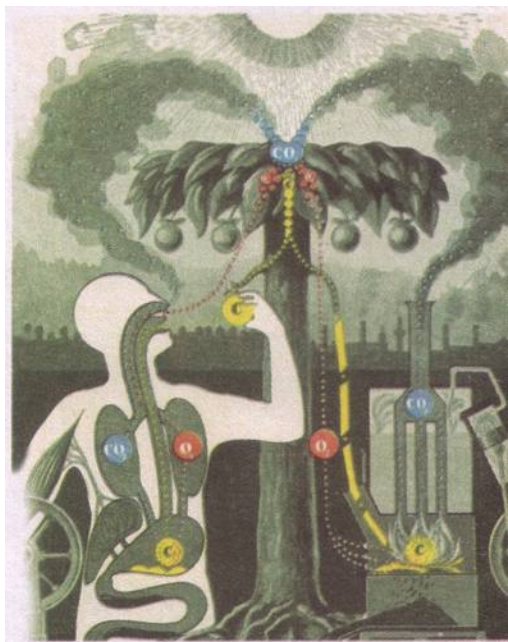


Рис. 145. Круговорот кислорода и углерода в биосфере.

ператур и огромного давления превратился в нефть, природный газ и уголь: в какой именно вид топлива — зависело от ряда конкретных обстоятельств.

Если бы ни этот период развития биосферы, то очень может быть, что человечество имело бы сейчас совсем другие источники энергии и вполне возможно, что цивилизация получила бы совсем другое направление развития. Теперь, благодаря огромному количеству ископаемого топлива, его вполне хватает для обеспечения потребностей в энергии. Сжигая его, в определённом смысле, человечество возвращает его в круговорот углерода.

В чём заключаются особенности круговорота азота (рис. 146). При разложении органических веществ значительная часть содержащегося в них азота превращается в аммиак, который под влиянием живущих в почве нитрифицирующих (от лат. *нитрум* — селитра и *фацио* — делаю) бактерий превращается в азотную кислоту (HNO_3). Последняя, вступая в химические реакции, образует растворимые нитраты. Некоторая же часть свободного азота, образовавшегося при гниении, попадает в атмосферу. Туда также выделяется азот, образующийся при сжигании дров, каменного угля, торфа. Кроме того, денитрифицирующие бактерии способны разрушать нитраты с выделением свободного азота.

Очевидно, что не весь азот, входивший в состав погибших растений и животных, возвращается обратно в почву. Непрерывная потеря азотных соединений могла бы привести к прекращению жизни, если бы не существовали процессы, возмещающие потерю азота. К таким процессам отно-

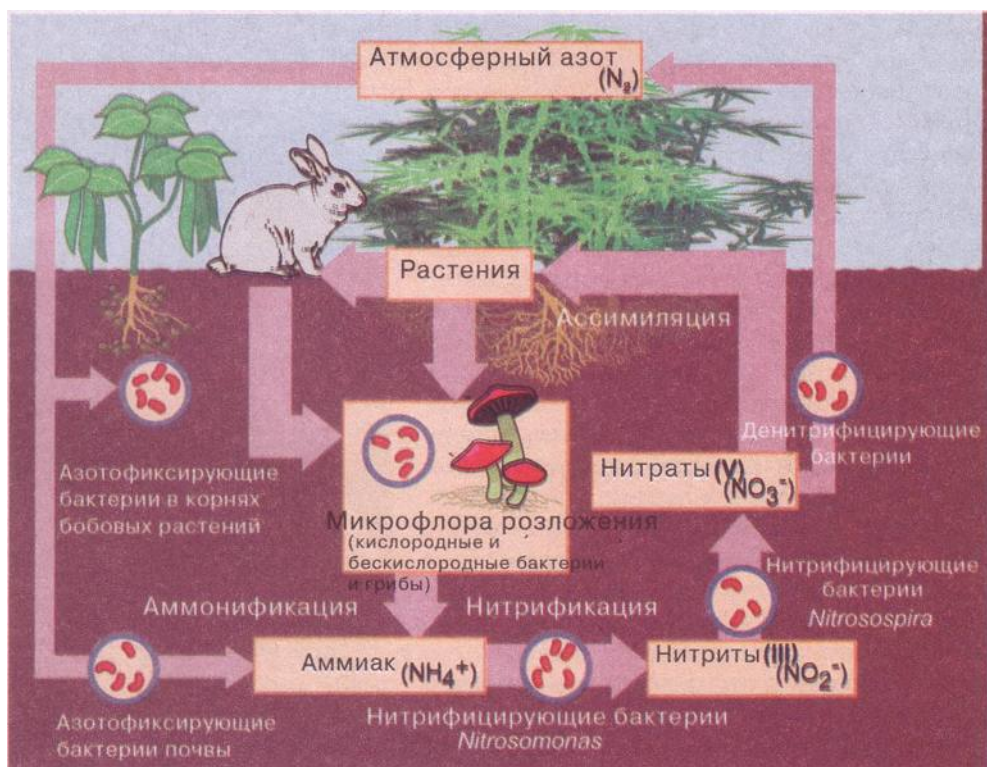


Рис. 146. Круговорот азота в биосфере.

сятся атмосферные электрические разряды, при которых всегда образуется некоторое количество оксидов азота. Взаимодействуя с парами воды, они образуют азотную кислоту, в почве превращающуюся в нитраты.

Важным источником пополнения азотных соединений почвы являются азотобактерии, обладающие уникальной способностью усваивать атмосферный азот. Известнее других так называемые клубеньковые бактерии, поселяющиеся на корнях растений семейства бобовых. Усваивая атмосферный азот, они перерабатывают его в азотные соединения. Растения превращают последние в белки, нуклеиновые кислоты и другие органические вещества. Таким образом в природе совершается непрерывный круговорот азота.

Ежегодно вместе с урожаем с полей убирают растения, из-за чего в агроценозах ограничивается возврат в почву химических элементов. Поэтому во время пахоты обязательно вносят органические или минеральные удобрения, возмещающие утрату химических элементов, прежде всего азота, составляющего важную часть минерального питания растений.

Чем производственные процессы отличаются от круговорота вещества в природе. Производственную деятельность человека вполне можно рассматривать как превращение веществ или как миграцию химических элементов. Прекрасной иллюстрацией этого служит металлургический производственный цикл: получение железа из руды, выплавка стали, изготовление деталей и сборка из них, например автомобиля, а затем его коррозия и превращение в металлолом. Аналогия полная, но имеются и принципиальные отличия. В биосфере превращения веществ осуществляются по замкнутому кругу. Это безотходные производства, в которых каждое новое вещество востребовано, так как включается в новый цикл. В деятельности человека циклы не замкнуты. В итоге появляется огромное количество ненужных человеку и невостребованных природой вещей — отходов производства, отслуживших предметов потребления, например, радиоактивные отходы ядерных реакторов, пластиковые бутылки, полиэтилен, которые разрушают естественную среду обитания. Именно поэтому, чтобы избежать загрязнения окружающей среды, необходимо строить замкнутые производственные циклы с безотходным производством.

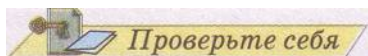
Современная производственная деятельность человека напоминает организм, у которого из-за мутаций генов, кодирующих ферменты, нарушен процесс метаболизма. Следствием является накопление метаболитов — ненужных и опасных веществ. Конечный результат очевиден — такой организм болен и обречён на смерть.

Биосфера и превращение энергии. Биосфера — открытая система, в которую извне постоянно вливается поток солнечной энергии. Часть её используется на создание и поддержание живого вещества, а часть теряется. Соотношение поступившей и утраченной энергии называют энергетическим балансом

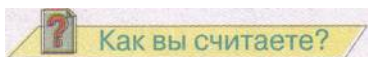
Земли. Расчёты показывают, что 42 % энергии Солнца отражается Землёй в мировое пространство, 58 % поглощают атмосфера и почва. Из этого количества энергии поверхность планеты излучает более 20 %. 10 % энергии расходуется на испарение воды с водного зеркала Мирового океана.

Падающая на Землю солнечная энергия *аккумулируется* (от лат. *аккумуляцио* — накопление) зелёными растениями в виде потенциальной энергии химических связей и поступает с синтезированным ими органическим веществом в другие организмы, где расходуется, переходя в кинетическую, либо накапливается в виде потенциальной (*вспомните: переход с одного трофического уровня на другой ведёт к уменьшению потенциальной энергии в 10 и более раз*). Колоссальную мощность падающей на Землю солнечной энергии иллюстрируют следующие цифры. Растения земного шара за год образуют около 100 млрд т органических веществ. При этом они поглощают около $1,7 \cdot 10^8$ т углекислого газа, выделяют около $11,5 \cdot 10^7$ т кислорода и испаряют $1,6 \cdot 10^{13}$ т воды.

Основу биосферы формируют циклические потоки вещества, связанные с биогенными миграциями химических элементов и сопровождающиеся превращениями энергии.



1. В чём состоит биосферная функция микроорганизмов?
2. Опишите круговорот воды в природе.
3. Каким образом на Земле накопились запасы ископаемого топлива?
4. Почему в почве поддерживается постоянный уровень атомов азота?
5. Чем производственная деятельность человека отличается от биогеохимических потоков в биосфере?



1. Существуют ли биогенные миграции атомов золота и платины в биосфере?
2. Какие используемые в настоящее время человеком источники энергии можно считать безотходными, не разрушающими естественную среду обитания?

§ 36. ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА

Термины и понятия: природные ресурсы; парниковый эффект; смог; эрозия почвы; биологическое разнообразие; реакклиматизация; охрана природы.

Человек и изменения биосферы. Современный человек сформировался по эволюционным меркам совсем недавно, не более 50 тыс. лет назад. Тем не менее, только одному единственному виду — *человеку разумному*, да ещё за исторически короткий период, удалось получить такую власть над процессами, происходящими на Земле. В наше время деятельность человека стала силой планетарного масштаба, одним из реша-

ющих факторов эволюции биосферы. В результате человек сумел так изменить среду своего обитания и жизнь на планете в целом, что поставил под угрозу факт своего существования как биологического вида и биосферы в её нынешнем виде. Особенно негативные изменения произошли за последние 100 лет — в период научно-технической революции. Они привели к изменению климата, загрязнению среды обитания, нарушению состава атмосферы, вымиранию сотен видов и поставили на грань существования ещё тысячи и тысячи видов организмов.

Вымирания организмов, обитающих на Земле, достаточно часто случались и в прошлом. Крупнейшей катастрофой биосферы считается Великое пермское вымирание, которое произошло примерно 251,4 млн лет назад. По данным палеонтологов тогда вымерло 96 % всех морских видов животных, 70 % наземных видов позвоночных и 83 % насекомых. Причинами катастрофы, вероятнее всего, были изменения газового состава атмосферы, резкое увеличение сухости климата, подъём уровня моря, а также изменения океанических течений. Симптоматично, что похожие нарушения наблюдаются и в современной биосфере и возникли они в результате деятельности человека.

Существует несколько проблемных точек взаимоотношений человека и биосферы. Каждая из них может стать причиной серьёзных катаклизмов биосферного характера.

Проблема ограниченности природных ресурсов и всё возрастающих потребностей человека. Как и любой биологический вид, человек не может жить без источников вещества и энергии, обеспечивающих его жизнедеятельность и промышленное производство необходимыми материалами. Такими источниками главным образом выступают природные ресурсы Земли и биосферы. Их можно разделить на две группы: абиотические - ресурсы неживой природы и биотические — ресурсы живой природы.

Наиболее важны для человека абиотические ресурсы — излучение Солнца, нагревающее Землю и необходимое для фотосинтеза, пресная вода, чистый воздух, почва, полезные ископаемые, служащие для производства и получения энергии. С каждым годом человек использует всё больше минеральных ресурсов (полезных ископаемых), осваивает всё большую часть планеты. Это достигается благодаря новым технологиям, открывающим всё новые области применения чёрных и цветных металлов, различного неметаллического сырья. В результате расширяется разработка руд, увеличивается добыча нефти и газа, в том числе и со дна моря.

Одни абиотические ресурсы возобновляемы, например солнечная радиация, энергия ветра и морских приливов. Другие можно исчерпать только теоретически — кислород в атмосфере, а пресную воду на суше. Третья категория ресурсов однозначно относится к исчерпаемым: почва, минеральные ресурсы и полезные ископаемые. Если потерю многих минеральных ресурсов можно компенсировать (железо можно заменить деревом или полимерными материалами), то кислород и пресная вода — незаменимы. Очевидно, человечеству следует создавать производство, которое не поглощало бы безвозвратно абиотические ресурсы, превращая какую-то их часть в отходы, а использовало бы последние, подобно тому, как это происходит в круговороте вещества в биосфере.

Биотические ресурсы (животный и растительный мир), которые являются пищевой базой человека, считают возобновляемыми. Действительно, растения и животные размножаются, а потому, если какой-то их частью разумно

пользоваться, то через определённый период времени они смогут полностью восстановиться. Но не всё так просто. Прежде всего, следует чётко знать, сколько можно взять, чтобы всё это потом восстановилось. Кроме того, необходимо исключить браконьерство — не разрешённую законом добычу и охоту. И самое главное: всякое изъятие — это разрушение природной среды обитания, в результате которого изменяются условия существования, а потому восстановление популяций животных и растений после интенсивного промысла, вырубки леса, распашки лугов или степей, зарегулирования рек может оказаться процессом очень долгим и не всегда успешным.

Особую проблему представляет противоречие между необходимостью расширять производство, с каждым годом увеличивая материальные блага (*вспомните: до сих пор существенная часть населения Земли испытывает голод*), и тем, что ресурсов на Земле становится меньше. Очевидно, необходимы принципиально новые решения, связанные с построением экологически чистого производства. Кроме того, чтобы избежать безвозвратных потерь природных ресурсов, необходимы новые исследования по биологии, прежде всего экологии, зоологии и ботанике. А правительствам стран, их органам, принимающим решения, следует больше прислушиваться к рекомендациям учёных.

Самые негативные воздействия человека на биосферу. Загрязнение воздуха. Основной причиной загрязнения атмосферы является сжигание топлива и выбросы тяжёлой промышленности. В XIX ст. все поступающие в окружающую среду продукты сгорания угля полностью усваивались растительностью. В настоящее время растения всей Земли с этой задачей не справляются. Более того, с каждым годом из-за вырубки лесов, прежде всего тропических, из-за того, что биомасса продуцентов с каждым годом уменьшается, растительность перестаёт справляться с огромным количеством постоянно накапливающегося углекислого газа. Около половины диоксида углерода, образующегося при сгорании топлива, в настоящее время поглощают океан и зелёные растения, другая же половина остаётся в атмосфере.

В результате состав атмосферы постоянно изменяется. И всё больше в ней содержится продуктов сгорания, прежде всего углекислого газа. В результате сжигания топлива в атмосферу ежегодно поступают миллиарды тонн CO_2 . По подсчётам учёных, за последние 100 лет содержание CO_2 в атмосфере увеличилось более чем на 10 %. В результате того, что накопившийся в атмосфере диоксид углерода мешает тепловому излучению Земли, возник парниковый эффект, при котором из года в год растёт средняя температура на поверхности Земли. Это приводит к таянию ледников и засушиванию климата.

Взвешенные в воздухе жидкие и твёрдые частицы (пыль), рассеивая световые лучи, уменьшают количество солнечной радиации, достигающей поверхности Земли. Сейчас характерным явлением всех мегаполисов стал смог (от англ. *smoky fog* — дымовой туман) — смесь из тумана, пыли и дыма (рис. 147). Из-за смога только в городах солнечная радиация уменьшилась на 15 %, а ультрафиолетовое излучение — на 30 %.

Загрязнение пресных вод. Больше всего пресной воды расходуется на орошение. Огромное её количество использует промышленность, меньшая её часть идёт непосредственно на удовлетворение физиологических нужд населения. С каждым годом потребности в пресной воде возрастают. При

этом всё более опасным становится неравномерное распределение ресурсов пресной воды на Земле.

Загрязнение пресных вод вызывает не только сброс в реки отходов производства, но и смыв с полей пестицидов и минеральных удобрений. В результате этого гибнут многие водные организмы, прежде всего моллюски, раки, рыба, повышается концентрация в воде макро- и микроэлементов. Последнее приводит к «цветению» водоёмов — вспышкам численности *цианобактерий* в жаркий период, что делает воду прудов, рек и водохранилищ непригодной не только для питья, но и для обитания животных.

Проблема пресной воды особенно актуальна для Украины. Пресная вода — один из самых дефицитных природных ресурсов нашей страны. В Украине на одного жителя приходится около 1000 м³ воды в год, тогда как согласно расчётам ООН достаточной считается величина 10000—15000 кубических метров. Именно поэтому промышленные и коммунальные предприятия пропускают воды больше, чем её вообще есть на территории страны. Этот парадокс значит, что та же самая вода используется в промышленности неоднократно. А поскольку полного очищения воды достичь невозможно, то в результате почти 90 % подземных и речных вод Украины имеют санитарное состояние, которое оценивается от «плохого» до «критического».

Проблемы Мирового океана Речной сток, морской транспорт, особенно потерпевшие аварии танкеры, несут в моря и океаны огромное количество нефтепродуктов (рис. 148), солей тяжёлых металлов, пестицидов. Загрязнение многих морей достигло угрожающих для их биоты масштабов. В частности, во многом критической считается ситуация в Азовском море, северо-западной части Чёрного.

Деградация почвы. Плодородный слой почвы формируется столетиями, тогда как разрушить его можно за несколько лет. Причиной деградации почвы, прежде всего, является её истощение. Каждый год вместе с урожаем из почвы изымаются десятки миллионов тонн азота, калия, фосфора — главных компонентов питания растений. Если почву не пополнять соединениями азота, то запас плодородия может быть исчерпан за 50—100 лет. Однако поэтому земледелие предполагает внесение в почву органических и минеральных удобрений. Даже при правильном внесении только 40—50 % их используется растениями. Остальная часть улетучивается в атмосферу или



Рис. 147. Смог в мегаполисе.



Рис. 148. Загрязнение океана нефтью.

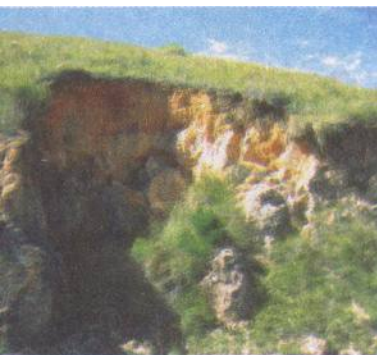


Рис. 149. Эрозия почвы.



Рис. 150. Третье издание Красной книги Украины.

вымывается из почвы, что опять же приводит к загрязнению и «цветению» водоёмов.

Ещё одним фактором деградации почвы является эрозия (от лат. *ерозио* — разъедание) — разрушение и снос почвенного покрова потоками воды или ветром (рис. 149). Эрозия возникает вследствие распашки, особенно проведенной не по правилам. Талые и дождевые воды ежегодно уносят с полей в реки и моря миллионы тонн почвы. Если размыву ничто не препятствует, мелкие промоины превращаются в более глубокие, а те — в овраги.

Украина имеет одну из самых распаханых территорий в мире. Даже в разгар кризиса сельского хозяйства более 55 % её находилось под плугом. Распаханная земля не до конца реализует свои биосферные функции, поскольку не даёт полной продукции растений и животных. Сравните: во Франции и Германии пашней занято не более 33 %, в Англии — 18 %, а в США — 15 % территории страны.

По расчётам учёных, ежегодные потери почвы в Украине составляют 600 млн тонн, в том числе гумуса — до 20 млн тонн. Это значит, что с территории Украины каждый год в Мировой океан смывается столько земли, сколько поместилось бы более чем в 100 тыс. железнодорожных вагонах. Чтобы компенсировать потерю гумуса, на поля ежегодно должно вноситься 400 млн тонн минеральных удобрений. Их необходимо создать из имеющихся на сегодня минеральных ресурсов.

Снижение биологического разнообразия. Под биологическим разнообразием обычно понимают всю совокупность видов живых организ-

мов, обитающих в целом на планете Земля или на какой-то определённой её части. Производственная деятельность человека и непосредственное истребление многих видов, которые были пищевыми объектами, однозначно приводят к снижению численности и биологического разнообразия, вымиранию видов животных и растений, а это чревато отрицательными последствиями для биосферы. Каждый вид организмов занимает определённую экологическую нишу, имеет своё место в биосфере. Его исчезновение не проходит для экосистем бесследно, так как ведёт к упрощению трофической цепи, уменьшает стабильность экосистем.

За последние два столетия с лица Земли исчезло несколько сотен видов животных. Прежде всего, это виды млекопитающих (их вымерло уже более 100 видов), птиц и рептилий. Под реальной угрозой существование ещё 2 тыс. видов животных.

Сейчас стало совершенно очевидным, что очень многие виды, особенно ценные промысловые, в изменившихся условиях никогда не восстановят свою прежнюю численность.

Очень непростая ситуация сложилась в Украине. С каждым десятилетием исчезающих видов животных и растений становится всё больше. Если в первое издание Красной книги Украины, опубликованное в 1980 г., вошло 245 видов животных и растений, в следующее, вышедшее в свет в 1994—1995 гг., — 895, то в третьем издании 2009 г. (рис. 150) — уже свыше 1300 видов.

К настоящему моменту с территории Украины исчезли такие виды, как *тур* (дикий предок коровы), *тарпан* (дикий предок лошади), *сайгак*, *кулан* (дикий осёл), *росомаха*, *орёл степной*. На грань существования поставлены такие виды, как *зубр*, *медведь бурый*, *лось*, самая крупная летающая птица *дрофа*, и самый крупный орёл *беркут* (рис. 151).

В Украине резко подорваны запасы рыбы. Если ещё 70 лет назад Азовское море и северо-западная часть Чёрного моря считались самыми богатыми рыбными регионами мира, то сейчас — это зона бедственного состояния фауны и флоры. В начале XXI столетия в бассейне Днепра рыбы ловится в три раза меньше, чем её добывали до зарегулирования реки и создания системы водохранилищ.

Сохранению животного и растительного мира способствует организация систем заповедников и заказников, которые должны образовывать экологическую сеть по всей территории страны. Заповедники охраняют в нетронutom виде популяции и сообщества организмов, служат базой для одомашнивания диких животных, обладающих ценными хозяйственными свойствами. В Украине к этой категории относится биосферный заповедник «Аскания-Нова». Кроме того, заповедники могут служить центрами по расселению животных, исчезнувших в данной местности, или целям обогащения фауны. Во многом благодаря природоохранным мероприятиям и **реакклиматизации** удалось восстановить популяции *бобра европейского* и *оленья благородного*, которые к середине XX ст. в Украине практически исчезли.

Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов **Охрана** природы — это комплекс последовательных осуществляемых государственных мероприятий, включающих поиск новых научных решений, расширение имеющихся знаний.

Государственные мероприятия — это, прежде всего, различные законы

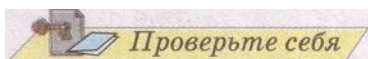


Рис. 151. Виды животных, которые: исчезли с территории Украины (а — орёл степной); могут исчезнуть в ближайшее время (б — осётр русский; в — зубр; г — лось европейский).

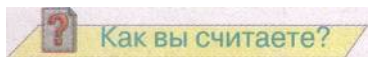
и законодательные акты, которые должны неукоснительно выполняться правительством, административными органами и местным самоуправлением. В Украине принято множество законов в области охраны природы. Это «Закон о животном мире», «Кодекс законов о лесе», «Закон об охоте», «Закон о Красной книге Украины» и другие.

На практике сначала нужно перейти к рациональному использованию природных ресурсов, к экологически обоснованному использованию недр земли, водных ресурсов, растительного и животного мира. Необходимо сделать ряд неотложных шагов для сохранения в чистоте воздуха и воды. Можно выделить два стратегических направления. Первое — научиться обеспечивать энергетические потребности человечества из возобновляемых источников, не разрушая среду обитания. Такими источниками могут быть энергия ветров, использование биологического топлива и искусственный фотосинтез. Второе направление — создание безотходного производства, поскольку отходы в любой их форме неизбежно будут загрязнять окружающую среду.

В настоящее время человечество стало мощным экологическим фактором, влияющим на биосферу. За короткий период времени (100—200 лет) хозяйственная деятельность человека привела к изменениям планетарного масштаба. Их последствия в будущем могут иметь катастрофический характер, привести к массовым вымираниям представителей флоры и фауны, разрушению существующей цивилизации и поставить под сомнение возможность выживания человека как биологического вида.



1 Можно ли считать человечество и существующее промышленное производство экологическим фактором планетарного уровня? 2. В чём состоит основная проблема природных ресурсов? 3. Каковы особо «горячие» точки взаимоотношений человека и природы? 4. Что собой представляет государственная программа охраны природы? 5 Какие экологические законы приняты в Украине? 6. Решение каких двух стратегических задач позволит человеку и природе гармонично развиваться?



1. Какие, кроме упомянутых в параграфе, источники энергии не приводят к разрушению природной среды обитания? 2. Возможно ли в принципе безотходное производство? Если вы считаете, что невозможно, то какие шаги следует предпринять, чтобы решить проблему загрязнения окружающей среды?

Тестовые задания к теме 1

- Укажите имя учёного, предложившего термин *ЭКОЛОГИЯ*:
а) Дарвин; б) Геккель; в) Рулье; г) Ломоносов.
- Укажите, какое именно направление современной экологии занимается вопросами популяционного уровня организации:
а) демэкология; б) синэкология; в) аутэкология; г) прикладная экология.
- Укажите, какой экологический фактор является лимитирующим по закону Либиха:
а) температурный, б) представленный в минимальном количестве; в) действующий на максимальном пределе; г) тот, что в минимальном, или тот, что в максимальном количестве.

4. Укажите, в каком из указанных случаев популяция является панмиктической:
 - а) когда особи одного вида свободно скрещиваются друг с другом;
 - б) когда в популяции существуют чёткие ограничения на свободные скрещивания;
 - в) когда в популяции наряду с половым размножением происходит бесполое;
 - г) когда в популяции происходит самооплодотворение.
5. Укажите, какие из указанных ритмов являются циркадными:
 - а) месячные;
 - б) сезонные;
 - в) многолетние;
 - г) суточные.
6. Укажите, к какой группе относят животных в соответствии с их функциями в экосистемах:
 - а) продуцентов;
 - б) консументов;
 - в) редуцентов;
 - г) консорций.
7. Укажите, в состав какой экосистемы более высокого уровня непосредственно входят биогеоценозы:
 - а) биома;
 - б) биоты;
 - в) биосферы;
 - г) экологической ниши.
8. Укажите, как называют принцип, сформулированный следующим образом: два вида, конкурирующие за один и тот же набор ресурсов, в условиях стабильности факторов среды не могут существовать бесконечно долго:
 - а) принцип конкурентного исключения;
 - б) закон лимитирующего фактора;
 - в) закон толерантности;
 - г) правило экологической пирамиды.
9. Укажите, какая должна быть биомасса консументов четвёртого порядка, если биомасса продуцентов составляет 10 тыс. т:
 - а) 1000т;
 - б) 100т;
 - в) Ют;
 - г) 1000 килограммов.
10. Укажите, какая должна быть масса зоопланктона Чёрного моря, если общее количество дельфинов, являющихся консументами третьего порядка, в этом море составляет 3 млн особей (масса одного дельфина 50 кг):
 - а) 1,5 млн т;
 - б) 15 млн т;
 - в) 150 млн т;
 - г) 200 млн тонн.
11. Укажите, как называется процесс развития экосистем в местах, где на определённое время жизнь полностью исчезла:
 - а) первичная сукцессия;
 - б) вторичная сукцессия;
 - в) возрождение экосистемы;
 - г) состояние климакса.
12. Укажите самую продуктивную экосистему:
 - а) климаксовая;
 - б) влажного тропического леса;
 - в) агроценоз;
 - г) экотон.
13. Установите соответствие между термином и его содержанием:

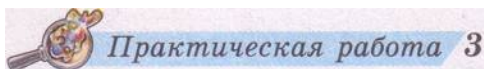
Аллелопатия	антагонистические взаимоотношения между организмами, строящиеся за счёт взаимодействия биологически активных веществ
Мутуализм	соревнования за один и тот же ресурс
Паразитизм	взаимно полезное сожительство организмов разных видов
Коменсализм	враждебные отношения организмов разных видов, один из которых поселяется на теле или в теле другого
	тесные взаимоотношения между особями разных видов, которые им не вредят, но и не полезны

14. Укажите, к какому из понятий относится следующее определение:

Период стабильности экосистемы	климакс
Закономерные изменения видовых группировок	сукцессия
Неуклонное уменьшение количества особей, образующих последовательную цепь питания	экологическая пирамида
Пограничные пространства	детрит
	экотон

15. Установите правильную последовательность процессов при вторичной сукцессии на месте лесного пожара:

малинники; сосновый бор; берёзовый лес; травянистые растения.



РЕШЕНИЕ ЗАДАЧ ПО ЭКОЛОГИИ

Цель: Научиться рассчитывать соотношения между звеньями экологической пирамиды. Освоить правило экологической пирамиды. Научиться определять положение живых организмов в трофических цепях.

Теоретическое обоснование: Последовательность живых организмов, которую можно представить состоящей из звеньев — видов растений, животных, грибов и бактерий, связанных друг с другом отношениями «пища — потребитель», принято называть трофической цепью. Даже самая просто устроенная пищевая цепь имеет несколько трофических уровней. Первый трофический уровень формируют зелёные растения (продуценты); второй — животные, питающиеся растениями (консументы первого порядка); третий — хищники, поедающие растительноядных животных (консументы второго порядка) и четвёртый — хищники, жертвами которых становятся более мелкие хищники (консументы третьего порядка). Редуценты — микроорганизмы (бактерии и грибы), разрушающие остатки мёртвых существ.

Правило экологической пирамиды — закономерность, согласно которой количество растительного вещества, служащего основой цепи питания, примерно в 10 раз больше, чем масса растительноядных животных, и каждый последующий пищевой уровень также имеет массу в 10 раз меньшую.

Примеры решения задач.

При составлении пищевой цепи необходимо правильно расположить все звенья и показать стрелками, с какого уровня получена энергия.

Пример 1. В луговом сообществе обитают: гусеница, жаворонок, люцерна, коршун. Составьте пищевую цепь.

Ответ: сосна → гусеница → синица → коршун.

Пример 2. На основании правила экологической пирамиды определите, сколько нужно планктона, чтобы в море выросла одна особь калана (морской выдры) массой 30 кг, если цепь питания имеет вид: фитопланктон, нехищные рыбы, хищные рыбы, калан.

Из правила экологической пирамиды известно, что каждый последующий пищевой уровень имеет массу в 10 раз меньшую, чем предыдущий. Зная это, можно легко решить задачу.

Решение. Составим трофическую цепь, начиная от продуцентов: фитопланктон → нехищные рыбы → хищные рыбы → калан.

Зная, что масса калана составляет 30 кг, а это число должно быть в 10 раз меньше массы предыдущего звена трофической цепи, легко найдём массу предыдущего звена (хищная рыба): $30 \times 10 = 300$ (кг). Соответственно масса нехищной рыбы составляет: $300 \times 10 = 3000$ (кг), масса фитопланктона составляет: $3000 \times 10 = 30000$ (кг). Получаем ответ: для того чтобы в море вырос один калан массой 30 кг, необходимо 30000 кг фитопланктона.

Задачи

Вариант 1

1. Установите соответствие между организмом и трофичным уровнем экологической пирамиды, на котором он находится, и впишите в таблицу: растения, орёл-бвмеед, лягушка, микроскопический гриб, жук.

Продуцент	
Консумент 1 порядка	
Консумент 2 порядка	
Консумент3 порядка	
Редуцент	

2. Определите массу компонентов цепи питания, если известно, что масса консумента третьего порядка составляет 8 кг

Компоненты цепи питания	Общая масса
Фитопланктон	
Мелкие ракообразные	
Рыбы	
Выдра	8 кг

3. Используя правило экологической пирамиды, определите площадь (м²) соответствующего биогеоценоза, на которой может прокормиться волк массой 55 кг (цепь питания: травянистые растения → парнокопытные → волк). Биомасса растительности леса составляет 2000 г/м². Примите во внимание, что массовая часть воды в организме составляет 70 % от общей массы.

4. Определите площадь акватории моря, которая нужна для пропитания дельфина-белобочки массой 60 кг (30 % сухого вещества) в цепи питания: фитопланктон → рыба → дельфин. Производительность фитопланктона — 500 г/м².

5. Биомасса сухого сена с 1м² поля составляет 300 г. На основании правила экологической пирамиды определите, сколько гектаров поля необходимо, чтобы прокормить одного школьника массой 50 кг (70 % составляет вода), согласно пищевой цепи: трава → корова → человек.

Вариант 2

1. Установите соответствие между организмом и трофическим уровнем экологической пирамиды, на котором он находится, и впишите в таблицу: циклоп, фитопланктон, судак, карась, рак.

Продуцент	
Консумент 1 порядка	
Консумент 2 порядка	
Консумент 3 порядка	
Редуцент	

2. Определите, какое количество сычей может прокормить цепь питания, если известно, что общая масса продуцента составляет 8000 кг, а масса одного сыча — 0,2 кг.

Компоненты цепи питания	Общая масса
Растения	8000
Насекомые	
Мелкие птицы	
Сыч	

3. Используя правило экологической пирамиды, определите, насколько увеличилась масса лисицы за неделю мышкования, если в течение недели она съела 200 полёвок и мышей (масса одного грызуна составляет приблизительно 10 г). Примите во внимание, что массовая доля воды в организме составляет 70 % его общей массы.

4. Определите площадь акватории реки, которая необходима для пропитания судака массой 1 кг (30 % сухого вещества) в цепи питания: фитопланктон → травоядная рыба → судак. Продуктивность фитопланктона — 700 г/м².

5. Биомасса планктона составляет 500 г/м² площади моря. Пользуясь правилом экологической пирамиды, определите, какая площадь моря может прокормить одного белого медведя массой 500 кг (70 % составляет вода) согласно пищевой цепи: планктон → рыба → тюлень → белый медведь.

**Дополнительное задание**

Изначальная численность популяции оленя составляет 1000 особей. Оленями питаются волки. Выжившая к концу каждого года часть популяции оленей увеличивает свою численность на 40 %. Начальная численность популяции волков составляет 10 особей, один волк потребляет по 30 оленей ежегодно, годовой прирост популяции волков составляет 10 %. В отсутствие волков естественная смертность оленей от заболеваний составляет 30 %.

1. Рассчитайте, какой будет численность оленей через 3 года и 10 лет при полном отсутствии хищников. Отобразите изменения численности оленей в течение данного периода времени графически.

2. Рассчитайте, какой будет численность оленей через 3 года и 10 лет с учётом влияния волков.

Раздел V

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА



ТЕМА 1.

ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ



§ 37.

ЧТО ТАКОЕ ЭВОЛЮЦИЯ И КАК ЗАРОЖДАЛИСЬ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИДЕИ

Термины и понятия: биологическая эволюция; геология; единство природы; единство плана строения организмов; палеонтология; креационизм; трансформизм.

Что такое биологическая эволюция? **Эволюция** (от греч. *эволюцио* — развёртывание) — привычное слово, которым современные школьники свободно оперируют в общении с друзьями или в разговоре со взрослыми. Его часто можно услышать по телевизору или радио, прочитать в газете и даже найти в современном детективном романе. Говорят об эволюции Земли, галактик, семейных отношений, взглядов на жизнь, компьютерных технологий, литературы, музыки — всего, чего угодно. Во всех случаях подразумевается какое-то развитие — замена старого новым (привычного образа жизни — новыми порядками, консервативного мышления — свежими идеями, устаревшего программного обеспечения — продвинутым). Иными словами, речь идёт об историческом прогрессе, который проходит по строгому сценарию и предполагает определённые направленные изменения — замену старого новым.

Оказывается, то же происходит и в живой природе. Исследования тысяч учёных — зоологов, ботаников, генетиков, палеонтологов и биологов других специальностей, проведенные за последние 250 лет, показали, что органический мир находится в состоянии такого же вечного движения, как и общественные отношения. Но если история человечества — это смена лидеров, политических систем, возвышение одних народов или государств над другими, то история органического мира — это вымирание или уход в «тьму» жизненного пространства одних видов и приход на смену им других, в результате чего образуются новые сообщества животных и растений, которые каждый раз по-своему формируют облик Земли.

Оказывается, ещё 20 тыс. лет назад в степной зоне Украины была самая настоящая африканская фауна. Здесь обитали слоны, носороги, антилопы, жирафы, африканские страусы и львы; тысячу лет назад ничего этого уже не было, но зато в европейских степях паслись стада туров, зубров, тар-

панов (вспомните: так в зоологии называют диких коней — предков домашней лошади) и сайгаков. Затем и они вымерли. Об их славном прошлом остались только летописные воспоминания и ископаемые останки; сто лет назад обычными в степи были суслики, тушканчики, хомяки, хорьки. Сейчас и от их прежнего изобилия мало что сохранилось. Можно не сомневаться, что такие смены фауны млекопитающих носят закономерный характер. Это — исторический срез состояния европейской степи. Изменения животного мира так же необратимы, как и исторические процессы в человеческом обществе (как вы думаете, возможен ли в нашей стране на государственном уровне возврат к рабовладельчеству или крепостному праву?). Это значит, что никогда по украинским степям не будут больше бродить тысячные стада сайгаков и зубров.

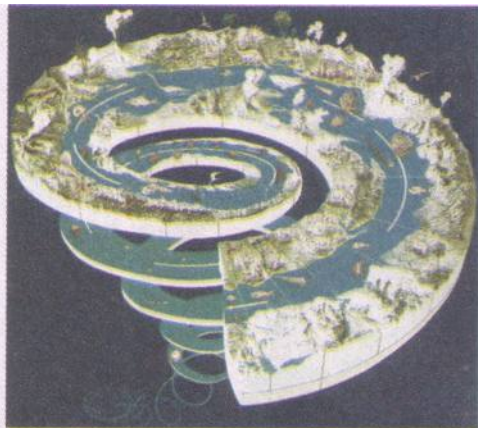


Рис. 152. Так современные биологи представляют процесс эволюции — «развёртывания» жизни на Земле.

Самую наглядную иллюстрацию биологической (органической) эволюции — исторического развития жизни на Земле даёт такая, казалось бы, далёкая от живого наука, как геология (вспомните, какие осадочные породы формируют одноклеточные животные и какие виды полезных ископаемых образовались из отмерших растений). Благодаря достижениям этой науки, удалось установить, что этапы истории Земли чётко соответствуют этапам развития жизни на ней. При этом очерёдность этапов жизни соответствует понятной логике — появление новых форм жизни шло от простоорганизованных одноклеточных существ к сложноорганизованным многоклеточным.

Термин *эволюция* — развёртывание — предложил швейцарский зоолог *Шарль Боннэ* (1720—1793), который наблюдал за развитием партеногенетических тлей. Он заметил, что у новорождённых самок всегда имеются зачатки будущего поколения. Учёный посчитал, что в организме самой первой самки, зародившей новый вид, сразу же заложены все будущие поколения. Распространив эту гипотезу на весь мир живого, он представил органический мир как развёртывание природы от низших форм к высшим (рис. 152). Идея о развитии всего живого пришлась по душе учёным, и с тех пор термин прижился.

В отличие от других исторических процессов биологическая эволюция имеет ряд важных особенностей.

- Прежде всего, она носит приспособительный характер, что проявляется в обязательном соответствии новообразовавшихся организмов условиям их существования.
- Протекает эволюция в ряду поколений, а потому можно считать, что каждая новая генерация организмов чем-то, пусть даже едва уловимым, отличается от предыдущей.
- Развитие органического мира необратимо, а значит, вымершие животные и растения никогда не возродятся.

Зарождение эволюционных идей в человеческом обществе. Идея того, что жизнь на Земле и разнообразные её проявления — это результат исторического развития материи, неоднократно высказывалась ещё в глубокой древности.

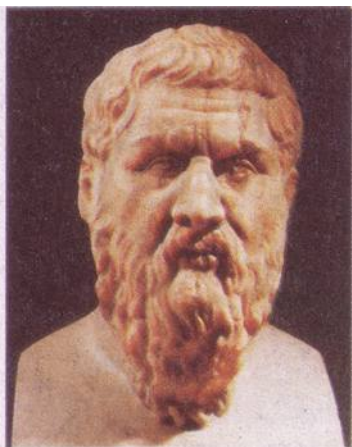


Рис. 153. Гераклит Эфесский.

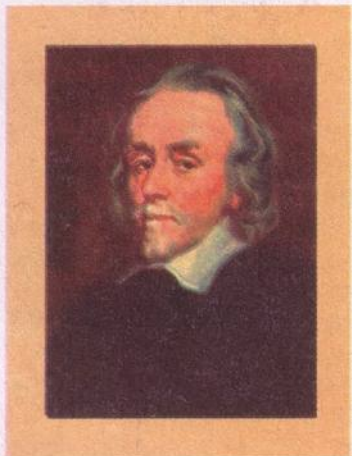


Рис. 154. В. Гарвей.

Тогда наука не существовала, а философы были только мудрецами, размышлявшими об устройстве мироздания. В их произведениях, относящихся к концу II — началу I тысячелетия до н. э., можно найти мысли о том, что живое произошло от неживого, одни существа дают начало другим, и даже то, что люди произошли от обезьян. Именно тогда идея эволюционного происхождения живого, пусть даже и в очень примитивном виде, постоянно высказывалась в трудах мыслителей Древнего Востока (Индии, Китая, Месопотамии, Египта). Позже похожие учения развивали античные философы Древней Греции.

В основе всех этих философских рассуждений лежит идея **единства природы**, согласно которой все тела и явления природы связаны друг с другом и происходят из неких материальных начал. Такими первоосновами одни мыслители древности считали воду, землю, огонь, воздух или их комбинацию, а другие — неделимые частицы вещества — *атомы* (от греч. *атомос* — неделимый). Основоположник *диалектического мышления* древнегреческий философ *Гераклит Эфесский* (544 — 488 до н. э.), которому приписывают знаменитую фразу: *«Всё течёт, всё изменяется: дважды мы не входим в одну и ту же реку»*, считал, что основой всего сущего является огонь — ведь это самое изменчивое из начал.

Древнегреческий философ *Эмпедокл* (ок. 490—430 до н. э.) выдвинул первую гипотезу происхождения разнообразия живых организмов и попытался объяснить целесообразность их строения с помощью идеи, напоминавшей идею естественного отбора.

Ход его мыслей был следующим. „Вначале из почвы выросли отдельные органы, которые со временем начали соединяться, порождая разнообразные химеры. Многие из них вымерли, поскольку были неспособны даже передвигаться. Некоторые выжили, стали полноценными организмами и дали потомство. С позиций современного человека эта гипотеза выглядит скорее сюжетом для фантастического романа, но следует учесть, что любая научная идея всегда отвечает тому уровню знаний, которое накопило человечество на момент её рождения.

Следующий этап развития эволюционных взглядов на живое пришёл на XVII—XVIII вв., когда в биологические исследования были внедрены эксперименты, основанные на достижениях физики и химии. Этот период ознаменовался, прежде всего, достижениями в области анатомии, физиологии и *эмбриологии* (от греч. *эмбрион* — зародыш и *логос* — наука). Именно тогда сформировалась идея **единства плана строения** организмов. Благодаря полученным данным, касающимся особенностей строения тела разных видов животных, стало очевидным, что животные делятся на группы, для каждой

из которых характерен свой план строения (вспомните, что определяет план строения тела животных), а человек и другие млекопитающие имеют одинаково устроенные системы органов, функционирующие по единым принципам.

В 1748 г. французский учёный *Жюльен Офре де Ламетри* (1709—1751) издал работу «Человек-машина», в которой привёл доказательства единства строения животных (рис. 155) и человека.

Гораздо раньше в научный обиход был введён принцип: «Всё живое — из яйца», как никакой другой утверждающий единство живых организмов. Его сформулировал английский анатом *Вильям Гарвей* (1578—1657) (вспомните, в чём ещё состоят заслуги этого учёного). Учёный считал, что все животные, причём не только яйцекладущие, но и живородящие, в том числе и человек, развиваются из яйца.

Благодаря великим географическим открытиям, когда на новых землях стали находить много новых видов животных и растений, выяснилась следующая закономерность: представители одного рода, семейства или отряда, живущие на разных континентах, в общем сохраняя похожий внешний облик, в деталях строения отличаются друг от друга. Это дало основание французскому исследователю *Жоржу Луи Леклерку Бюффону* (1707—1788) объяснять сходство их строения происхождением от общего предка.

С помощью микроскопа удалось обнаружить множество крохотных существ, что резко расширило представления учёных о масштабах разнообразия организмов. Стало понятно, что одни организмы — примитивные, а другие — развиты сложно. Была построена так называемая «лестница существ», в которой нижнюю ступеньку занимали низшие формы (минералы, растения), а высшую — человек.

В середине XVIII века появилась классификационная система организмов Карла Линнея, которая объединяла растения и животные в систематические категории по сходству их строения. Однако её создатель даже не предполагал, что за сходством организмов стоит их родство. Это позже установили его ученики.

И, наконец, сформировалась такая наука, как палеонтология (от греч. *палаиос* — древний, *онтос* и *логос*). Благодаря её достижениям стало ясно, что в доисторическую пору Землю населяли совершенно другие живые существа, которые со временем вымерли.

Все эти исследования неизбежно привели к формированию в научном мире представлений о единстве всех живых орга-

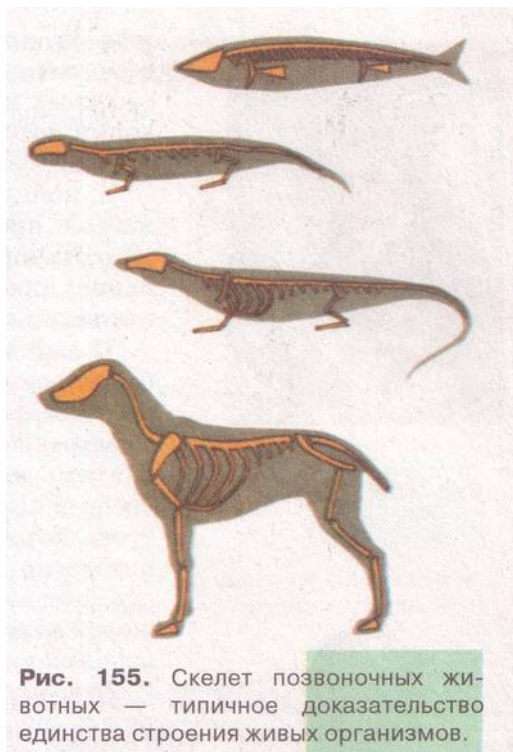


Рис. 155. Скелет позвоночных животных — типичное доказательство единства строения живых организмов.



Рис. 156. Ж. Кювье.



Рис. 157. Ж. Сент-Илер.

низмов, о том, что в истории Земли одни организмы сменяют другие, причём «природа переходит от менее сложных к более сложным организмам», о существовании исторической иерархии — древних и молодых организмов.

К концу XVIII века биологи разделились на два лагеря: креационистов (от лат. *креацио* — творение) и трансформистов (от лат. *трансформо* — преобразование), представители которых по-разному объясняли возникновение живых организмов и их разнообразие.

Креационисты считали, что всё живое — результат божественного творения, а виды неизменны, каждому из них отведено постоянное место на «лестнице существ». Следует сказать, что эту концепцию другие учёные считали достаточно консервативной. Несмотря на это, среди её сторонников было немало выдающихся учёных, среди которых К. Линней и один из основателей палеонтологии *Жорж Кювье* (1769—1832). Последний внёс существенный вклад в становление *эволюционной морфологии* (вспомните, как называется наука, изучающая строение организма на всех его уровнях). Он утверждал, что на Земле постоянно шла смена одних видов другими, но считал вымирание одних видов (сейчас такие изменения называют сменами фаун) следствием стихийных бедствий — катастроф, а возникновение других — ни чем иным, как результатом божественного творения. Эта точка зрения получила название *теории катастроф*. Креационистские взгляды на происхождение жизни и неизменность видов сохранились и по сей день, но в современном обществе они уже не являются областью биологии, а представляют собой часть религиозных воззрений.

Трансформисты провозглашали революционные на то время идеи. Они считали: живая природа развивается во времени, организмы возникли из неорганических веществ, а виды способны изменяться. Ярким представителем трансформизма был французский учёный *Жоффруа Сент-Илер* (1772—1844), который высказывал наиболее прогрессивные идеи. В частности, учёный утверждал, что наличие единого плана организации — это доказательство общности происхождения живых организмов, а не божественного замысла, а отличия древних ископаемых от современных — результат изменений организмов под влиянием внутренних и внешних причин.

Почему концепция трансформизма не стала эволюционной теорией? Главная причина в том, что трансформисты не искали биологических причин эволюционных изменений организмов. Они ограничились констатацией того факта, что природа развивается, а виды изменяются. Отсутствие интереса к механизмам эволюционных преобразований во многом было естественным, ведь наука

того времени ещё не обладала научным арсеналом, который появился в XIX в., когда и были сформулированы первые эволюционные теории.

Органическая эволюция — это процесс исторического развития живой природы, представляющий собой направленные изменения организмов, видов, их сообществ и биосферы в целом.

Идея эволюции — развития живой природы — зародилась ещё у мудрецов древности и формировалась в человеческом обществе в соответствии с накоплением знаний о живой природе.

Данные какой науки дают самую наглядную иллюстрацию органической эволюции? 2. Сформулируйте, что такое эволюция. 3. В чём суть концепции креационизма и чем она отличается от трансформизма? 4. Почему трансформизм не называют эволюционной теорией?



Почему концепция креационизма не может считаться прогрессивной даже для своего времени? 2. Как можно доказать, что природе присуще историческое развитие, и какие доказательства этого выглядят самыми убедительными?

§ 38.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ. ТЕОРИИ Ж. Б. ЛАМАРКА И Ч. ДАРВИНА

Термины и понятия: эволюционное учение; факторы эволюции; ламаркизм; борьба за существование; естественный отбор; теория эволюции; дарвинизм.

Ж. Б. Ламарк и его теория. К началу XIX в. исследования живых объектов сформировались в единую науку. Как следствие, в 1802 г. в научном обиходе вместо устаревшего термина *натурфилософия* начали использовать термин *биология* (от греч. *биос* и *логос*). Одним из его авторов был французский натуралист, зоолог и философ *Жан Батист Ламарк* (1744—1829). Вклад этого учёного в биологию чрезвычайно велик. Он разделил животных на беспозвоночных и позвоночных, а кольчатых червей и паукообразных выделил в отдельные классы. Особое место в своих трудах Ламарк уделил идее происхождения человека от обезьяноподобных предков. Наконец, он — автор первого эволюционного учения, суть которого изложил в своём труде «Философия зоологии» — книге, опубликованной в 1809 г.

Основные положения теории Ламарка таковы.

- Все растения и животные — истинные произведения природы, они не существовали извечно, а возникли в определённое время из неорганической природы.

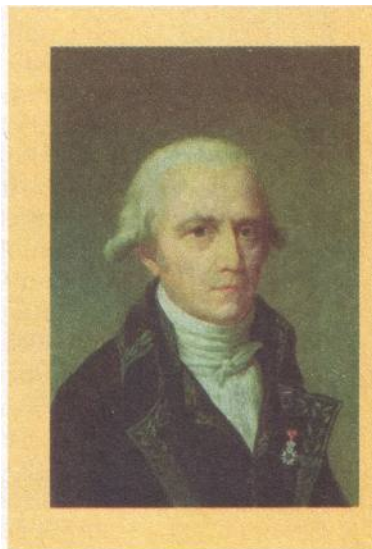


Рис. 158. Ж. Б. Ламарк.

РАЗДЕЛ V. Историческое развитие органического мира

- Виды изменяемы, но образование новых видов идёт крайне медленно, а потому незаметно.
- Главной чертой исторического развития живого является восхождение от простого к сложному.
- Каждый класс живых организмов на ступенях лестницы существ (табл. 17) — это этап развития, новая более высокая организация. Внутри классов отсутствует разделение на просто и сложно организованные виды, а различия между видами связаны с особенностями их приспособления к различным условиям существования.

Таблица 17

Ступени организации животного мира по Ламарку

Ступень	Класс	
I	1	Инфузории
	2	Полипы
II	3	Лучистые
	4	Черви
III	5	Насекомые
	6	Паукообразные
IV	7	Ракообразные
	8	Кольчатые
V	9	Усоногие
	10	Моллюски
VI	11	Рыбы
	12	Рептилии
	13	Птицы
	14	Млекопитающие

Главным достоинством эволюционного учения Ламарка, отличающим его от идей предшественников-трансформистов, стало то, что он впервые в биологии поставил вопрос о причинах — факторах (от лат. *фактор* — творец чего-либо) эволюции. Ключевым в его теории стал вопрос: почему в процессе эволюции происходит ступенчатое повышение уровня организации живых существ? Ответом на него послужил сформулированный им же *постулат* (от лат. *постулатум* — требование), согласно которому все жизненные формы изначально наделены стремлением к повышению своей организации, что, по мнению Ламарка, является врождённым свойством всего живого.

Картина эволюционных изменений организмов согласно теории Ламарка выглядела следующим образом. Вначале происходят изменения среды обитания организма. В соответствии с этим изменяются его потребности, а также характер деятельности его органов. Одни органы упражняются, другие — нет. В результате они начинают изменяться (рис. 159): нужные — развиваться, а не востребуемые — исчезать (*первый закон Ламарка*). Приобретённые в процессе жизни изменения наследуются (*второй закон Ламарка*).

Наглядной иллюстрацией теории Ламарка могут быть следующие рассуждения её автора: «...стремясь избежать необходимости окунать тело в воду, птица делает всяческие усилия, чтобы вытянуть и удлинить ноги. В результате длительной привычки, усвоенной данной птицей и прочими особями её породы, постоянно вытягивать и удлинять ноги, все особи этой породы как бы стоят на ходулях, так как мало-помалу у них

образовывались длинные ноги, лишённые перьев до бедра, а часто и выше».

Теория Ламарка не получила широкого распространения среди его современников. Во многом это связано с её умозрительностью. Основные положения данной теории — больше предположения, чем проверенный фактический материал. Она не объясняла, почему живые организмы стремятся к совершенству, какие биологические причины: генетические, физиологические, поведенческие и др. стоят за «желанием» живых существ быть всё организованнее. Это оставляло возможности для признания сверхъестественных сил в эволюционном процессе. Ошибочной оказалась и высказанная учёным идея о возможности наследования приобретённых в течение жизни признаков.

Учение Ламарка об эволюционном значении упражнения или неупражнения органов и о наследовании приобретённых при жизни признаков и свойств в XX в. стали называть **ламаркизмом**. Его идеи, несмотря на то, что многочисленные исследования доказали: модификационные изменения, вызванные реакцией организмов на изменения среды обитания, не передаются потомкам, — неоднократно возрождались. Одним из таких всплесков ламаркизма стал монополизм в 1948—1964 гг. в советской науке идей агронома Т. Д. Лысенко, считавшего, что среда непосредственно влияет на наследственность, и путём «воспитания» организмов определёнными условиями можно вывести сорт растений или породу животных с любыми нужными человеку свойствами, что никаких генов в природе не существует — это выдумки буржуазных учёных, а эволюция идёт под непосредственным воздействием среды, причём её влияние настолько значимо, что в определённых условиях «печеночка может превратиться в кукушку».

Ч. Дарвин и его учение об естественном отборе. К середине XIX в. биологическая наука уже принципиально отличалась от натурфилософии конца XVIII века. Экспериментальные исследования дали большой фактический материал. С этого периода биологи всё больше опирались на конкретные научные факты, а не абстрактные рассуждения. Именно в это время было сделано первое биологическое обобщение (со временем названное теорией), значимость которого не утрачена по сей день (вспомните, основные положения какой теории были сформулированы в первой половине XIX века).

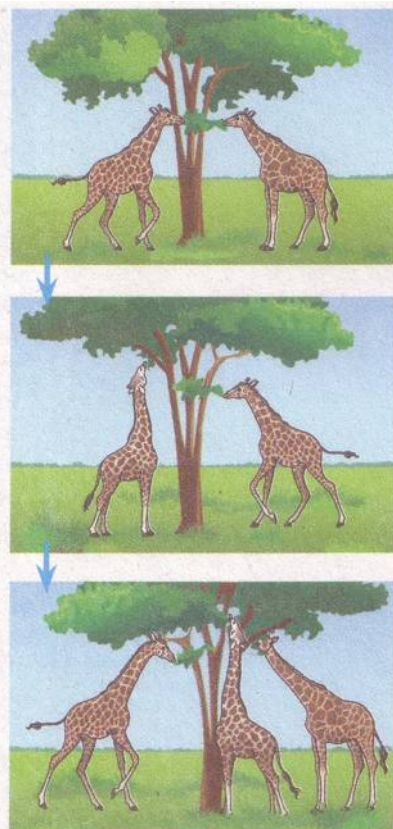


Рис. 159. Так Ламарк представлял эволюцию жирафов, которые, стремясь дотянуться до веток с зелёными листьями, постоянно вытягивали шею.



Рис. 160. Чарльз Дарвин.

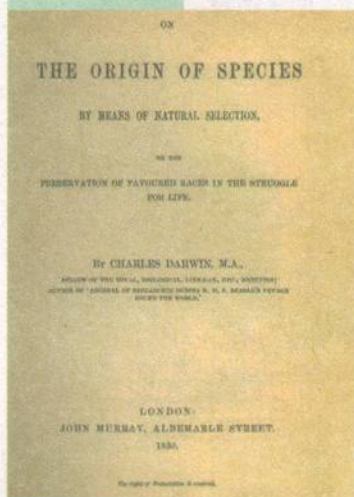


Рис. 161. Титульный лист первого издания труда «Происхождение видов...».



Рис. 162. Так выглядела борьба за существование во времена господства динозавров.

У большинства биологов того времени не вызывало сомнений, что эволюция реальна: природа изменяема, одни виды приходят на смену другим, а жизнь на Земле развивается. Поэтому актуальными стали не доказательства эволюции, а необходимость выяснить, как именно происходят эволюционные преобразования; найти ответ на вопрос, что заставляет живые организмы изменяться во времени. Иными словами, предстояло выяснить механизмы, причины и факторы эволюции.

Это было сделано в выдающемся труде английского натуралиста, путешественника и исследователя Чарльза Роберта Дарвина (1809—1882) «Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь» (рис. 161), в котором он изложил своё видение механизмов эволюционных преобразований. Вкратце идеи книги сводились к следующему.

- Организмы размножаются в геометрической прогрессии, тогда как до взрослого состояния доживает очень незначительная их часть (обратите внимание: в природе молодых особей всегда больше чем взрослых). Следовательно, большинство особей гибнут в борьбе за существование (рис. 162), которая проявляется, главным образом, в конкуренции особей одного вида между собой за лучшие места обитания, пищу, ресурсы, а у животных, к тому же, соревновании самцов за самку.
- Для природы характерна всеобщая изменчивость. Каждый организм имеет индивидуальные особенности, отличающие его от других. По Дарвину, в природе существует ненаследственная групповая (он её называл «определённой», а сейчас её называют модификационной) и индивидуальная («неопределённая», в современной трактовке генетическая) изменчивость, которая передаётся по наследству. Именно последняя форма изменчивости согласно теории Дарвина играет ключевую роль в эволюции, даёт для неё материал.
- Поскольку особи одного вида отличаются друг от друга, у них разные шансы выжить и оставить потомство. Чаще выживают и, соответственно, оставляют потомство более приспособленные к условиям обитания организмы, имеющие



какие-то особенно полезные в борьбе за жизнь признаки или свойства. Это выживание самых приспособленных в борьбе за существование и есть естественным отбором, который, по Дарвину, является основным фактором — **движущей силой эволюционного процесса**. В качестве главного доказательства реальности естественного отбора Дарвин приводил искусственный отбор, с помощью которого человек вывел множество нужных ему пород животных и сортов растений с ранее неизвестными в природе свойствами. Так и природа с помощью естественного отбора творит нужные ей виды.

Поскольку среда обитания организмов постоянно изменяется, то каждый раз в борьбе за существование преимуществом обладают особи с новыми признаками, закрепляющимися наследственно. Эти изменения, накапливающиеся и распространяющиеся под действием естественного отбора в ряду поколений, неизбежно приводят к существенным изменениям строения тела и особенностей функционирования групп особей, в результате чего образуется новый вид.

Таким образом, основная идея учения о есте-

Рис. 163. Все заметные признаки этих видов млекопитающих (а — грива у льва; б — иголки у ежа; в — крылья у летучей мыши; г — голая кожа у дельфина) являются приспособлениями, которые, в соответствии с теорией Дарвина, возникли у организмов в процессе борьбы за существование и были закреплены в ряду поколений в результате естественного отбора.

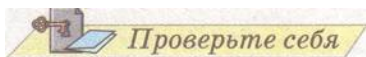
ественном отборе — главной движущей силы органической эволюции — состоит в *выживании самых приспособленных в борьбе за существование* (рис. 163). При этом самыми приспособленными являются организмы, оставляющие самое большое потомство.

В отличие от теории Ламарка эволюционную теорию Дарвина восторженно восприняла не только научная, но и вся просвещённая европейская общественность того времени. Первый тираж «Происхождения видов...», увидевший свет 24 ноября 1859 г., разошёлся за несколько дней. Успех был обусловлен понятной и чёткой логикой теории естественного отбора, аргументированностью доводов. Кроме того, идея выживания в конкурентной борьбе самых сильных и приспособленных отвечала духу времени — капиталистическим отношениям середины XIX в. — и была понятной обществу.

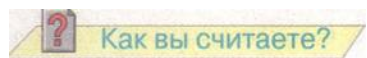
Учение Дарвина об эволюционном значении естественного отбора как главного фактора эволюции принято называть дарвинизмом. Большинство

современных биологов это учение отождествляют с **теорией эволюции** и считают единственно правильной трактовкой механизмов эволюционного процесса. В отличие от эволюционного учения Ламарка Дарвин не только доказал факт эволюции (изменяемость видов, происхождение одного вида от другого, сменяемость видов во времени), но и первым предложил приемлемые для науки своего времени естественнонаучные механизмы эволюционного процесса. Благодаря теории Дарвина в биологии произошли прогрессивные изменения, которые можно сравнивать с научной революцией. Эволюционное учение стало проникать во все биологические дисциплины. Появились совершенно новые научные направления (сравнительная анатомия и физиология, эволюционная морфология, эволюционная эмбриология и другие). Существенный прогресс был достигнут в систематике и филогении. Система животных и растений перестала быть искусственной, она всё больше стала основываться не на внешней схожести организмов, а на их филогенетическом родстве.

Автором первого эволюционного учения, согласно которому жизнь на Земле — результат органической эволюции, является французский учёный Ж. Б. Ламарк, который, однако, не смог сформулировать естественных причин эволюционного развития. Это сделал английский естествоиспытатель и учёный Ч. Дарвин, выдвинувший идею естественного отбора как главной движущей силы эволюции. Ч. Дарвина признают основоположником современной теории эволюции, поскольку он не только убедительно доказал её реальность, но и обосновал её естественные причины.



1. Какие положения теории Ламарка оказались истинными, а какие — ложными?
2. В чём состоит заслуга Дарвина?
3. Чем эволюционное учение отличается от теории эволюции?
4. Почему теория Дарвина так быстро завоевала огромное количество приверженцев?



1. Почему эволюционный труд Ламарка был назван «Философия зоологии»?
2. Известно, что органическая эволюция, шла от низкоорганизованных организмов к организованным сложно. Можно ли считать, что сложноорганизованные организмы более приспособлены, чем низкоорганизованные?

§ 39. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ И МЕТОДЫ ЕЁ ИЗУЧЕНИЯ

Термины и понятия: палеонтология; последовательность ископаемых форм; биостратиграфия; реликты; рудименты; атавизмы; закон зародышевого сходства; биогенетический закон; молекулярная филогения.

Нужно ли доказывать реальность биологической эволюции. Многочисленные исследования учёных разных областей биологии, а также смежных наук с неизбежностью приводят к мысли о реальности эволюции и признании

её таким же научным фактом, как и любых других биологических процессов: индивидуального развития, полового размножения, фотосинтеза или мышечного сокращения. Именно объективность феномена эволюции обуславливает необходимость его такого же детального изучения, как и любого другого экспериментально доказанного биологического явления.

Исторические изменения организмов, экосистем и биосферы в целом являются предметом исследований учёных всех экономически развитых стран мира вне зависимости от государственного устройства и религии. Ежегодно в мировой периодике появляются тысячи статей, в которых проясняются детали исторического развития живой природы.

Если история естествознания насчитывает не менее 2,5 тыс. лет, то идее исторического развития природы не более 300. Впервые идею развития материального мира высказал немецкий философ Иммануил Кант (1724–1804), распространив её на становление Вселенной. Рациональное обоснование идеи развития дал другой немецкий философ — Георг Вильгельм Фридрих Гегель (1770–1831), сформулировавший законы диалектической логики. Тем не менее, дискуссия о реальности биологической эволюции ведётся и сегодня, хотя этот вопрос давно перешёл из рамок биологии в область общественного сознания. Поэтому необходимо чётко знать доказательства объективности исторического развития живой природы и методы изучения эволюционных процессов.

Доказательства эволюции. Данные палеонтологии — науки о вымершей фауне (от лат. *Фауна* — богиня лесов, полей, покровительница животных) и флоре (от лат. *Флора* — богиня цветов и весны) и об ископаемых останках животных и растений, следует считать самыми весомыми аргументами в доказательстве реальности эволюционного процесса. Факты этой науки убедительны ещё и потому, что смены древних флор и фаун происходили в соответствии с геологическими эпохами (от греч. *эпохе* — остановка), каждая из которых отражала определённый период истории Земли. Как известно, проблемой определения возраста Земли занимается не биология, а геология. Поэтому доказательства исторического развития жизни на Земле, полученные к тому же специалистами совершенно иной области естествознания, особенно убедительны.

Главным палеонтологическим доказательством реальности эволюции являются не просто находки древних вымерших животных или растений, а то, что эти ископаемые остатки образуют последовательность ископаемых форм, соответствующую процессу эволюционных преобразований определённой группы организмов (рис. 164).

К примеру, если конечность древнего предка лошади, возраст которого оценивают в 100 млн лет, сравнить с конечностью современной лошади, то найти в них общее трудно: в первом случае — типичная конечность пятипалого типа, свойственная большинству современных млекопитающих, во втором — конечность с одним третьим пальцем (рис. 165). Тем не менее,

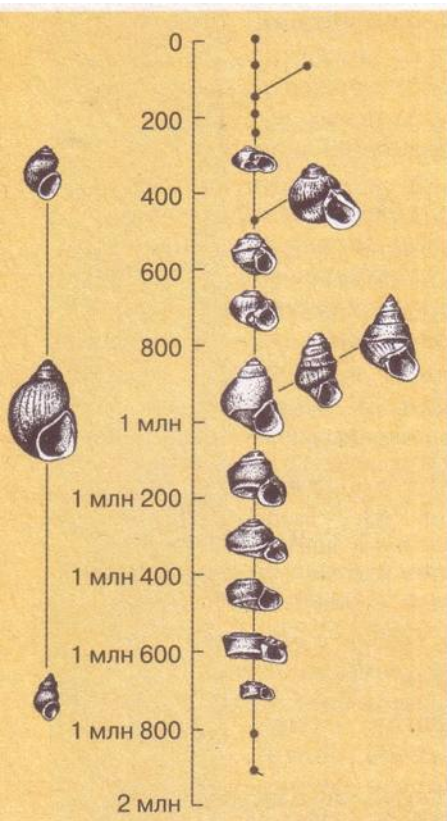


Рис. 164. Последовательность ископаемых форм, соответствующая процессу последовательных эволюционных преобразований ископаемого рода брюхоногих моллюсков.

находки на обширных пространствах Северной Евразии множества промежуточных по своему строению ископаемых форм показывают, что на самом деле мы видим два крайних варианта одного и того же эволюционного ряда.

Чем древнее ископаемые остатки, тем глубже они залегают в слоях Земли. Именно эта последовательность залегания позволяет отследить, как одни виды сменяли другие. Поэтому при палеонтологических раскопках землю снимают слой за слоем. При этом чётко фиксируют, в каком слое и в какой последовательности найдены те или иные остатки. Самыми подходящими объектами для изучения эволюционного ряда вымерших форм служат остатки животных с твёрдым скелетом, в котором обычно хорошо отражаются признаки вида. Чаще всего это моллюски или млекопитающие. Зная геологический возраст слоёв земли, можно в миллионах лет определить период, в котором жил вид. По мере накопления данных и восстановления последовательности ископаемых форм появляется возможность решить обратную задачу — определить возраст слоёв земли по фрагментам костей ископаемых форм. Это направление исследования истории Земли оказалось настолько плодотворным, что на стыке геологии и биологии возникла отдельная наука — биостратиграфия (от греч. *биос*, лат. *стратум* — слой, настил и греч. *графо* — пишу, рисую).

Современная палеонтология обладает арсеналом и других методов, с помощью которых можно строго доказать наличие последовательных рядов ископаемых форм. Одним из самых точных является метод **радиоавтографии**, основанный на периодах полураспада радиоактивного изотопа C^{14} .

«Живые ископаемые». За миллионы лет от некогда живых существ в лучшем случае остаются только окаменевшие фрагменты останков, поэтому перед палеонтологами стоит сложная задача воссоздать облик целого организма, зачастую по единственной детали. Такие реконструкции во многом зависят от подготовки, знаний и воображения исследователя, потому отчасти субъективны и вызывают сомнения у скептиков. Поэтому особую ценность в качестве доказательства правильности палеонтологических реконструкций представляют «живые ископаемые», или реликты (от лат. *реликтым* — остаток) — дожившие до наших дней виды или группы близких видов древнего происхождения, которые характеризуются рядом

признаков вымерших животных или растений прошлых геологических эпох.

Реликтами в царстве животных (рис. 166) являются *мечехвосты* — гигантские морские членистоногие, достигающие 60 см в длину; кистепёрая рыба *латимерия* (вспомните: кистепёрые рыбы считаются предками земноводных); рептилия *гаттерия*, внешне напоминающая ящерицу (она сохранилась на нескольких мелких островах недалеко от Новой Зеландии); яйцекладущие млекопитающие (*утконос* и *ехидна*), объединяющие признаки рептилий и млекопитающих (вспомните, что это за признаки).

В царстве растений реликтом считается *гинкго двулопастный* (рис. 167). Его ещё называют священным деревом. Этому представителю реликтовой флоры голосеменных около 300 млн лет.

Данные о строении организмов. Одним из ключевых положений сравнительной анатомии — науки, изучающей строения тел разных видов организмов и их закономерности, является принцип: чем ближе родство организмов, тем выше их сходство по гомологичным (от греч. *гомология* — соответствие) признакам. Какие органы или структуры тела называют гомологичными? Прежде всего те, которые имеют общий план строения, развиваются в эмбриогенезе из одних зачатков и обычно выполняют одну и ту же функцию.

Гомологичными, например, являются парные конечности всех позвоночных (рис. 168), развивающиеся из одних и тех же зачатков, а у наземных позвоночных (амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих) — состоящие из одних и тех же костей, которые крепятся к осевому скелету при помощи поясов конечностей. Конечности членистоногих (ракообразных, пауков, насекомых) только аналогичны (от греч. *аналогия* — схожесть) лапам наземных позвоночных. Они выполняют ту же функцию, будучи органами локомоции, но являются производными наружного скелета — кутикулы. Аналогичными органами также являются крылья птиц и бабочек, глаза головоногих моллюсков и млекопитающих (рис. 169).

Примером внешне совсем не похожих гомологичных органов растений, выполняющих разные функции, являются многочисленные случаи видоизменений листовых пластинок: усики гороха, стеблевые чешуйки хвоща, колючки барбариса, чешуйки на корневище и почечные чешуйки, характерные для большинства цветковых растений. Удивительный переходный ряд от лепестков к тычинкам кувшинки наглядно доказывает, каким образом в процессе эволюции возникли тычинки. У растений также можно найти множество аналогичных органов. Например, колючки барбариса возникают из листьев, белой акации — из прилистников, боярышника — из побегов, а у ежевики — это производные коры.



Рис. 165. Историческая последовательность развития однопалой конечности лошадей от древних до современных.



Рис. 166. «Живые ископаемые» — реликты среди животных: а — мечехвост; б — латимерия; в — гаттерия; г — утконос.



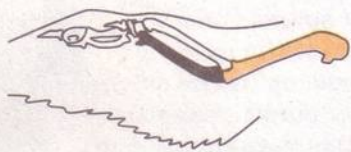
Рис. 167. Реликтовый вид гинкго двулопастный относят к голосеменным растениям.



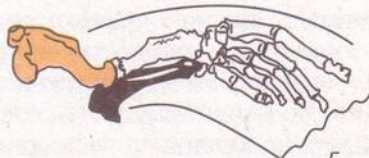
а



б



в



г

Рис. 168. Конечности позвоночных животных — типичный пример гомологичного признака. Передние конечности: а — амфибии; б — черепахи; в — фазана; г — морского льва.

Принцип «чем большее сходство гомологичных органов, тем сильнее родство» легко продемонстрировать на примере бабочки капустницы. Особи этого представителя типа членистоногих имеют две пары крыльев, значит вид связан родственными узами со всеми крылатыми членистоногими — насекомыми. Крылья покрыты чешуйками — капустница ближе к чешуекрылым собратьям. Крылья большие, заметные, бабочка складывает их вместе, следовательно, неоспоримо её родство с дневными бабочками. Жилки крыльев вздутые, а чешуйки белые — понятно, что это член семейства белянок. А близкородственность капустницы с репницей или бржжвенницей следует из того, что эти виды отличаются только деталями окраски — количеством и размещением пятен на крыльях.

Убедительными доказательствами процесса эволюции являются рудименты (от лат. *рудиментум* — зачаток) и атавизмы (от лат. *атавус* — предок) — недоразвитые органы или структуры тела, утратившие своё функциональное значение. Отличие рудиментарных органов от атавизмов заключается в том, что первые встречаются у всех особей данного вида без исключения, тогда как вторые — у единичных экземпляров. Типичными примерами рудиментарных органов животных являются редукция таза у китообразных или крыльев у нелетающей птицы киви, живущей в Новой Зеландии (рис. 170).

Рудиментарные органы и атавизмы есть и у человека. Их наличие доказывает изменяемость человека как биологического вида и указывает на его родственную связь с остальными млекопитающими. Рудиментами являются ушные мышцы и подкожная мускулатура (вспомните: с помощью подкожной мускулатуры ежи сворачиваются в клубок, а у кошек и собак шерсть встает «дыбом», тогда как у человека сохранилась только способность образовывать «гусиную кожу»). Примерами атавизма можно назвать случаи появления у людей рудиментарного хвоста, мощного волосяного покрова на теле и наличие не двух, а нескольких пар сосков.

На первый взгляд, наличие рудиментарных органов — это ничто иное, как подтверждение теории Ламарка об упражнении органов и наследовании приобретённых при жизни свойств. Действительно, если организм перестаёт использовать какую-то часть своего тела, то в ряду поколений она постепенно утрачивается. Современная генетика даёт следующее объяснение этому интересному эволюционному феномену. Оказывается, в генах, отвечающих за развитие неработающего органа, накапливаются рецессивные мутации, что приводит к его недоразвитию. Если же без активной работы органа жизнедеятельность невозможна, то особи с любыми мутациями в этих генах будут иметь низкую приспособленность и соответственно отсекаются естественным отбором. В результате мутации генов, отвечающих за развитие жизненно важных органов, не накапливаются.

Данные эмбриологии также относятся к прямым доказательствам реальности эволюционного процесса.

Прежде всего, его доказывает закон зародышевого сходства, сформулированный выдающимся натуралистом Карлом Максимилианом (Ернестом) Бэр (1792—1876) в первой половине XIX ст. следующим образом: «Чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между разными организмами». Основания послужили следующие факты. Известно, что на ранних стадиях развития эмбрионы позвоночных не отличаются друг от друга. Только со середины эмбриогенеза у зародышей появляются признаки, характерные



Рис. 169. Аналогичные органы: а — глаз кальмара; б — глаз коровы.



Рис. 170. Новозеландская птица киви, у которой крылья являются рудиментами.

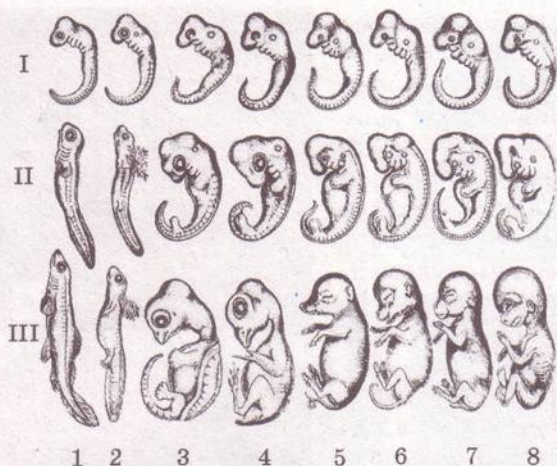


Рис. 171. Зародыши разных видов позвоночных на разных (I—III) стадиях развития: 1 — рыба; 2 — саламандра; 3 — черепаха; 4 — курица; 5 — свинья; 6 — корова; 7 — кролик; 8 — человек.

для рыб и амфибий, а ещё позже — признаки, характерные для рептилий, птиц и млекопитающих. Очевидно, в данном случае зародышевое сходство свидетельствует об общности происхождения и единстве начальных этапов эволюции позвоночных, в том числе и человека.

Основываясь на приведённых выше фактах, уже во второй половине того же столетия немецкие учёные *Фриц Мюллер* (1822—1897) и *Эрнст Геккель* (1834—1919) сформулировали биогенетический закон, согласно которому каждая особь в своём индивидуальном развитии повторяет историю развития своего вида. Обычно этот закон формулируют очень кратко: «*онтогенез — это быстрое повторение филогенеза*».

Например, все многоклеточные животные проходят в своём развитии одноклеточную стадию, что может рассматриваться как свидетельство происхождения многоклеточных от одноклеточных, затем стадию одного слоя — бластулы. Так устроены самые примитивные многоклеточные — колониальные организмы (*вспомните вольвокс*). Следующий этап развития — двухслойный мешок (гастроула). Этой стадии соответствует организация двухслойных животных — кишечнополостных. Повторение черт строения предковых форм можно отметить и в других случаях (рис. 171).

Наглядной иллюстрацией правильности биогенетического закона является жизненный цикл бесхвостых амфибий. Оказывается, совсем не обязательно изучать ископаемые останки древних рыб, чтобы понять — земноводные произошли от рыб. Для этого достаточно изучить строение личинок лягушек — головастиков. Они, так же, как и рыбы, имеют хвост, непарные плавники, жабры, двухкамерное сердце, один круг кровообращения и даже особый орган чувств — боковую линию.

Молекулярно-генетические данные. Одним из главных в биологии является принцип единства химического состава живых организмов. Причём в основе биохимической универсальности живого лежат две группы веществ: белки и нуклеиновые кислоты. Проведённые в последние десятилетия исследования показали, что родственность видов чётко отражается в их сходстве на уровне первичной структуры ДНК и белков. Получается следующая тенденция: чем родственнее виды друг другу и чем выше их анатомическое сходство, тем более гомологичными у них являются первичная структура белков и последовательность ДНК. Оказывается, ДНК человека одинакова с ДНК шимпанзе на 98 %.

Различия между видами на уровне первичной структуры ДНК и белков вызваны точковыми мутациями и чётко соответствуют родственности сравниваемых видов. Это позволяет однозначно определить генетические (родственные) взаимоотношения между сравниваемыми видами и таким образом воссоздавать эволюцию и реконструировать филогению групп организмов, обходясь при этом без палеонтологического материала. Это направление исследований названо молекулярной филогенией. Молекулярные данные, как известно, получают экспериментальным путём. Их легко формализовать, а результаты выразить в виде чётких и понятных цифр, отражающих процент одинаковых последовательностей нуклеотидов или аминокислот двух сравниваемых видов (чем больше' одинаковых последовательностей — тем виды генетически ближе друг к другу).

Важным итогом применения молекулярных данных стало совпадение в большинстве случаев родственных связей, полученных при помощи молекулярной филогении и методами сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии, а это, в конечном счёте, подтверждает объективность эволюционных событий.

Методы эволюционных исследований. Современная биологическая наука обладает арсеналом методов изучения эволюции.

Геологические и палеонтологические методы исследования связаны с изучением истории Земли, сменами флор и фаун в разные геологические эпохи. Как никакие другие, они позволяют произвести реконструкцию исторического развития живого на Земле.

Анатомические и эмбриологические методы до самого недавнего времени оставались главными средствами, благодаря которым удавалось установить механизмы и факторы эволюции организмов, определить эволюционные связи между ними.

Молекулярно-генетические методы являются ключевыми в современных эволюционных исследованиях. Считается, что развитие эволюционной теории определяется насыщением её генетическими идеями и методами. Кроме того, эти методы дают возможность чётко и однозначно определить родственные связи между организмами, изучить эволюционные процессы на молекулярном уровне.

Биогеографические методы основаны на изучении закономерностей географического распределения животных и растений на Земле, которые определяются историческими факторами. Например, зоологам давно известно, что в южной части Австралии и в Южной Америке обитают самые древние виды млекопитающих из ныне живущих (*подумайте, о каких видах зверей идёт речь*), эволюционно молодые населяют Северную Евразию и Северную Америку, а в тропических экваториальных зонах Земли представлена средняя по возрасту фауна млекопитающих.

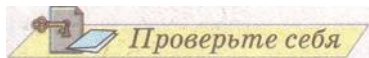
Поскольку любые процессы протекают не только во времени, но и в пространстве, то исследования биогеографов (возникновение биогеографических областей, распределение видов по поверхности Земли, формирование островных фаун) дают очень ценную информацию и эволюционистам.

Трудно переоценить значение **экологических** методов исследований в понимании эволюционных процессов. Ведь согласно дарвинизму, эволюция — процесс возникновения различных приспособлений, которые вырабатываются в процессе взаимодействия организмов с окружающей средой

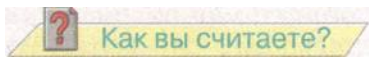
РАЗДЕЛ V. Историческое развитие органического мира

и закрепляются генетически. Кроме того, биологическая эволюция — не только историческое развитие организмов: образование новых видов, родов, семейств и таксонов ещё более высокого уровня, но и эволюция экосистем и биосферы. Изучать эти процессы можно только методами экологии.

Эволюция — историческое развитие живого на Земле — не гипотеза, а неопровержимый научный факт. Его подтверждают непосредственные наблюдения и методы разных наук.



1. Почему палеонтологические данные являются одними из самых надёжных доказательств эволюции? 2. Какие организмы называют реликтовыми? 3. Какие органы называют аналогичными, а какие гомологичными? 4. В чём состоит суть биогенетического закона? 5. Что это за направление — молекулярная филогения?



1. Почему большинство видов древних фаун и флор вымерли, а некоторые виды сохранились, став реликтами? 2. Назовите рудиментарные органы растений, животных и человека, не указанные в тексте учебника. 3. Как можно изучить эволюционные явления во время летних каникул, отдыхая, например, на даче?

§ 40.

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ И ЕЁ ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Термины и понятия: синтетическая теория эволюции; факторы эволюции (естественный отбор, генетическая изменчивость, дрейф генов, волны жизни, изоляция).

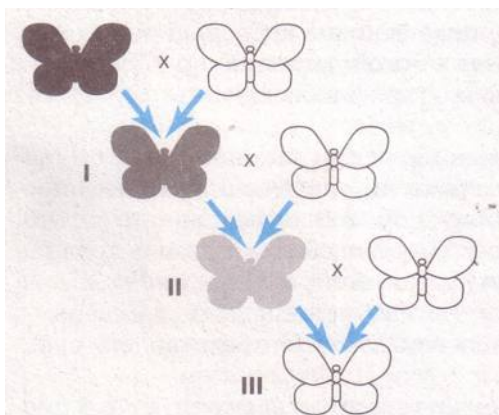


Рис. 172. Иллюстрация «ужаса Дженкина» на примере белокрылых и темнокрылых бабочек. За три поколения скрещиваний у потомков, по представлениям учёных середины XIX века, от полезного признака чёрной окраски ничего не остаётся.

Почему современную эволюционную теорию называют синтетической. Несмотря на то, что большинство учёных-современников Дарвина стали горячими приверженцами его теории, некоторые исследователи критически отнеслись к идее естественного отбора как главного фактора эволюции. Самое серьёзное научное возражение выдвинул английский инженер *Флеминг Дженкин* (1833—1885). Суть его такова. Если у индивида возникают полезные черты, которые передаются по наследству и дают ему преимущество перед остальными особями, то они в случае свободных скрещиваний неизбежно будут растворяться в ряду потомков. Причём в каждом новом поколении эти положительные свойства должны всё более затухать и наконец исчезнуть в «болоте обычных признаков». Напри-

мер, если белая окраска крыльев даёт преимущество бабочке в борьбе за существование с обычными чернокрылыми особями, то её потомки в первом поколении будут серокрылыми, и их преимущество будет уже гораздо меньшим. Во втором поколении крылья станут тёмно-серыми, почти неотличимыми от чёрных, и превосходство станет ничтожным. Особи третьего поколения уже не будут отличаться от обычных особей и соответственно иметь дополнительные шансы на выживание (рис. 172). Этот пробел в своей теории сам Дарвин признавал очень серьёзным. Поскольку учёный так и не смог убедительно опровергнуть данное возражение, он назвал его «кошмаром Дженкина».

Это «противоречие» дарвинизма основывалось на ложной теории слитной наследственности, господствовавшей в середине XIX ст. (*вспомните теорию пангенезиса*). Открытие генов и переход на дискретную теорию наследственности позволили объяснить, почему образовавшиеся полезные признаки не «растворяются» в потомстве, а при отборе накапливаются. Именно поэтому современная теория эволюции представляет собой синтез дарвинизма, точнее его главной идеи — естественного отбора, с генетикой, а потому называется синтетической теорией эволюции (СТЭ). Её идеи и постулаты опираются также на достижения других наук: палеонтологии, систематики, экологии, молекулярной биологии и других.

Ещё до открытия Менделем законов наследования были известны многочисленные факты, доказывающие, что многие признаки не растворяются, а передаются на протяжении многих поколений. Например, характерная горбинка на носу членов королевского дома Бурбонов сохранилась даже у восьмого по счёту поколения, хотя, по расчётам Ф. Дженкина, этот признак должен был уменьшиться в 128 раз. Но эти факты так же, как и многочисленные данные селекции, остались вне поля зрения учёных-эволюционистов.

СТЭ сформировалась в 40-х годах XX ст. Её основоположниками были и наши соотечественники *Сергей Сергеевич Четвериков* (1880—1959), *Феодосий Григорьевич Добжанский* (1900—1975) и *Иван Иванович Шмальгаузен* (1884—1963). Последний стал основателем Института зоологии Национальной академии наук Украины, который сейчас носит имя учёного.

Основные положения современной эволюционной теории. Некоторые вопросы теории органической эволюции до сих пор остаются предметом научных споров, однако основополагающие принципы СТЭ признаёт большинство биологов. Вот эти положения.

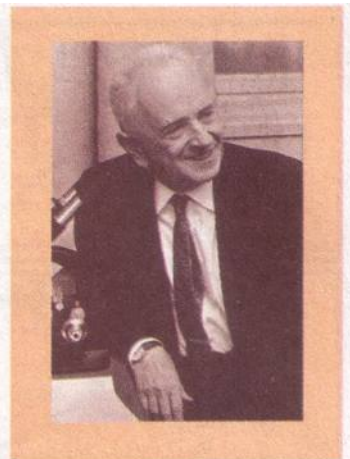


Рис. 173. Ф. Г. Добжанский.

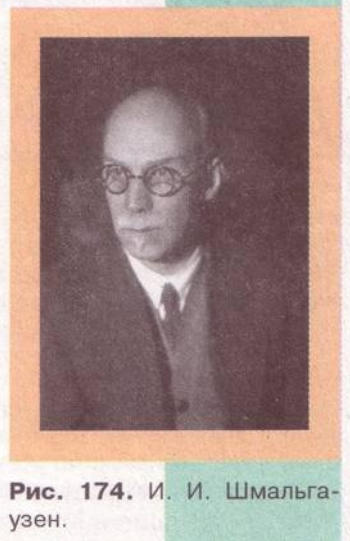


Рис. 174. И. И. Шмальгаузен.

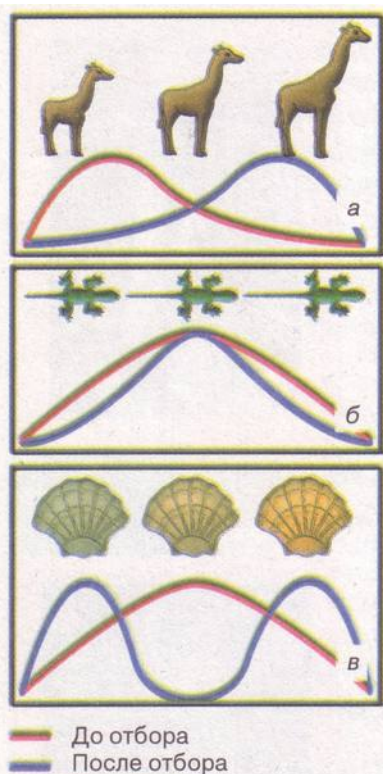


Рис. 175. Формы отбора: а — направленный (селективное преимущество у особи с крайними значениями признака); б — стабилизирующий (селективное преимущество у особей со средними значениями признака); в — дизруптивный (процесс, противоположный стабилизирующему отбору).

1. *Естественный отбор — главный фактор и движущая сила эволюции, причина развития исторического приспособления организмов к окружающему миру.* Это положение теории Дарвина осталось неизменным со времени выхода в свет «Происхождения видов...». Согласно СТЭ, благодаря борьбе организмов за жизнь с абиотическими факторами среды и окружающими организмами, у них вырабатываются эволюционные приспособления к окружающему миру, которые, в конечном счёте, приводят к образованию новых видов.

Различают три формы естественного отбора. *Первая — направленный отбор*, когда выживают особи с определёнными, генетически закреплёнными признаками (см. рис. 175, а). Например, установлено, что хомяки или сурки, у которых вместо обычной рыжей окраски меха чёрная, лучше переносят низкие температуры, а потому легче переживают морозные зимы. В результате на северной границе их ареала селективным преимуществом обладают особи-меланисты (*вспомните, какое вещество определяет чёрный цвет окраски волос человека и млекопитающих*), которые здесь встречаются часто, тогда как на юге обитают только рыжие особи.

Вторая форма естественного отбора — стабилизирующий отбор, или выживание особей с промежуточными, близкими к средним, значениями признаков (см. рис. 175, б). Известно, что к разнообразным экстремальным воздействиям среды лучше всего приспособлены оптимальные особи, характеризующиеся самыми обычными, чаще всего средними значениями признаков. Например, в лютые зимы повышенную выживаемость Демонстрируют *домовые вороны* со сред-

ней длиной крыла, тогда как короткокрылые или длиннокрылые погибают. Таким образом, оптимальные особи проявляют самую высокую приспособленность и могут оставить больше потомков. Стабилизирующий отбор — это самая распространённая в природе форма естественного отбора. Согласно СТЭ именно он играет главную роль в эволюции, обеспечивая развитие регуляторных систем организма (*вспомните, какие регуляторные системы есть в организме человека*), совершенствование которых ведёт к биологическому прогрессу. Учение о стабилизирующем отборе как важнейшем факторе эволюции разработал украинский учёный И. И. Шмальгаузен.

Третья форма естественного отбора — дизруптивный отбор, когда селективное преимущество имеют особи с край-

ними формами проявления признака (см. рис. 175, в). В этом случае естественный отбор происходит в двух противоположных направлениях. В чистом виде дизруптивный отбор в природе почти не встречается. Однако часто имеет место его особая форма — *балансирующий отбор*, когда вектор отбора во времени направляется в ту или иную сторону. В результате в разные сезоны преимущество могут иметь особи — носители противоположных признаков. Похожая ситуация складывается и с упомянутыми хомьяками-меланистами на севере Украины: особи с чёрным мехом лучше переносят суровые зимы, но они не такие плодовитые, как рыжие. В результате между рыжими и чёрными устанавливается определённый баланс: весной больше чёрных, а осенью рыжих. И так продолжается из года в год.

2. *Материалом для эволюции служат мутационная и рекомбинационная изменчивость.* Ещё Дарвин подчёркивал, что для эволюции имеет значение только неопределённая изменчивость. Она проявляется на уровне отдельных особей, и её направленность и сила не зависят от влияния окружающей среды. С точки зрения генетики речь идёт о мутациях, а также индивидуальных комбинациях генетического материала (*вспомните три механизма рекомбинации генетического материала*), которые создают особей с новыми биологическими свойствами. Именно мутанты, которым выпадает счастливый жребий оказаться более приспособленными к изменившимся условиям существования, чем обычным особям, являясь материалом для естественного отбора, они имеют все шансы со временем образовать новый вид. Таким образом, *генетическая изменчивость — ещё один крайне важный фактор эволюции.*

3. *Единицей эволюции является не отдельная особь, а популяция.* Согласно Дарвину, единицей эволюции является индивид, который приобрёл полезные наследственно закреплённые свойства. Однако специальные расчёты показали: если бы эволюция шла на уровне отдельных особей, то она протекала бы так медленно, что сейчас на Земле вместо птиц и млекопитающих в лучшем случае господствовали пауки и скорпионы (*вспомните: это первые по-настоящему сухопутные животные*). Поэтому должны существовать «катализаторы» эволюции — процессы, протекающие на популяционном уровне. Особое место занимает дрейф генов — случайное изменение частот генов, происходящее в очень небольших по размеру популяциях. Например, при катастрофическом падении численности в силу случайных причин могут выживать единичные особи — носители каких-либо редких аллелей. Со временем в благоприятных условиях они сильно размножатся, дадут вспышку численности и захватят новые жизненные пространства. Таким образом процесс отбора генетических признаков ускоряется во много раз. Эти колебания численности в эволюционной биологии называют, как вы помните, волнами жизни (рис. 176) и наряду с дрейфом генов относят к важным факторам эволюции.

4. *Ключевым эволюционным событием является процесс образования видов.* Не случайно Дарвин назвал свой труд «происхождением видов». Согласно СТЭ, видообразование идёт постепенно и представляет собой процесс приспособления к изменяющимся условиям среды. Обычно он осуществляется в условиях географической изоляции, *рассматриваемой как ещё один обязательный фактор эволюции.* Благодаря географической изоляции, возникла система генетически изолированных друг от друга популяций (рис. 177).

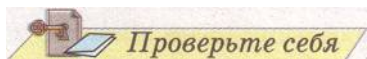


Рис. 177. Ареал голубой сороки — классический пример географической изоляции популяций одного вида.

5. *Эволюционные механизмы, приводящие к образованию новых видов, применимы к таксонам более высокого уровня. Иными словами, роды, семейства, отряды, порядки, классы и т. д. образуются с помощью тех же эволюционных факторов, что и виды. При этом следует учесть, что чем выше уровень таксономической иерархии, тем древнее эволюционное событие.*

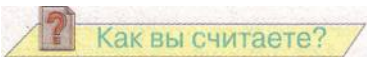
Синтетическая теория Эволюции (СТЭ) — одна из основ современной биологии — представляет собой синтез основных положений

дарвинизма и достижений генетики. По сути, она является идеей органической эволюции путём естественного отбора генетически закреплённых признаков. Истинность СТЭ не вызывает сомнения у большинства современных биологов.



1. Почему современный дарвинизм получил название синтетической теории эволюции?

Какой из факторов считают основной движущей силой эволюции? 3. Какая из форм отбора чаще всего встречается в природе? 4. Почему в СТЭ именно популяция, а не особь считается единицей эволюции? 5. Какая из форм изоляции чаще других является обязательным условием образования видов?



1. В чём состоит вклад экологии в современную теорию эволюции? 2. Какие нерешённые задачи стоят сегодня перед учёными-эволюционистами?

§ 41. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ, ВИДООБРАЗОВАНИЕ И ВИДЫ

Термины и понятия: микроэволюция; макроэволюция; индустриальный меланизм; видообразование (географическое, экологическое, мгновенное); подвид; вид и его критерии.

Микроэволюция и макроэволюция. Обычно эволюционные процессы разделяют на два уровня. На уровне популяции, которая, как вы помните, согласно положениями СТЭ, является единицей эволюции, происходит микроэволюция. В результате сначала возникают внутривидовые группировки популяций, а затем, в конечном счёте, образуются новые виды. Протекающие на уровне выше видового эволюционные события, связанные с образованием новых родов, семейств, отрядов, порядков, отделов, классов, типов и т. д., называют макроэволюцией. Согласно СТЭ, между микроэволюцией и макроэволюцией нет принципиальных различий, так как все эволюционные события, сначала происходящие на уровне популяции, обязательно сказываются на ходе макроэволюции конкретной группы организмов. Микроэволюционные события происходят в короткий период времени. Это даёт возможность непосредственно наблюдать их ход. Макроэволюционные процессы растягиваются на миллионы лет, а потому исследовать их можно только косвенным путём.

Элементарное эволюционное событие. Элементарным (первоначальным) эволюционным событием, протекающим на микроэволюционном уровне, является изменение генетической структуры популяции. Оно представляет собой изменение соотношения в популяции особей с разными генотипами и в своём крайнем выражении приводит к замещению одних аллелей другими. Факторами, ведущими к такого рода изменениям, могут быть: прежде всего — естественный отбор, затем резкое падение или увеличение количества особей в популяции и, наконец, изменение темпа мутационного процесса.

Одним из самых удачных примеров микроэволюционных событий являются случаи индустриального меланизма. В XIX—XX вв. в индустриальных районах Европы и Северной Америки наблюдалось необычное явление: у многих видов обычно светлоокрашенных бабочек из поколения в поколение начала темнеть окраска крыльев. Как показали исследования, причина этого явления — изменение среды обитания и вызванное этим изменение направления действия естественного отбора.

Впервые случай индустриального меланизма был обнаружен у бабочки *берёзовой пяденицы* (рис. 178) в середине XIX в. на окраинах Манчестера. Сначала такие экземпляры попадались крайне редко. Через несколько десятилетий они так размножились, что стали обычными во всех задымленных и загрязнённых районах Англии, повсеместно вытесняя естественную белую



Рис. 178. Возникновение тёмной окраски берёзовой пяденицы — одно из самых известных доказательств микроэволюционных событий. Бабочки-меланисты лучше маскируются на тёмной коре, тогда как в лесах на светлой коре берёз, наоборот, жертвами становятся тёмные особи.

форму. Выяснилось, что бабочки-меланисты лучше маскируются в загрязнённых местах и насекомоядные птицы здесь чаще кормятся белыми бабочками, тогда как в лесах их добычей в первую очередь становятся тёмные особи. Проведённый генетический анализ показал, что меланистическая окраска бабочек обусловлена доминантным аллелем, а значит, в промышленных районах, где впервые в результате мутирования возникли эти аллели, произошло элементарное эволюционное событие — вытеснение в популяции рецессивного аллеля доминантным.

Видообразование, или конечный этап микроэволюции. В основе процесса видообразования лежат качественные изменения генетической структуры группы изолированных популяций, при которых во многих локусах происходит замещение аллелей. Это приводит к изменениям фенотипа особей и характера их жизнедеятельности. В конечном счёте между группами популяции возникает барьер нескрещиваемости (репродуктивная изоляция), и одна из групп популяций превращается в новый вид. Чтобы произошли качественные генетические изменения, необходима изолированность на длительный период групп популяций исходного вида.

В зависимости от механизма изоляции и определяют типы видообразовательных процессов. Самым распространённым типом видообразования является **географическое видообразование**, в основе которого лежит пространственная (географическая) изоляция, со временем приводящая к генетическим изменениям в разных частях ареала (рис. 179, а).

Представим, что некий европейский вид мышей, обитающий в условиях мягкого океанического климата, сильно размножился и стал расширять свой ареал в континентальные районы Азии. Ясно, что в условиях морозной зимы повышенную выживаемость проявят особи определённых генотипов, которые в условиях тёплого климата не давали их носителям никакого преимущества в борьбе за существование. Поэтому в суровых местах обитания количество особей с такими генотипами будет из года в год возрастать, и они постепенно вытеснят мышей с обычными для европейских популяций генотипами.

Сначала генетические различия, заключающиеся в частотах встреч тех или иных аллелей, между азиатскими и европейскими популяциями будут незначительны. Особи, представляющие их, внешне будут малоотличимыми друг от друга. Такие географические группы популяций следует рассматривать как

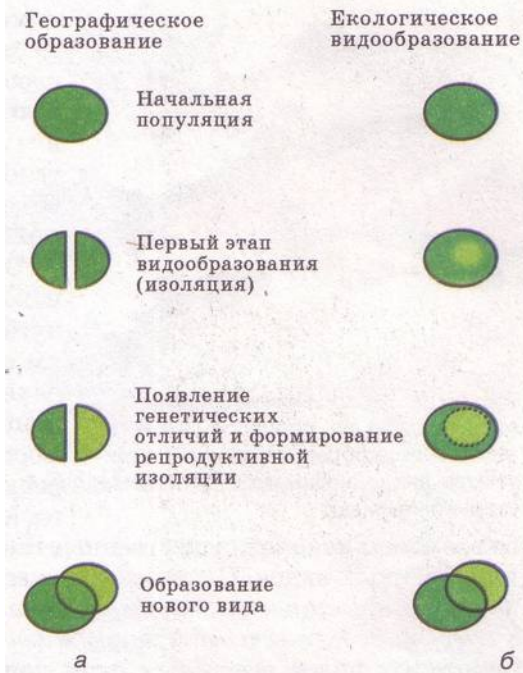
подвиды. После тысяч поколений между подвидами могут накопиться более существенные генетические различия, так как в результате мутационного процесса возникнут новые аллели, которые заменят старые, что приведёт к значительным изменениям фенотипа особей и характера их жизнедеятельности. Причём эти изменения возникнут тем быстрее, чем более изолированы будут подвиды, чем меньше между ними будет обмен особями и, соответственно, генами. Эти ограничения на обмен налагают географическая изоляция. Преградами для миграций могут служить большие реки, горные массивы, для лесных видов — открытые участки степей, а для степных, наоборот, леса.

Через десятки или сотни тысяч лет может начаться процесс обратной миграции, и ареалы европейского и азиатского подвидов мышей частично совместятся. При этом

из-за того, что особи разных подвидов уже накопили большое количество генетических различий, между ними образуется барьер нескрещиваемости. Они хорошо отличаются внешне и занимают разные экологические ниши. Таким образом, в результате приспособления к более суровым условиям существования под действием факторов эволюции (*перечислите их*) образуется новый вид.

Существуют иные, как считается, второстепенные способы видообразования, когда изолирующим началом выступают не географические, а иные факторы. Одним из таких способов является экологическое видообразование, при котором ареал вида не разделяется на части (рис. 179, б), а изоляцию групп популяций определяют различия в условиях существования популяций, обитающих на одной территории. Экологическое видообразование, прежде всего, присуще организмам, жизнь которых особенно тесно связана с факторами среды. Это касается, например, паразитов, средой обитания которых являются другие организмы. При этом даже случайный переход от одного окончательного хозяина к другому может стать причиной смены промежуточного хозяина (например, у сосальщиков вместо пресноводных брюхоногих моллюсков промежуточными хозяевами могут стать наземные организмы), что приведёт к изменению жизненного цикла паразита и возникновению барьера нескрещиваемости между новой и исходной его формами.

У цветочных мух есть *экологические расы*, личинки которых могут развиваться лишь на определённых видах растений: особи одной группы популяций развиваются на представителях семейства крестоцветных, второй — семейства бобовых, третьей — семейства паслёновых. Рано или поздно



Мал. 179. Схемы видообразования: а — географического; б — экологического.



Рис. 180. Экологические расы рыб — первый этап в процессе экологического видообразования: они отличаются внешне, однако генетических отличий не имеют.

в популяциях каждой из рас в результате мутационного процесса сформируются необратимые генетические изменения, которые поддержат естественный отбор и необходимость приспособиться к условиям существования на конкретном виде растения. В результате образуется серия видов.

Образование нового вида внутри ареала исходного может происходить не только путём приспособления к особым условиям среды. У многих видов растений есть раннецветущие и позднецветущие расы (например, весенний и летний дубы: одна форма цветёт в мае, другая — в июне), репродуктивно изолированные друг от друга. Можно быть уверенным, что эти формы

со временем накопят существенные генетические различия и приобретут ранг полноценных видов. Сезонные расы встречаются у проходных рыб (*вспомните: так, в частности, называют экологические группы рыб, нерестящихся в пресной воде, а всю остальную жизнь проводящих в морской*). Например, у некоторых видов осетровых одни популяции нерестятся весной, другие — осенью (их так и называют: яровые и озимые стада). Экологические расы рыб могут быть репродуктивно изолированы не только временем, но и местом нереста. Форель, живущая в озёрах (рис. 180), обычно чётко дифференцируется на две экологические формы: крупные проходные нерестятся в речках, а мелкие — непосредственно в озере. Очевидно, что репродуктивная изоляция во времени или в пространстве, возникающая между экологически разобщёнными популяциями организмов на протяжении длительного времени, также может привести к накоплению генетических различий и видообразованию.

Особым случаем является мгновенное видообразование (рис. 181). Если при географическом или экологическом видообразовании для того чтобы между подвидами или экологическими формами накопились существенные генетические различия, необходимы десятки тысяч поколений (а «хорошие» виды вообще имеют возраст не менее миллиона лет), то в ходе мгновенного видообразования новая репродуктивная изоляция достигается за два-три поколения.

Каким же образом это происходит? В последнее время стало известно, что в природе между близкими видами время от времени происходит гибридизация. Обычно частота гибридных особей составляет десятые доли процента. Чаше гибридизация происходит между видами растений, реже — беспозвоночных животных, ещё реже — позвоночных. Межвидовые гибриды первого поколения — это, как правило, самки, у которых из-за различий в строении хромосом родительских видов нарушен мейоз. Поэтому они продуцируют диплоидные яйцеклетки, которые оплодотворяются самцами одного из родительских видов. В результате во втором поколении получаются триплоидные гибридные самки, которые содержат два генома одного родительского вида и один геном второго родительского вида. Триплоидные самки размножаются только партеногенезом и не нуждаются в

самцах, а потому репродуктивно самостоятельны и изолированы от амфимиктических (вспомните: так называют способ полового размножения, когда яйцеклетку одной особи оплодотворяет сперматозоид другой) родительских видов. Достаточно одной паре - ногенетической особи попасть в подходящий для жизни биотип, где отсутствуют родительские виды, чтобы создать здесь многочисленную популяцию. При удачном стечении обстоятельств она может дать начало новым популяциям, которые распространятся так широко, что их уже можно будет считать отдельными видами.

Известно, что такие партеногенетические полиплоидные виды, популяции которых представлены только самками, чаще обитают в местах с экстремальными для жизни диплоидных родительских видов условиями (на высокогорьях, в засушливых степях, за Полярным кругом и так далее).

У растений особи видов гибридного происхождения зачастую стерильны, но успешно размножаются вегетативно.

Видообразование путём гибридизации получило название гибридогенного и может идти разными путями. Оно является единственным доказанным в лаборатории способом образования нового вида. Впервые возможность такого видообразования доказал академик В. А. Рыбин. Он осуществил генетический синтез сливы, оказавшейся тетраплоидным гибридом алычи и терна.

Понятие вида. Казалось бы, нет ничего более простого, чем дать определение устоявшемуся понятию, являющемуся одной из основ современной биологии. Однако, как показывает опыт любой науки, чем больше проникаешь в сущность явления, тем труднее дать ему однозначное определение. Не составляет исключения и такое понятие, как *вид*.

Впервые понятие вида как структурной единицы органического мира дал английский натуралист Джон Рей (1628—1705). Позднее его как основу классификации организмов использовал Карл Линней. С тех пор вид является основной единицей систематики. В современной биологии вид трактуют не как застывшую статич-

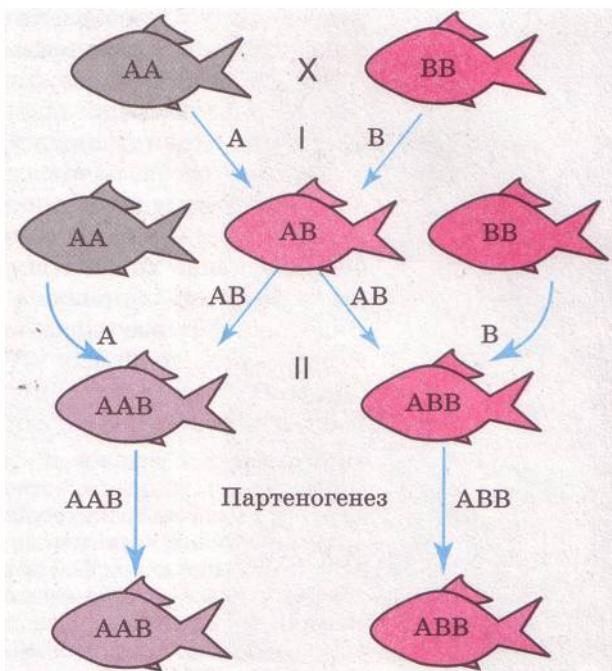


Рис. 181. Схема мгновенного видообразования: I этап — гибридизация двух видов с образованием гибридов, которые размножаются диплоидными гаметами; II этап — возвратная гибридизация с одним из родительских видов. При этом образуются триплоидные гибриды, которые размножаются исключительно партеногенезом (III этап). Это приводит к образованию клонов генетически одинаковых потомков, репродуктивно изолированных от родительских видов.

ную единицу разнообразия живого, а как динамичную систему — основной этап эволюционного процесса.

Ещё в 20-х годах, в самом начале становления СТЭ генетики сформировали представления о виде как генетической системе. Среди них можно выделить два главных положения.

Первое: *особи одного вида формируют общий генофонд, в котором содержатся уникальные аллельные гены, отличающие этот вид от других.* Это положение на практике значит, что особи одного вида характеризуются рядом общих аллельных генов, часть из которых присуща только представителям данного вида. Видоспецифичные аллельные варианты возникают в популяциях в результате точковых мутаций и фиксируются естественным отбором в процессе длительной микроэволюции при условии изоляции исходного вида от других популяций.

Поэтому в современной систематике критерием того, является ли определённая форма животного или растения отдельным, новым для науки видом или же просто особой модификацией, вызванной непривычными условиями жизни, служит выявление у анализируемых организмов аллелей, не встречающихся у особей других видов. Такие доказательства могут быть получены только в современных лабораториях методами биохимической или молекулярной генетики, позволяющими определить у исследуемых особей наличие белков с уникальными аминокислотными последовательностями или участков ДНК с особым порядком следования нуклеотидов.

Второе: *виды, защищены от проникновения генов чужеродного вида.* Это достигается за счёт полной или частичной репродуктивной изоляции — барьера нескрещиваний, который возникает в процессе видообразования между двумя разными подвидами, экологическими расами или формами, достигшими существенных генетических различий.

Факторами, обеспечивающими барьер нескрещиваний и репродуктивную изоляцию, могут быть: огромные расстояния или географические преграды, разделяющие близкие виды; особенности брачного поведения или специфические звуки (кваканье лягушек, пение птиц, стрекотание кузнечиков, трели цикад), которыми самцы привлекают самок; сроки и места размножения (очень часто у рыб); пахучие метки (у насекомых, грызунов, хищников) или особые вещества — *феромоны* (от греч. *ферро* — нести, *омон* — вызывать), выделяемые особями противоположного пола (почти все активно летающие насекомые). В ряде случаев, когда не срабатывают поведенческие барьеры, у животных с внутренним оплодотворением репродуктивную изоляцию обеспечивает несовместимость копулятивных органов самок и самцов разных видов. В случае наружного оплодотворения сперматозоид даже одного очень близкого вида часто оказывается не способным проникнуть сквозь клеточную мембрану яйцеклетки другого вида, а у цветковых растений чужеродная пыльца не образует пыльцевую трубку.

Если репродуктивная изоляция неполная, происходит межвидовая гибридизация. Установлено, что доля гибридов в каж-

дом поколении составляет только доли процента патовозрелых особей, а гибридизация происходит обычно на пространственно ограниченных участках — гибридных зонах, а потому не может приводить к серьёзным изменениям генофонда вида на всём его ареале. Поэтому даже в случае неполной репродуктивной изоляции вид в целом остаётся достаточно защищённым от проникновения чужеродных генов.

Если у амфимиктических организмов граница между видами пролегает по репродуктивно изолированным популяциям, то у апомиктических организмов, размножающихся бесполом путём или партеногенезом, она проходит на уровне отдельных организмов (для размножения сесполым путём или партеногенезом партнёр не нужен). Поэтому достаточно одной мутации, чтобы от одной особи бактерии или эвглены возник клон генетически отличных особей, которые формально заслуживают ранга вида. Если учесть, что размножение у одноклеточных организмов происходит очень быстро, то можно представить темпы этого видообразования. Вместе с тем число видов у бактерий достигает 20 тыс., у простейших — 60 тыс., что гораздо меньше, чем видов многоклеточных растений (500 тыс.) и животных (1,5 млн). Большинство систематиков считают это противоречие артефактом, так как на самом деле, если использовать критерии вида, применяемые для многоклеточных существ, то число видов одноклеточных станет столь велико, что даже их учёт будет непосильной задачей.

Таким образом, генетическое единство особей и популяций, а также их изоляция от остальных являются главным критерием вида. Однако на практике часто пользуются и другими критериями, среди которых особое место занимает **морфологический** (вспомните: *морфология — наука о строении организмов*). Согласно этому критерию особи одного вида имеют ряд общих признаков строения тела, чётко отличающих их от особей других видов. При этом набор признаков подбирается экспериментальным путём. Он зависит от опыта и даже вкуса исследователя. В систематике животных в качестве признаков, по которым определяют видовую принадлежность, чаще всего используют окраску тела или отдельных его частей, размеры, пропорции и форму конечностей, особенности строения черепа и зубов, наличие дополнительных структур и прочее. У цветковых растений видовую принадлежность устанавливают, прежде всего, по строению цветка, его форме и окраске. Морфологические критерии вида ограничены, так как почти в каждой группе организмов существуют **виды-двойники**, которые могут быть внешне настолько похожи, что отличить особей разных видов можно только при помощи анализа кариотипа или по генным признакам. Виды-двойники часто встречаются в царстве животных: среди насекомых (плодовые мушки дрозофилы, малярийные комары), рыб (караси), земноводных (квакши, лягушки) и млекопитающих (мыши, полёвки) (рис. 182). Много их в царствах растений и грибов.

Географический критерий вида основан на том, что каждый вид имеет свой ареал, отражающий его экологические предпочтения, а также место

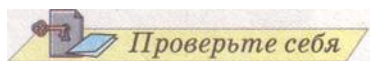


Рис. 182. Полёвка обыкновенная (а) и полёвка восточноевропейская (б) — типичные виды-двойники фауны Украины.

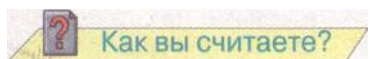
происхождения и историю расселения. Поэтому виды с общими центрами происхождения имеют один и тот же тип ареала (средиземноморский, европейский, центральноазиатский и так далее).

Согласно экологическому критерию каждый вид находит своё особое место в природе или, как говорят экологи, занимает свою экологическую нишу в экосистеме. Если, например, это животное, то у него неповторимый спектр питания, специфическая реакция на абиотические факторы, своя сезонная и суточная активность, особые убежища и прочее.

Происходящие на уровне популяций микроэволюционные события завершаются образованием нового вида — генетически замкнутой системы, представляющей собой совокупность популяций с общим генофондом, защищённых репродуктивной изоляцией от потоков чужеродных генов. Каждый вид характеризуется генетическими и морфологическими особенностями, имеет свой ареал и занимает определённую экологическую нишу.



1. Что такое микроэволюция и что такое макроэволюция? 2. Почему явление индустриального меланизма считают прямым доказательством микроэволюционного процесса?
3. Чем отличается географическое видообразование от экологического? 4. В чём состоит механизм мгновенного видообразования? 5. Почему вид называют генетически замкнутой системой?



1. Почему видообразование так активно происходит на островах? 2. Почему географическое видообразование — самая универсальная, главная форма образования видов?

§ 42. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ И ЕЁ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

Термины и понятия: филогенетика; дивергенция; монофилия; параллелизмы; конвергенция; биологический прогресс; ароморфоз; идиоадаптация; дегенерация; биологический регресс; правила эволюции.

Иерархическая система организмов и макроэволюция. Согласно СТЭ, микроэволюция и макроэволюция — разные стороны одного и того же процесса. Хотя эволюцией таксонов высокого уровня (родов, семейств, отрядов, классов) занимается отдельная наука филогенетика, причиной их возникновения являются те же события, что и при образовании видов. Только происходили они гораздо раньше — в очень древние времена. Чем выше уровень таксономической иерархии, тем больший период времени отделяет видообразовательные события от современности. Это значит, что иерархия таксонов отражает не только степень родства видов, но и время дивергенции (от лат. *divergere* — проявлять расхождение) — разделения единого предкового вида на два и более, из которых со временем образовались другие виды, сформировавшие в конечном счёте таксоны высокого уровня иерархии (рис. 183). Таким образом, чем менее родственны виды друг другу, тем больший период времени отделяет их от общего предка, тем больше они за время своего независимого друг от друга существования

накопили генетических различий, тем сильнее отличаются своим строением, индивидуальным развитием и образом жизни.

Иерархичность таксономической системы и генетическое родство биологических видов можно сравнить с родством людей: виды одного рода — родные братья и сёстры, одного семейства — двоюродные, отряда — троюродные и так далее. Таким образом, чем меньше родство, тем меньше общих генов имеют родственники или виды и тем меньше они похожи друг на друга.

Проиллюстрировать последовательность видообразовательных процессов, приводящих к возникновению таксонов разного уровня иерархии, можно на примере млекопитающих, история которых хорошо известна. Первые виды самых древних млекопитающих, которые уже перестали быть рептилиями, но ещё не стали настоящими зверями, появились на Земле около 300 млн лет назад, дав начало подклассам. 50—100 млн лет назад появились представители всех современных отрядов. Современные семейства — результат эволюции видов, возникших 10—20 млн, родов — 5—7 млн лет назад. Современные виды млекопитающих сформировались только 1—2 млн лет назад.

Данная филогенетическая схема эволюции млекопитающих относится к **монофилитическим** (от греч.

монос — один и *филон* — семейный клан) построениям, согласно которым группа родственных видов путём дивергенции происходит от одного общего предка (рис. 184). В конкретном случае с млекопитающими это значит, что все современные и вымершие виды берут начало от одного древнего предкового вида.

Формы филогенеза. Магистральной формой филогенеза является *дивергентная эволюция* на основе видообразования, когда из одного вида образуется несколько. Основными факторами такого видообразования являются: естественный отбор, изоляция, мутационная изменчивость, резкие перепады численности популяций, вызывающие спонтанные изменения частот генов. Их действие неизбежно приводит к тому, что разные

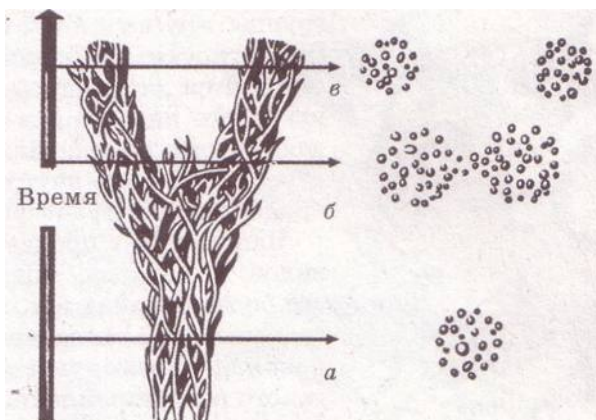


Рис. 183. Схема дивергенции. Каждая ветвь — отдельный вид или популяция: а — единственный вид; б — дивергенция; в — образование новых видов.



Рис. 184. Эволюция плацентарных млекопитающих является типичным примером монофилии: все они происходят от одного общего предка — примитивного зверька, который напоминал тропических насекомоядных.



Рис. 185. Случай параллелизма — возникновение саблезубости у разных групп ископаемых кошек.

группы популяций всё больше отличаются от исходного вида (дивергируют). В какой-то период накопившиеся различия становятся столь существенными, что приводят к распаду исходного вида на два и более новых, которые со временем дают начало новым видам и т. д. Таким образом, виды внутри одного рода, роды внутри семейства, семейства внутри отрядов происходят путём дивергенции от одного общего вида.

Чаще всего в процессе дивергентной эволюции признаки видов с каждым новым видообразовательным событием всё более отличаются, но бывают и исключения, когда родственные виды независимо друг от друга приобретают очень похожие и весьма специфические черты строения. Примером такого рода параллелизмов является саблезубость у ископаемых кошачьих, развившаяся в разные периоды и в разных группах этого семейства (рис. 185).

Если отдалённые неродственные группы организмов принимают похожие формы строения тел или у них образуются аналогичные органы или структуры, то это состояние называют конвергенцией (от лат. *конверго* — сближаю). В качестве примера такого рода событий обычно приводят аналогичные органы (спинной плавник ихтиозавра, акулы и дельфина (рис. 186) или крылья бабочки и летучей мыши), хотя конвергенция — более широкое понятие. Это похожие формы тел ихтиозавров, акул и дельфинов или, например, экологические типы «крот», «волк», «медведь» «кенгуру», возникающие независимо у плацентарных млекопитающих и у сумчатых (вспомните, в Австралии обитают сумчатый крот, сумчатый волк и сумчатый медведь — коала). Явление конвергенции широко распространено у растений. Это древовидные хвощи, папоротники и настоящие деревья семенных растений или особые засухоустойчивые формы молочайников, внешне очень напоминающие кактусы (рис. 187).

Значение дивергенции как особой формы эволюции состоит в увеличении числа видов, повышении разнообразия жизненных форм. Но оказывается, не всякое видообразование приводит к увеличению числа видов. Есть такой путь филогенеза — *филетическая эволюция*, когда виды образуются без дивергенции. Просто на определённом этапе во всех популяциях вида одновременно происходят столь существенные генетические и другие изменения, что старый вид превращается в новый. Такой путь эволюции иллюстрируют ряды ископаемых форм (см. рис. 164).

Направления эволюции. Согласно положениям СТЭ, тремя важнейшими результатами эволюции являются:

- приспособленность (адаптация) организмов к условиям существования, которая достигается путём естественного отбора;
- биологическое разнообразие, которое достигается в процессе дивергенции;

биологический прогресс — усложнение и повышение уровня организации живых систем.

Информация к размышлению. Самые высокоорганизованные классы животного мира — птицы и млекопитающие, представители которых достигли вершин биологического прогресса, тем не менее, не являются ни самыми многочисленными, ни самыми приспособленными видами. Известно всего 5,4 тыс. видов млекопитающих и 9,8 тыс. видов птиц, тогда как видов костных рыб насчитывается более 29 тыс., а многие классы беспозвоночных ещё более многочисленны (брюхоногие моллюски насчитывают 60–80 тыс., ракообразные — 50 тыс., паукообразные — 100 тыс., насекомые — около 1 млн видов). Многие виды млекопитающих и птиц, несмотря на высокий уровень организации, не выдержав пресса человека, стремительно исчезают, что доказывает, насколько они уязвимы, тогда как существованию примитивных форм организации жизни не угрожает практически ничего.

Биологический прогресс считают магистральным направлением биологической эволюции. Каждая из крупных групп живущих на Земле организмов в своё время побывала в этом состоянии биологического прогресса. Сейчас эту стадию проходят покрытосеменные растения, насекомые, птицы и млекопитающие. Критериями прогрессивного состояния служат следующие показатели: увеличение численности; расширение ареала; интенсивное видообразование. Прогрессивное состояние даёт возможность проникнуть в ранее недоступные места, захватить новые адаптивные зоны (например, водным растениям или животным выйти на сушу), в которых создать много новых видов.

Чтобы организмы достигли состояния прогресса, должны произойти принципиальные изменения в их строении — **ароморфозы**, приводящие к повышению общего уровня организации и появлению принципиально новых приспособлений. Крупнейшие ароморфозы связаны с образованием надцарств, царств или подцарств. Например, появление гистонов, хромосом и ядерной оболочки привело к образованию надцарства эукариот, возможности прохождения митоза, мейоза и полового размножения; появление зародышевых листков у животных стало причиной тканевой дифференциации и возникновения внутренних органов, в результате чего появилось подцарство многоклеточных животных. Менее значимые ароморфозы связаны с образованием новых типов и классов животных (возникновение осевого скелета — хорды, появление членистых конеч-

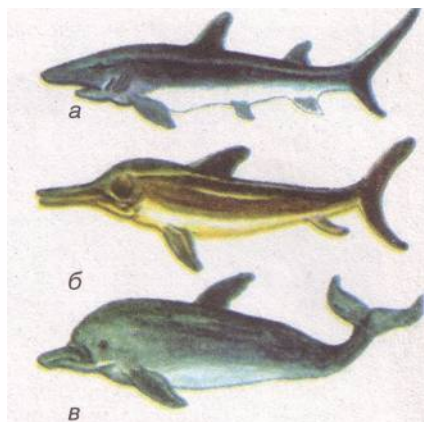


Рис. 186. Конвергенция по форме тела у водных позвоночных животных: а — акула; б — ихтиозавр; в — дельфин.

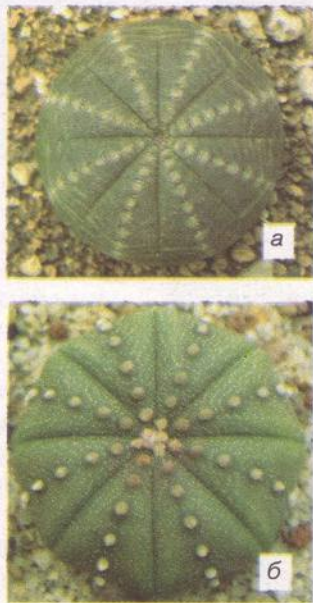


Рис. 187. Конвергенция в разных группах растений вызвана независимым приспособлением к жизни в условиях дефицита воды: а — молочай; б — кактус.

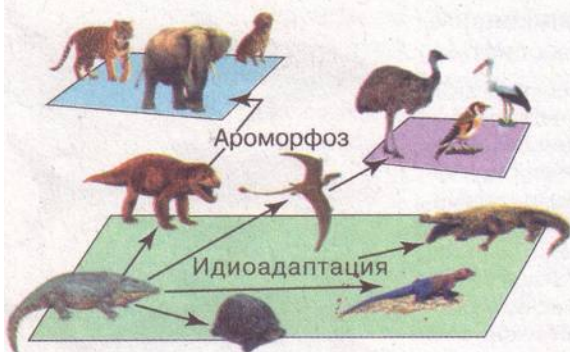


Рис. 188. Эволюционные преобразования у высших позвоночных животных: ароморфозы (возникновение птиц и млекопитающих) и идиоадаптации (образование разных групп рептилий, птиц и млекопитающих).

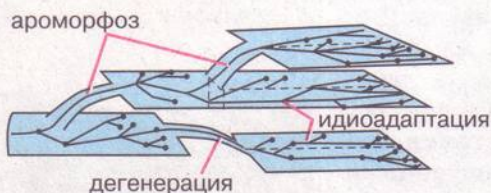


Рис. 189. Соотношение между направлениями развития живых организмов: ароморфозом, идиоадаптацией и дегенерацией.

не происходит значительного усложнения или упрощения уровня организации, так как одни органы развиваются и их функции усиливаются, а другие — теряют своё значение и редуцируются. К таким случаям относят формирование крыльев у летучих мышей, плавников у китообразных, подвижных пальцев у приматов или характерных признаков семейств у растений (*подумайте, какие структуры характерны для злаковых, бобовых, крестоцветных*).

Между ароморфозами и идиоадаптациями не всегда можно провести чёткую границу. К признакам, вызывающим неоднозначную оценку, относят чешую у рыб, перьевой покров у птиц или шерстный покров у млекопитающих. Одни учёные их появление рассматривают как частные ароморфозы, а другие — как крупные идиоадаптации.

Ещё одним направлением развития живых организмов, ведущих их к биологическому прогрессу, является, как это не кажется странным, общее упрощение организации строения тела (рис. 189), или дегенерация (от лат. *дедженеро* — вырождаюсь). В этом случае прогрессивные признаки замещаются примитивными или вообще теряются. Сидячие формы животных, которые на личиночных стадиях ведут подвижный образ жизни (например, личинки губок), во взрослом состоянии утрачивают органы локомоции; у некоторых видов хвостатых амфибий пожизненно сохраняются жабры и жаберное дыхание, а лёгкие не развиваются; у ленточных червей нет

ностей у ракообразных и пятипалой конечности у наземных позвоночных) или отделов растений (возникновение семени у семенных или пыльцевой трубки у цветковых). В качестве примеров ещё более частных ароморфозов можно привести полное разделение кругов кровообращения у птиц и млекопитающих, возникновение цветка и плода у покрытосеменных.

Необходимыми условиями достижения биологического прогресса являются видообразовательные процессы в пределах одной адаптивной зоны, при которых у новых видов появляются признаки, не повышающие общий уровень организации и не позволяющие им перейти в новую адаптивную зону. Эта особая форма исторического развития групп организмов связана с идиоадаптациями (от греч. *идиос* — своеобразный и лат. *адаптацию* — приспособление) — изменениями строения организма, обеспечивающими только приспособленность к конкретным условиям, в которых и живёт вид (рис. 188). При этом

пищеварительной системы и недоразвита нервная система.

Особой формой упрощения организации некоторые учёные считают феномен утраты взрослого состояния, который встречается в мире животных и растений. В результате этого возникает *неотения* (греч. *нео* — новый и *тенио* — растягиваю) — у личинок развиваются половые органы и они начинают размножаться. *Аксолотли* (рис. 190) — это неотенические личинки американских саламандрамбистом, которые при неблагоприятных условиях не завершают метаморфоз, зато приобретают развитую половую систему. Неотеническое размножение встречается и у беспозвоночных: у *мушек-галиц*, рода *миастор*, у которых личинки размножаются в теле матери, и у *сосальщиков*, чьи личинки путём партеногенеза размножаются в теле промежуточных хозяев. Неотения, хотя и встречается в природе не часто, тем не менее, играет важную роль в эволюции.

Биологический регресс. Если скорость эволюции данной группы организмов отстаёт от изменений окружающей среды, то наступает стадия биологического регресса, критерии которого противоположны критериям биологического прогресса (*вспомните критерии прогресса*). В результате биологического регресса эволюционно отстающая группа организмов либо вымирает, либо становится реликтом (*вспомните примеры реликтов*), сохранившимся в специфичных, часто изолированных, местах обитания.

Правила макроэволюции. Макроэволюция имеет свои правила.

Правило необратимости эволюции сформулировано ещё в конце XIX в. французским палеонтологом *Луи Долло* (1857—1931) следующим образом: «эволюция — процесс необратимый, и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществлённому в ряду его предков». Классическая иллюстрация этого положения — вернувшиеся в просторы Мирового океана рептилии (ихтиозавры и плезиозавры), млекопитающие (китообразные), которые не стали рыбами: у них не появились жабры, чешуя или такой специфический орган чувств, как боковая линия (*попробуйте и вы найти пример необратимости эволюции*).

Правило прогрессивной специализации, сформулированное в 1876 г. Французским палеонтологом *Шарлем Денере* (1854—1929), гласит: «группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути всё более глубокой и глубокой специализации». Доказательством и одновременно иллюстрацией этого правила служит эволюция конечностей лошадей, которые из пятипалых сначала превращаются в четырёхпалые, затем — трёхпалые и только потом — воднопалые.



Рис. 190. Половозрелая особь аксолотлей, которая сохранила признак личинки — наружные жабры.

Правило происхождения от неспециализированных предков вывел американский палеонтолог Эдвард Коп (1840—1897). Звучит оно так: «Обычно новые крупные группы берут начало не от высших представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных». Млекопитающие, самый прогрессивный класс животных, возникли не от высокоспециализированных рептилий — динозавров, а от неспециализированных животных, характерной особенностью которых были только зубы, напоминающие зубы зверей. Большинство отрядов современных млекопитающих возникли от представителей отряда насекомоядных — самого неспециализированного из отрядов этого класса. Можно найти примеры и в ботанике. Например, цветковые растения произошли не от специализированных голосеменных, а от особой вымершей группы, родственной древним папоротникообразным.

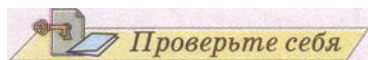
Происхождение новых групп животных или растений от неспециализированных предков делает возможной их дальнейшую специализацию, которая заключается в возникновении новых приспособлений принципиально нового характера.

Правило усиления интеграции биологических систем: «биологические системы в процессе эволюции становятся всё более интегрированными, со всё более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию» сформулировал украинский зоолог И. И. Шмальгаузен. Действительно, млекопитающие, представляющие собой вершину эволюции животных, имеют самую высокую степень развития регуляторных (нервной, гуморальной и иммунной) систем и, следовательно, высшую по сравнению с рыбами, амфибиями или рептилиями степень интеграции организма.

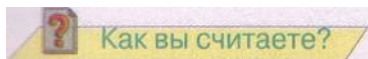
Разнообразие живых организмов классифицируют в виде иерархической системы таксонов, отражающей родственные отношения видов, возникающие в ходе дивергентной эволюции.

Основным направлением эволюционных изменений является биологический прогресс, который достигается путём повышения уровня организации и, в конечном счёте, переходом организмов в новую адаптивную зону.

Макроэволюционные изменения подчиняются правилам эволюции, сформулированным ещё в начальный период развития современной эволюционной теории.



1. Что отражает иерархия таксонов? 2. Какой филогенез называют монофилитическим? 3. Какие изменения в строении организма приводят к состоянию биологического прогресса? 4. Каковы критерии биологического регресса? 5. В чём состоит суть правила эволюции, сформулированного Л. Долло?



1. Стандартная иерархия таксонов в отряде млекопитающих выглядит следующим образом: 4–8 семейств, 10–20 родов, 100–200 видов, но встречаются и другие ситуации: одно семейство, два рода, два вида. О чём это может свидетельствовать? 2. Считается, что генетические данные являются одним из реальных доказательств правила необратимости эволюции. Почему?



§ 43.

ЭВОЛЮЦИЯ В НАШИ ДНИ. ДИСКУССИОННЫЕ ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Термины и понятия: антидарвинизм.

Прокариоты как иллюстрация эволюции, происходящей в наши дни. Главной методической проблемой эволюционных исследований является косвенный характер получаемых результатов и доказательств высказываемых гипотез. Действительно, проанализировать элементарное эволюционное явление — отследить изменение частот аллельных генов ряда локусов в популяциях — не проблема. Достаточно нескольких лет, в крайнем случае — одного десятилетия, чтобы при исследовании, например, популяций дрозофилы, получить убедительные результаты, доказывающие, что частота аллеля а, определяющего красный цвет глаз, снижается, а ген б, отвечающий за розовый цвет глаз, встречается всё чаще. Однако они не дают прямых доказательств того, что это — эволюционное событие, начальный этап видообразования и что через значительное время вместо дрозофил с красными глазами данную местность заселят особи нового вида, ключевым признаком которых станет розовый цвет глаз.

Чтобы доказать, что динамика генов — это реальное эволюционное событие, необходимо изучить изменения генетической структуры десятков тысяч поколений. Такое исследование растянется на тысячелетия. Очевидно, что современная генетика, которой едва исполнилось 100 лет, не может располагать данными за такой период. Поэтому актуальными становятся исследования эволюционных процессов, протекающих в «наши дни».

В этой связи особое значение имеют исследования существ с очень коротким жизненным циклом, размножающихся с огромной скоростью. Эволюционные преобразования у них протекают буквально «на глазах». Такими организмами являются бактерии (рис. 191). За сутки в оптимальных условиях одна бактерия может дать начало нескольким десяткам поколений (*как вы помните, деление у бактерий в благоприятных условиях происходит каждые 20 минут*). За неделю в идеальных для жизни условиях сменятся уже сотни, за месяц — тысячи поколений бактерий. Считают, что именно столько поколений необходимо видам многоклеточных существ для возникновения хотя бы первичных необратимых микроэволюционных изменений. Если это так, то в специально спланированных экспериментах с прокариотическими организмами можно доказать, что эволюция продолжается и сейчас.

Один из таких экспериментов был проведён с колониями кишечной палочки (бактерией-сапрофитом, обитающей в кишечнике человека).

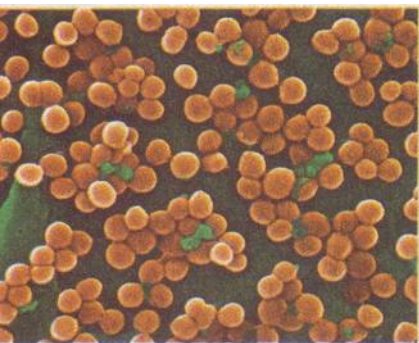


Рис. 191. Бактерии размножаются быстрее любого другого организма, а потому являются идеальным объектом доказательства существования эволюции в наше время.

Сначала на специальной среде в отдельных колбах основали 12 колоний. Питательным веществом в этой среде были глюкоза и соединения лимонной кислоты, которую в аэробных условиях кишечная палочка не усваивает. Эксперимент длился 20 лет. За это время сменилось 44 тысячи поколений. До 30-тысячного поколения никаких изменений в колониях не наблюдали, но с 31-го в одной из популяций пошёл бурный рост, обусловленный тем, что местные бактерии обрели способность усваивать цитрат. Расчёты показали, что где-то на уровне 20-тысячного поколения, вероятно, у одной особи произошла мутация, которая позволила этой бактерии и её потомству питаться не только глюкозой, но и цитратом. Это дало им селективное преимущество по сравнению с обычными членами колонии.

Постепенно таких мутантов становилось всё больше и больше и к 31-тысячному поколению они полностью вытеснили остальные бактерии. Очевидно, если подобная мутация произойдёт в природе и отдельные бактерии получают возможность усваивать новый субстрат, это даст им и их потомкам преимущество в борьбе за существование с другими особями и в конечном счёте приведёт к образованию нового вида.

Ещё одним доказательством наблюдаемой эволюции бактерий является выработка ими устойчивости к антибиотикам. Особенно опасными для здоровья людей стали устойчивые к антибиотикам штаммы (от нем. *штамм* — основа, ствол) *туберкулёзной палочки* и *золотистого стафилококка*, появление которых явилось прямым результатом действия естественного отбора, при котором выживают наиболее устойчивые к антибиотикам бактерии.

Удивительную способность к эволюции под действием отбора на устойчивость к различным пестицидам демонстрируют насекомые. За последние 50 лет зарегистрировано 2500 случаев таких эволюционных адаптаций, за которыми стоят генетические изменения — мутации, вызвавшие резистентность насекомых к ядам, подхваченные естественным отбором.

Другие случаи наблюдаемой эволюции видов. Если проводить наблюдения за популяциями видов, находящимися под сильным антропогенным прессом, на протяжении 50—70 лет, можно отметить существенные изменения не только в численности и структуре популяций, скорости роста, темпах созревания и т. д. слагающих их особей, но и в их фенотипах. Например, исследования, проведённые в речных системах Украины, показали, что особи *черноморско-азовской сельди*, заходящие на нерест в Дунай, за вторую половину XX ст. и первое десятилетие XXI ст. резко увеличились в размерах, у них изменилась форма тела, удлинились плавники, произошли изменения ряда других признаков. В Днепре, где нарушения экосистем выражены в гораздо большей степени, чем в Дунае, сельди изменились ещё больше и стали совсем не похожи на тех небольших селёдочек, которых добывали здесь в 30-х годах XX столетия, когда они были массовым видом. Подобные изменения касаются не только сельдей, но и других видов рыб

Черноморско-Азовского региона, ставшего зоной негативного влияния человека.

Эволюционные изменения очень часто наблюдаются у организмов, переселённых в новые места обитания. Широко известен случай, когда у *стенной ящерицы* (рис. 192), обитающей в Средиземноморье, при переселении с одного соседнего острова на другой всего за несколько десятилетий изменились форма и размер головы, увеличилась сила укуса, а в кишечнике появился особый клапан, не характерный для этого вида вообще.

Очень часто переселившиеся организмы начинают гибридизировать с местными близкими видами. Как следствие генетические преобразования в гибридных популяциях ускоряются во много раз и нередко завершаются мгновенным видообразованием (*вспомните, как размножаются виды, возникшие в результате такого способа видообразования*). Такая ситуация сложилась с обычными рыбами наших водоёмов — карасями. В 60-х годах XX ст. в водоёмы Украины завезли *карася китайского*, который стал легко гибридизировать с местным видом — *карасём золотым*. Образующиеся гибриды имели свой особый генотип и ряд внешних признаков, зачастую были полиплоидами и характеризовались особой формой мейоза. Нередко они образовывали изолированные популяции. В настоящее время карась китайский стал одним из массовых пресноводных видов рыб, а карась золотой — исчезающим видом, занесённым в Красную книгу. Причиной угнетения последнего вида, как считают специалисты, могла стать и гибридизация (рис. 193).

Приведённый случай не является исключительным. В настоящее время в Европе известно порядка 10 тыс. чужеродных видов животных, растений и грибов, завезённых человеком, многие гибридизируют со своими европейскими сородичами, что ведёт к существенным необратимым изменениям генофонда их популяций.

Таким образом, научный опыт свидетельствует, что найти и доказать наличие эволюционных преобразований,



Рис. 192. Так выглядит ящерица стенная, способная быстро эволюционировать.



Рис. 193. Естественная гибридизация двух видов карасей привела к почти полному уничтожению популяций одного из них: а — карась золотой — вид, внесённый в Красную книгу Украины; б — карась китайский — вид, чужеродный для фауны Украины; в — межвидовой гибрид.

происходящих прямо сейчас, не составляет труда: необходимо поставить перед собой такую задачу, выбрать подходящий объект и методы исследования, а затем провести на протяжении определённого периода детальные наблюдения. Результаты таких научных изысканий особенно актуальны ныне, когда влияние человека на природу с каждым годом становится всё сильнее, и многие виды организмов должны приспосабливаться к совершенно новой для них обстановке.

Дискуссионные вопросы в современной эволюционной биологии. В любой науке всегда остаются нерешённые вопросы, ни одна теория не поясняет абсолютно все случаи, законы и правила обязательно имеют исключения. Похожая ситуация постепенно сложилась и в синтетической теории эволюции. Многие учёные получили факты, противоречащие теории естественного отбора. В результате в эволюционной биологии даже возникла группа научных течений, общим для которых является отрицание ведущей роли естественного отбора в эволюции. Эти направления эволюционной биологии принято называть антидарвинизмом. Вот некоторые из положений СТЭ, вызывающие наибольшую дискуссию.

1. Многочисленные эксперименты подтвердили, что в природе на самом деле может происходить отбор: при сильном воздействии каких-либо факторов в популяции действительно чаще выживают особи определённого генотипа. Однако более детальные исследования показали, что, тем не менее, в природе не существует самых приспособленных особей. Дело в том, что условия окружающей среды динамичны, и на один организм действует множество разнонаправленных факторов. Поэтому получается, что к одному фактору (например, зимней стуже) особь конкретного генотипа действительно может быть приспособлена лучше остальных, что обеспечивает ей повышенные шансы на выживание, зато к другому (например, засухе), наоборот, хуже. Причём, чем сильнее выражено преимущество организма в одном случае, тем уязвимее он в другом. В результате все нормально развитые особи в популяции в среднем оказываются одинаково приспособленными и имеют равные шансы и на выживание, и на то, чтобы оставить потомство. Как показывает практика, чаще выживают самые обычные особи, не имеющие каких-либо заметных селективных преимуществ перед остальными.

2. Ещё один дискуссионный вопрос синтетической теории эволюции: могут ли мутации вызывать благоприятные изменения в организме. Мутация — такая же поломка генома, как, например, прокол колеса в автомобиле. А могут ли поломки быть материалом для прогресса? Многие исследователи считают, что реально в эволюции имеют смысл только так называемые нейтральные мутации, не приводящие к каким-либо изменениям в свойствах белка, функционировании генома или всего организма. Любые другие мутации, полагают они,

в конечном счёте только снижают приспособленность особи, а потому не могут быть исходным материалом для прогрессивной эволюции. Некоторые учёные пошли ещё дальше. Они считают, что материалом для эволюции служат не мутации структурных генов, а изменения генных регуляций, включения одних генов и выключения других в процессе онтогенеза.

3. Ключевое место в дискуссиях эволюционистов занимает вопрос «взаимоотношений» микроэволюции и макроэволюций. Многие исследователи считают, что макроэволюция происходит совсем не по тем же правилам, что и микроэволюция. Как главный механизм макроэволюции они рассматривают не накопление мутаций, несущих позитивные изменения, а нарушения обычного хода онтогенеза, сопровождающиеся изменениями срока или места закладки органа или структуры. Причём эти изменения в зависимости от стадии онтогенеза могут приводить к эволюционным последствиям разного масштаба. Особенно ценный материал для создания новых направлений филогенеза дают изменения на начальных стадиях формирования, что может привести к коренной перестройке всего организма. Одним из таких случаев раннего изменения онтогенеза является превращение двудольного зародыша в однодольный, что привело к формированию целого класса.

Важным механизмом макроэволюции на уровне таксонов высокой иерархии считают неотению (*вспомните: так называется размножение организмов на личиночных стадиях*). Именно с неотенией связывают редукцию гаметофита, что привело к возникновению семенных растений. Есть все основания считать, что хордовые произошли от неотенических личинок *асцидий* — неподвижных морских животных, внешне напоминающих губок (рис. 194). Асцидии широко известны бесцветной гемалимфой, в которой содержатся ионы ванадия.

4. Биологическая эволюция — не только эволюция организмов, но и эволюция экосистем и биосферы, а теория естественного отбора вообще не затрагивает эти вопросы. Особенности экосистем во многом определяются видовым составом и уровнем организации живых существ. Например, можно догадываться, что представляли собой экосистемы и биосфера до возникновения многоклеточных организмов и как они с тех пор изменились. В современной экологии чётко определены некоторые закономерности и механизмы исторических изменений группировок организмов. Эти



Рис. 194. Асцидия — примитивный представитель типа Хордовые. Во взрослом состоянии существо неподвижное (а), тогда как личинка (б) ведёт плавающий образ жизни. Считается, что именно из личинок асцидий путём неотении пошла дальнейшая эволюция всех остальных хордовых.

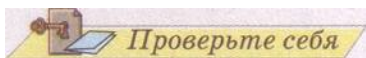
РАЗДЕЛ V. Историческое развитие органического мира

знания особенно актуальны в наши дни, когда влияние человека на природу приобрело биосферный характер.

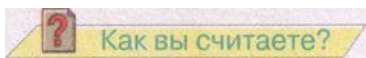
Ни одно естественнонаучное обобщение (закон, теория, принцип) не является вечной истиной. Его следует рассматривать только как определённый этап, ступеньку познания живой природы. Научная значимость таких обобщений определяется тем, насколько они в своё время стимулировали развитие науки. В этой связи значение теории Дарвина трудно переоценить. Она, без сомнения, дала один из самых сильных толчков развитию современной биологии.

Эволюционные процессы продолжают и в наше время. Они представляют собой различные преобразования, в том числе и генетические, которые можно отследить и доказать при специальных наблюдениях на протяжении нескольких десятилетий.

Ныне теория Дарвина, несмотря на ряд дискуссионных положений, является основной эволюционной теорией, правильность которой признаёт большинство учёных-биологов.



1. Почему прокариотические организмы являются удачным объектом эволюционных экспериментов? 2. Какие наблюдения за многоклеточными организмами доказывают, что эволюция продолжается и в наше время? 3. Какие положения СТЭ вызывают наибольшие споры? 4. Каких учёных называют антидарвинистами?



1. Почему факт элементарного эволюционного явления не может считаться доказательством эволюции? 2. Может ли происходить эволюция биосферы без изменения разнообразия видов или обязательным является возникновение новых таксонов?

Тестовые задания к теме 1

1. Укажите, как на русский язык переводится древнегреческое слово, от которого происходит термин «эволюция»: а) развитие; б) изменение; в) развёртывание; г) происхождение.
2. Укажите, какая из указанных особенностей не относится к биологической эволюции: а) имеет приспособительный характер; б) непрерывно протекает в ряду поколений; в) происходит лишь в определённые периоды времени; г) имеет необратимый характер.
3. Укажите, кто из учёных XVIII ст. стал основателем теории катастроф: а) Бюффон; б) Кювье; в) Линней; г) Сент-Илер.
4. Укажите, какое из указанных положений следует считать «вторым законом Ламарка»: а) приобретённые в процессе жизни признаки наследуются; б) необходимые организму органы развиваются; в) ненужные организму органы исчезают; г) организмы выживают лишь вследствие борьбы за существование.
5. Укажите, какой из факторов эволюции в теории Дарвина следует считать основным: а) борьба за существование; б) размножение организмов в геометрической прогрессии; в) половой отбор; г) естественные отбор.

6. Укажите, что называют живыми ископаемыми:
 - а) нефть и уголь; б) останки давно вымерших существ; в) древние существа, которые и сейчас живут на Земле; г) всё указанное выше.
7. Укажите, какие из данных признаков называют аналогичными:
 - а) парные конечности всех позвоночных; б) крылья птиц и бабочек; в) усики гороха и стебельные чешуйки хвоща; г) чешуйки на корневище и почечные чешуи большинства видов цветковых растений.
8. Укажите, какая из указанных формулировок является биогенетическим законом:
 - а) чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства оказывается между разными организмами; б) каждая особь в своём индивидуальном развитии повторяет историю развития своего вида; в) между историей вида и историей семейства нет ничего общего; г) в филогенезе повторяется онтогенез.
9. Укажите, в чём состоит вклад в развитие синтетической теории эволюции И. И. Шмальгаузена:
 - а) учение о направленном отборе; б) учение о важности изолирующих факторов при видообразовании; в) учение о мутационной изменчивости как материале для эволюции; г) учение о стабилизирующем отборе.
10. Укажите, какой из указанных факторов не относится к факторам эволюции:
 - а) дрейф генов; б) изоляция; в) мутационный процесс; г) модификационная изменчивость.
11. Укажите, что собой представляет элементарный эволюционный процесс:
 - а) образование нового вида; б) изменение генетической структуры популяции; в) изоляцию популяции от других популяций; г) резкое увеличение популяции в размерах.
12. Укажите, что называют мгновенным видообразованием:
 - а) образование вида благодаря географической изоляции; б) выведение нового сорта, породы или штамма; в) образование нового вида благодаря экологической изоляции; г) образование нового вида благодаря гибридизации двух других видов.
13. Установите соответствие между видом отбора и его характером:

направленный	выживают особи с любыми признаками
стабилизирующий	отбирают особей с полезными для человека признаками
дизруптивный	выживают особи с промежуточными, близкими к средним значениям признаками
искусственный	селективное преимущество имеют особи с крайними формами проявления признаков
	выживают особи с определёнными генетически закреплёнными признаками

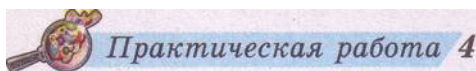
РАЗДЕЛ V. Историческое развитие органического мира

14. Установите соответствие между положением и его содержанием:

Одно из положений СТЭ	Чем более ранние стадии индивидуального развития исследуют, тем больше сходства находят между разными организмами
Закон зародышевого сходства	Эволюционные механизмы видообразования полностью подходят и для образования таксонов более высокого уровня
Положение теории Дарвина	Тренировка одних органов и нетренировка других приводит к тому, что нужные организму органы развиваются, ненужные — исчезают
Первый закон Ламарка	Два вида, конкурирующие за один и тот же набор ресурсов, не могут сосуществовать бесконечно долго
	Большинство особей гибнут в борьбе за существование, которая проявляется, главным образом, в конкуренции особей одного вида между собой

15. Установите правильную последовательность событий при географическом видообразовании:

- а) образование подвидов; б) географическая изоляция; в) возникновение барьера нескрещиваемости; г) накопление существенных генетических отличий.



СРАВНЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО И ИСКУССТВЕННОГО ОТБОРОВ

Цель. Научиться отличать действие естественного и искусственного отбора на наглядном примере. Понять механизмы эволюции.

Теоретическое обоснование. Искусственный и естественный отбор имеют определенные черты как сходства, так и различия. Если естественный отбор ведет к эволюции видов в природе, к приспособленности особей вида к условиям окружающей среды, то отбор, производимый человеком, не является формой биологической эволюции. Можно сказать, что сорта растений и породы животных исключены из эволюции (речь идёт только об эволюции породы или сорта), так как, находясь под постоянной защитой человека, они не вступают в борьбу за существование, или её действие в значительной степени снижено. В результате породы животных и сорта растений, выведенные человеком, оказываются приспособленными не столько к условиям окружающей среды, сколько к нуждам и потребностям человека. Если по каким-либо причинам сорт или порода ока-





зываются без защиты человека, то они либо быстро гибнут, не выдерживая конкуренции со своими дикими сородичами, либо утрачивают сортовые и породные качества.

Задание. Рассмотрите иллюстрации.
На рис. 1, 2, 3 — фотографии пород домашней кошки (персидская, донской сфинкс, британская короткошёрстная). На рис. 4 — фотография дикого лесного кота, фенотип которого является результатом естественного отбора.

Укажите, какие черты фенотипа домашних кошек являются результатом искусственного отбора.

Заполните в тетради таблицу предложенной формы.

Показатель	Вид лесная кош-ка — результат есте-ственного отбора	Порода персидская кошка — результат искусственного отбора
Предпосылки и движу-щие силы эволюции		
Темпы эволюции		
Результаты		
Приспособленность		

На рис. 5 — кошка породы европейская короткошёрстная, подобранная на улице (несколько поколений её предков не подвергались действию искусственного отбора и свободно скрещивались с кошками разных пород). Проанализируйте фенотип кошки. Сохранились ли черты, культивируемые искусственным отбором? Как вы думаете, почему? Как будет выглядеть популяция потомков этой кошки, живущих на улице?

ТЕМА 2.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ И РАЗНООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА



§ 44. ХИМИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Термины и понятия: самозарождение; химическая или предбиологическая эволюция; абиогенез; биогенез; коацерваты; протобионты; прото-клетки; архебионты; гипотеза панспермии.

Чем абиогенез отличается от самозарождения. Первые мысли о том, как на Земле появилась жизнь, высказывали ещё древние мудрецы. Уже тогда предполагалось, что живые организмы возникли из неорганического вещества. В Античные времена идею спонтанного зарождения живых существ из неживых материалов воспринимали как нечто само собой разумеющееся. В Средневековые представления о происхождении жизни приобрели форму религиозной догмы, один из постулатов которой провозглашал, что живые существа могут возникать из земли в процессе гниения под воздействием животворящего духа.

Средневековый натуралист *Ян Батиста ван Гельмонт* (1579–1644), например, предлагал такой способ получения мышей. Открытый кувшин следует набить грязным бельём, добавить туда пшеницы и приблизительно через три недели ожидать зарождения мышей, «поскольку закваска, находившаяся в белье, проникает через пшеничную шелуху и превращает пшеницу в мышь». А средневековый философ и богослов *Фома Аквинский* (1225–1274) считал, что паразиты и другие животные-вредители зарождаются по воле дьявола, который стремится таким изощрённым образом нанести вред человеку.

В эпоху Возрождения активно распространилась легенда о *гомункулюсе* – крохотном человечке, которого можно создать из глины, земли или другой неживой материи при помощи магических заклинаний и обрядов.

Ошибочность самозарождения крупных организмов в современных условиях документально доказал уже в XVII в. итальянский врач *Франческо Реди* (1626–1698). Он провёл ряд опытов, доказывавших, что мясные мухи, вопреки бытовавшему в ту пору мнению, не могут зарождаться сами по себе в гниющем мясе. Так, Реди брал два куска мяса, раскладывал их в два глиняных горшочка, один из них накрывал кисеёй. Через какое-то время в открытом горшочке развивались личинки, а в закрытом не было ни признаков личинок, ни признаков мух. Из этого учёный сделал вывод: мухи садятся на гниющее мясо и откладывают в него личинки, в результате чего рождаются новые мухи.

Тем не менее, большинство биологов вплоть до XIX в. не сомневались, что свойством самозарождения владеют все одноклеточные организмы. Эту идею развенчал в 1865 г. великий микробиолог *Луи Пастер* (1822–1895). На то время уже было известно, что если в закрытой пробкой колбе продол-

жизельное время подвергать кипячению какие-либо среды, то они остаются стерильными до тех пор, пока колба закрыта. Однако сторонники самозарождения не воспринимали это доказательство убедительным. Они считали, что для самозарождения необходим чистый, а не прогретый воздух. Поэтому по заказу Пастера была специально изготовлена специальная колба с изогнутым в виде лебединой шеи горлышком (рис. 197). Прокипячённый в такой колбе питательный бульон точно также не прорастал бактериями, как и в колбе, закрытой пробкой. Пастер объяснял это тем, что споры и микроорганизмы, проникающие в такую колбу вместе с воздухом, оседали на изгибах горлышка. Свои слова он подтвердил, хорошенько встряхнув колбу так, чтобы бульон ополоснул стенки изогнутого горлышка, после чего обнаружил в капле отвара бактерии. Таким образом Пастер доказал, что в среде, лишённой микроорганизмов, даже при идеальных условиях невозможно их зарождение.

Сейчас идеи самозарождения организма полностью изгнаны из биологии. Их прибежищем остаётся креационизм — религиозно-философская концепция, которая рассматривает разнообразие живой природы, человечество, Землю и мир в целом как акт намеренного сотворения верховным существом.

Отрицание идеи возможности спонтанного зарождения организмов в современных условиях вовсе не противоречит научным представлениям о том, что жизнь на Земле возникла в результате химической, или, как её ещё называют, предбиологической, эволюции из неорганической материи миллиарды лет назад в совершенно особых условиях. Идея предбиологического развития природы, приведшая к образованию жизни, получила название абиогенеза (от греч. *a* — не, *биос* и *генезис*). Многие учёные эволюцию жизни на Земле представляют состоящей из двух этапов: абиогенеза и биогенеза — собственно биологической эволюции, когда живые организмы происходят только от живых организмов.

Химическая эволюция. Материальная сущность живых тел достаточно проста: они построены из полимерных органических соединений, основу которых составляют соединения атомов углерода, а процесс жизнедеятельности — это ни что иное, как совокупность упорядоченных, следующих одна за одной химических реакций. Поэтому мысленно разложив метаболизм организма сначала на биохимические циклы, а затем на отдельные реакции, а клет-



Рис. 195. Ф. Реди.



Рис. 196. Луи Пастер в своей лаборатории.

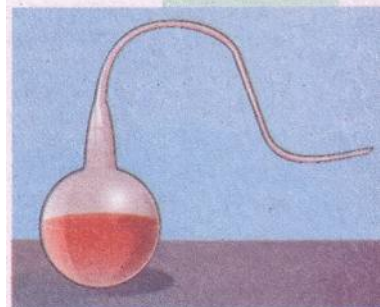


Рис. 197. Колба, которую использовал Луи Пастер в своём опыте.

ку соответственно на отдельные структуры и макромолекулы, из которых она построена, можно представить себе логику постепенного усложнения строения химических соединений и реакций, которые могли происходить миллиарды лет назад. Затем в лаборатории, в условиях, имитирующих земные в то время, сначала осуществить синтез самых простых биогенных соединений, потом получить из них биополимеры, обладающие каталитической активностью, и только потом — структуры, напоминающие клеточную мембрану. Тем самым можно доказать принципиальную возможность химической эволюции — поступательного процесса появления новых химических соединений, более сложных и высокоорганизованных по сравнению с исходными веществами, происходившего на Земле перед возникновением жизни.

Основные положения концепции химической эволюции таковы.

- Жизнь возникла на Земле естественным путём из неорганических веществ с затратой энергии, которая поступала извне.
- Возникновение жизни — это процесс появления всё новых химических соединений, которые первоначально образовались из неорганических веществ, а также новых химических реакций.
- Химическая эволюция — процесс, протекавший на протяжении сотен миллионов и миллиардов лет в очень специфических условиях под влиянием мощных внешних источников энергии.
- Важную роль в химической эволюции играл предбиологический отбор, благоприятствовавший образованию прежде всего сложных соединений, у которых способность к обмену веществ сочеталась со способностью к самовоспроизведению.
- Ключевым в процессе химической эволюции был фактор самоорганизации, свойственный всем сложным системам, к которым относятся и органические молекулы.

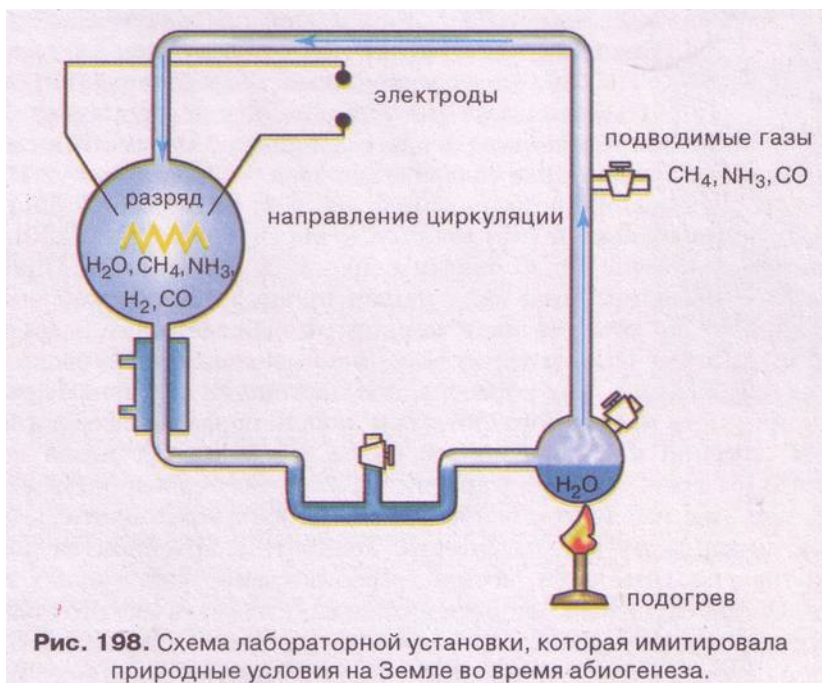
А можно ли в современных условиях на Земле найти граничное состояние между неживым и живым? Оказывается, можно. Это те же вирусы, которые проявляют свойства живого и неживого, хотя, как считает большинство учёных, не имеют никакого отношения к химической эволюции и происхождению жизни. Ещё более интересными выглядят находки совершенно нового пограничного состояния, так называемых нанобактерий. Это очень мелкие округлые субстанции, не превышающие по размерам вирусы, которые можно рассмотреть в электронный микроскоп. Большинство учёных считает их биоминералами. Нанобактерии способны к самовоспроизводству в присутствии определённых витаминов, причём их размножение осуществляется путём самокопирования. При этом они не содержат ни ДНК, ни РНК, ни каких-либо других белков. Химические процессы, протекающие в этих субстанциях, проходят иначе, чем у прокариот, а скорость роста их в тысячи раз меньше, чем бактерий.

Современные представления об основных этапах абиогенеза. В процессе образования органических соединений и их постепенного усложнения можно выделить ряд этапов.

1. *Синтез органических мономеров:* органических кислот, аминокислот, углеводов, азотистых оснований. Для этого на Земле во времена зарождения жизни имелись все условия: обилие воды, метана, аммиака и цианидов, отсутствие кислорода и других окислителей (атмосфера носила восстановительный характер), избыток свободной энергии в виде ультрафиолетового излучения, электрических разрядов и вулканической деятельности.

Возможность синтеза аминокислот и других низкомолекулярных соединений из химических элементов и неорганических соединений доказана экспериментально. Для этого составляющие атмосферы Земли того времени (углекислый газ, метан, аммиак и водяной пар) заключили в замкнутый сосуд и через эту смесь пропускали электрические разряды (рис. 198). В результате удалось синтезировать ряд сравнительно сложных биогенных соединений: аминокислоты (глицин, аланин, аспарагиновую кислоту), янтарную и молочную кислоты и другие низкомолекулярные органические соединения. Похожие результаты получали неоднократно, в том числе и при использовании других источников энергии, других газов и их разного соотношения. С учётом того, что в настоящее время десятки простых органических соединений найдены в межпланетном пространстве, можно вполне обоснованно предполагать, что миллиарды лет назад до возникновения жизни концентрация органических соединений на Земле могла быть достаточно высокой и, будучи растворёнными в воде, они образовывали так называемый «первичный бульон».

2. *Синтез органических полимеров* был следующим этапом химической эволюции и осуществлялся из имеющихся мономеров. В качестве катализаторов могли использоваться ионы металлов, а матрицей служить частицы глины. В результате в «первичном бульоне» плавали различные полипептиды и простейшие липиды (вспомните, из каких двух компо-



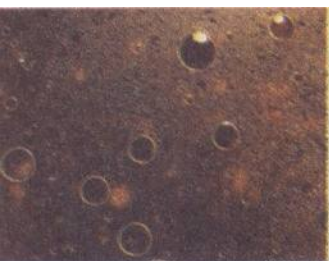


Рис. 199. Коацерватные капли в микроскопе.

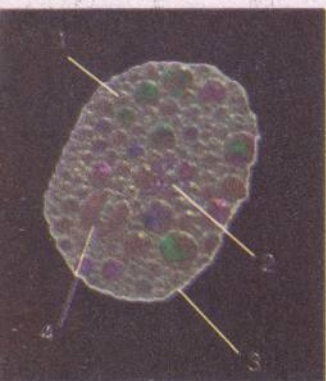


Рис. 200. Строение типичного протобионта: 1 — микро-частицы; 2 — РНК; 3 — внешняя мембрана; 4 — впячива-ния мембраны.

ментов построены жиры), которые соединялись друг с другом, образуя более сложные молекулярные комплексы — коацерваты, имевшие вид капель с чёткими границами (рис. 199). Они уже были способны поглощать различные вещества, в них протекали различные реакции, в частности, происходила полимеризация поступающих из внешней среды мономеров. За счёт этих реакций капли могли расти — увеличиваться в объёме, а после достижения критической массы размножаться — дробиться на дочерние капли. Таким образом, коацерваты могли расти, размножаться, осуществлять обмен веществ. Автором идеи коацерватных капель, которому удалось получить их в лабораторных условиях ещё в 20-х годах XX ст., был выдающийся русский биохимик Александр Иванович Опарин (1894—1980).

Далее самые устойчивые коацерватные капли, благодаря предбиологическому отбору, получали преимущество, которое обеспечило совершенствование мира молекул.

3. *Образование комплексов белков и нуклеиновых кислот и связанное с этим появление реакций матричного типа и возникновение липидных мембран.* Наличие только одних коацерватов, состоящих из белков и липидов, нельзя объяснить, каким образом наиболее эффективно устроенные коацерватные капли передают свои исключительные особенности из поколения в поколение. Для этого нужен наследственный аппарат. Сначала, как считают, он строился исключительно из РНК, которые обеспечивали все матричные процессы, а ДНК возникла значительно позже. Вероятнее всего, на определённом этапе коацерваты вступили в симбиоз с колониями самовоспроизводящихся молекул РНК, что

привело к формированию первых по-настоящему автономных биологических систем — протобионтов (от греч. *про* — перед и *биос*) (рис. 200).

4. *Появление первых биологических систем и организмов.* Появлением протобионтов, как считается, завершился процесс химической эволюции. Одни исследователи относят их к неживым субстанциям, а другие — к очень примитивным живым существам, уже имевшим свою эволюцию. За время существования у них образовались настоящие ферменты, резко возросла устойчивость матричного синтеза и начали образовываться клеточные мембраны. Именно из протобионтов более 3,5 млрд лет назад возникли архебионты (от греч. *археос* — древний и *биос*) — первые организмы. Как считают, они уже имели три основных клеточных компонента: клеточную мембрану, цитоплазму и генетический аппарат. У архебионтов появились электрон-транспортные цепи, возникли репликация нуклеиновых кислот и биосинтез белка, осуществлявшиеся на основании генетического кода.

До сих пор в лабораторных условиях не удалось синтезировать живые организмы, хотя налицо конкретные успехи, дающие основание полагать,

что предбиологическая эволюция — гипотеза, представляющая большой научный интерес. В пробирках из неорганических веществ удалось получить аминокислоты, из них синтезировать простейшие полипептидные цепи, а из этих полипептидов и воды создать **протоклетки** — обладающие ферментативной активностью частицы сферической формы (рис. 201), состоящие из полипептидных цепей, которые могут увеличиваться в размерах, делиться и почковаться.

Концепция космического возникновения жизни на Земле (рис. 202). Научная идея, согласно которой жизнь могла быть занесена из космоса, получила название концепции **панспермии** (от греч. *пан* — всё, *сперматос* — семя). Вначале она была высказана немецким учёным *Г. Е. Рихтером*, а затем обоснована шведским физиком *Сванте Августом Аррениусом* (1859—1927). Последний подсчитал, что фотоны света оказывают давление на частицы, сопоставимые по диаметру со спорами бактерий. Благодаря этому споры с огромными скоростями могут перемещаться в межпланетном пространстве. Предполагается, что такие споры попали на Землю с метеоритами или космической пылью. Это предположение косвенно подтверждается тем, что споры бактерий могут находиться в состоянии покоя без всякого для них ущерба тысячелетиями, выдерживают длительное пребывание при температуре абсолютного минимума ($-273\text{ }^{\circ}\text{C}$), чрезвычайно устойчивы к радиации и ультрафиолетовому излучению, вакууму и прочим химическим и физическим воздействиям.

Чрезвычайной устойчивостью к факторам космической среды обладают не только споры бактерий, но даже некоторые группы многоклеточных животных, например, тихоходки — отдельный класс типа Членистоногие (рис. 203). В состоянии диапаузы эти микроскопические, похожие на медвежат животные выдерживают: нагревание до $+150\text{ }^{\circ}\text{C}$ и охлаждение до $-271\text{ }^{\circ}\text{C}$, пребывание в вакууме, давление около 6000 атмосфер, что в шесть раз превышает давление на дне самого глубокого места в океане, воздействие самого сильного рентгеновского излучения: 570 000 рентген убивает только 50 % облучаемых особей (сравните: для человека смертельная доза радиации — 500 рентген); пребывание в чистом водороде; высыхание продолжительностью свыше 100 лет; полное отсутствие кислорода.

Тем не менее, детальные космические и прочие исследования не дали достоверных фактов, подтверждающих гипотезу панспермии. Присутствие каких-либо живых частиц в космосе или на планетах Солнечной системы не обнаружено. До сих пор нет данных, подтверждающих реальность занесения существ в метеоритах, а все споры или бактерии, обнаруженные в камнях инопланет-

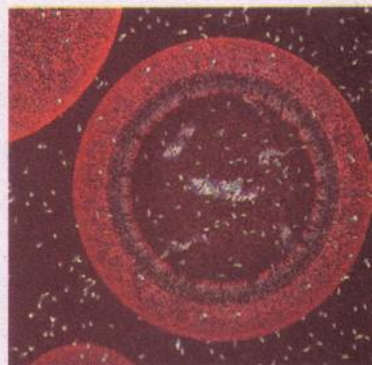


Рис. 201. Общий вид протоклетки.



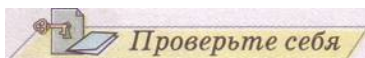
Рис. 202. Так приверженцы панспермии представляют себе занесение жизни на Землю.



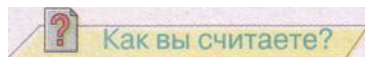
Мал. 203. Тихоходка — животное, наиболее приспособленное к экстремальным условиям существования.

ного происхождения, оказались обычными земными видами. Но даже если предположить, что первые организмы попали на Землю из космоса, что им подошли условия, которые были на ней 3—4 млрд лет назад, и они размножались, а затем дали начало органической эволюции и жизни на Земле, всё равно остаётся открытым вопрос об изначальном возникновении жизни и возможности предбиологической эволюции.

Большинство современных биологов, занимающихся вопросами эволюции, считают, что происхождение жизни на Земле является результатом предбиологической (химической эволюции). Этот процесс происходил на Земле перед возникновением жизни и заключался в появлении всё новых, более сложных химических соединений. В настоящее время химическая эволюция — только очень правдоподобная научная гипотеза, которая по мере расширения исследований в данной области находит всё большее подтверждение.



1, В чём состоят существенные различия идей самозарождения и абиогенеза? 2. Что такое химическая эволюция и каковы её главные положения? 3. Что собой представляют протоциты? 4, В чём состоит ограниченность идеи панспермии?



1, Почему в лабораторных условиях до сих пор не удалось синтезировать живые организмы из неорганических веществ и химических элементов? 2. Жизнь на планете Земля — уникальное или обычное явление, распространённое на многих планетах вселенной. Ответ обоснуйте.



§ 45.

ИСТОРИЯ ЗЕМЛИ. ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ

Термины и понятия радиоизотопный метод; геохронологическая шкала; эоны; эры; периоды; эпохи.

Методы изучения истории Земли. Историю Земли изучают с помощью комплекса разнообразных методов. Важнейшим в геологических и палеонтологических исследованиях является последовательное определение возраста слоёв земли от верхних к нижним (рис. 204). Самый распространённый метод, с помощью которого определяют возраст слоёв земли, — радиоизотопный — по периоду радиоактивного полураспада урана, превращающегося в свинец. Соотношение этих двух элементов в геологической породе и определяет её возраст. Точность метода высока — несколько миллионов лет, что даёт ошибку в доли процента. Возраст относительно молодых пород определяют по соотношению других радиоактивных элементов или по содержанию радиоактивного углерода ^{14}C , который



Рис. 204. Залегание пластов почвы разного возраста (по оси ординат, млн лет).



Рис. 205. Ископаемые останки: а—в — отпечатки древних растений на камне; — древние морские беспозвоночные плеченогие; д — ископаемый моллюск аммонит; е — окаменевший зуб мамонта.

накапливается в органических остатках (костях и зубах позвоночных, панцирях моллюсков и других беспозвоночных).

Очень важными для восстановления истории Земли являются и биологические данные. О временах господства прокариотов и одноклеточных эукариотов рассказывают так называемые биогенные осадочные породы, состоящие из остатков животных и растительных организмов или продуктов их жизнедеятельности. По химическому составу их делят на карбонатные, кремнистые и фосфатные породы, а также угли. Более поздние отрезки истории Земли и жизни на ней исследуют по находкам окаменевших организмов или их твёрдых частей — фрагментов скелета, костей, даже отдельных зубов (рис. 205), дающих возможность восстановить внешний облик растения или животного, установить его систематическую принадлежность, определить возраст и период существования. (Как вы помните, это направление исследования называется биостратиграфией.)

Комбинация разнообразных методов в конечном счёте даёт возможность достаточно подробно восстановить события, протекавшие на Земле (табл. 18).

Абсолютный возраст Земли и всей Солнечной системы, определённый по соотношению изотопов, составляет около 4,6 млрд лет. Из них чуть более 1 млрд пришлось на время её безжизненного существования. Это подтверждается наличием в слоях Земли возрастом от 4,6 до 3,6 млрд лет исключительно магматических пород, доказывающих: в то время на планете шла активная вулканическая деятельность, а жизнь ещё не существовала (рис. 206). Атмосфера была полностью лишена кислорода и состояла из паров сероводорода, аммиака, угарного газа и воды. В ней постоянно происходили грозные разряды. Интенсивное ультрафиолетовое излучение

Таблица 18

Геологические и биологические события в истории Земли

Возраст, млрд лет	Событие в истории Земли	Среда		Прокариоты			Эукариоты		
		Бескислородная	Кислородная	Анаэробные	Фотосинтезирующие	Аэробные	Цианобактерии	Одноклеточные	Многоклеточные
0—0,5	Становление основных групп позвоночных животных и семенных растений								
0,5—1	Возникновение и эволюция многоклеточных организмов								
1—1,5	Возникновение и эволюция эукариот, появление полового размножения								
1,5—2	Эволюция аэробных эукариот								
2—2,5	Развитие аэробного фотосинтеза и образование атмосферы, удерживающей кислород								
2,5—3	Эволюция анаэробных прокариот								
3—3,5	Анаэробные и фотосинтезирующие бактерии								
3,5—4	Химическая эволюция								
4—4,5	Образование океанов и материков								

Примечание. Розовым цветом заполнены периоды полного преобладания, светло-розовым — частичного, белым — отсутствие.

пронизывало не только газы, окружавшие Землю, но и верхние слои воды. Под влиянием этих факторов постоянно синтезировались органические соединения, которые, постепенно накапливаясь, со временем образовали «первичный бульон».

В слоях Земли возрастом порядка 3,5 млрд лет стали появляться древнейшие осадочные породы биологического происхождения (рис. 207). Особый интерес вызывают находки углеродистых минералов, соотношение изотопов ^{14}C в которых дало основание предположить даже наличие примитивного фотосинтеза. Кроме того, в слоях осадочных пород того времени смогли обнаружить следы первых ископаемых микроорганизмов, которые в палеонтологии принято называть микроископаемыми (рис. 208). Они обнаружены в древних породах в настолько большом количестве, что появилась возможность в конкретном слое сантиметр за сантиметром отследить изменение их состава и таким образом установить, с какой скоростью шла эволюция. Считается, что именно в интервале от 3,9 до 3,6 млрд лет и происходила предбиологическая (химическая) эволюция, которая привела к появлению протобионтов. Из них со временем (3,5—3 млрд лет назад) образовались первые анаэробные прокариотические организмы — архебионты, ставшие общими предками всех ныне живущих организмов.

Время следующего миллиарда (3—2 млрд лет назад) можно назвать периодом царствования прокариотов. В его первой половине на Земле обитали в основном гетеротрофные анаэробные бактерии, питавшиеся веществами из первичного бульона, затем возникли хемотрофы и фотосинтезирующие бактерии. Последние осуществляли фотосинтез, который не сопровождался выделением кислорода (вспомните: и сейчас есть множество видов бактерий, у которых фотосинтез идёт совершенно иным путём, чем у высших растений). Только в конце этого промежутка истории Земли появились цианобактерии (вспомните: их ещё называют сине-зелёными водорослями), у которых фотосинтез происходил так же, как у высших растений, с помощью хлорофилла и сопровождался выделением кислорода. Резкое увеличение биомассы цианобактерий привело к изменению состава атмосферы, которая 2,2—2 млрд лет назад превратилась из восстановительной, содержащей аммиак и сероводород, в кислородную окислительную. Это привело к массовой гибели анаэробных прокариотов.

Все приведённые рассуждения — не выдумки учёных, а результат скрупулёзного анализа фактического материала,



Рис. 206. Вид земной поверхности в период формирования первичного бульона.

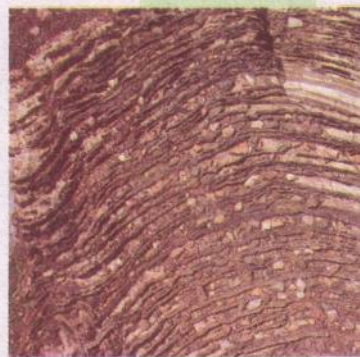


Рис. 207. Плотные слоистые образования в толщах известняка являются следствием отложения цианобактерий и одноклеточных водорослей, которые жили на Земле более чем один миллиард лет назад.



Рис. 208. Форамениферы — одна из групп одноклеточных организмов, имеющих твердый скелет.

находок ископаемых микроорганизмов и следов их жизнедеятельности в виде отложений, главным образом особых форм известняка, а также некоторых минералов, содержащих соединения железа.

На следующем этапе, продолжавшемся от 2 до 1 млрд лет назад, произошло резкое увеличение численности разнообразных аэробных прокариотов, во второй половине данного периода появились эукариоты и развилось половое размножение. Невольно возникает вопрос: что дало основание учёным считать, что эти новые одноклеточные организмы действительно были эукариотами — ведь у микроископаемых нельзя рассмотреть строение клетки, увидеть ядро или митохондрии? Оказывается, решить эту проблему совсем не сложно — к концу этого миллиарда лет микроископаемые так резко увеличились в размерах, что стали сопоставимы с современными одноклеточными эукариотами (*вспомните: объёмы клеток прокариот и эукариот отличаются в тысячи раз*).

Многоклеточные организмы — продукт последнего миллиарда лет развития Земли. За период с 1 до 0,5 млрд лет назад появились многоклеточные водоросли и зародились многие группы беспозвоночных,

вторая половина стала периодом развития позвоночных и сосудистых растений.

Летопись истории жизни на Земле. История Земли — не только совокупность таких эпохальных геологических событий, как формирование земного ядра, образование литосферы, гидросферы и атмосферы, появление океанов и материков, но и более частные явления: изменения химического состава гидросферы и атмосферы, расположения материков и океанов, колебания температуры (потепления и похолодания). Каждое из таких событий приводило сначала к массовым вымираниям, а затем к появлению новых видов и групп организмов. По этим событиям была построена геохронологическая шкала Земли (табл. 19) — своеобразный календарь геологов и палеонтологов. В нём история жизни на Земле поделена на ряд промежутков времени от сотен тысяч до сотен миллионов лет, каждый из которых отражает какое-то геологическое или эволюционное событие.

Прежде всего, история жизни на Земле подразделяется на два очень больших, но не равных по протяжённости, промежутка времени — зона. Первый — *Докембрий* (его ещё называют *первичным периодом*) — охватывает огромный временной отрезок от 3,6 до 0,6 млрд лет. В это время на Земле жили, главным образом, одноклеточные организмы, лишь к концу появились водоросли и мягкотелые, лишённые какого-либо скелета многоклеточные животные (рис. 209), которые не оставили никаких следов в осадочных породах. Поэтому «первичный период» ещё называют временем скрытой жизни.

Геохронологическая шкала

Эон	Эра	Период	Эпоха	Промежуток времени (млн лет)	Характерные события
ФАНЕРОЗОЙ	КАЙНОЗОЙ	Четвертичный	Голоцен	от 0,012 до нашего времени	Возникновение человека современного типа
			Плейстоцен	0,012 — 2,6	Возникновение видов современных птиц и млекопитающих
		Третичный		2,6 — 65,5	Образование современных родов, семейств, отрядов птиц и млекопитающих, формирование современной флоры
	МЕЗОЗОЙ	Меловой		65,5 — 146	Вымирание динозавров, появление первых приматов, развитие цветковых растений и насекомых
		Юрский		146 — 200	Господство динозавров, появление первых птиц и первых покрытосеменных растений
		Триасовый		200 — 251	Господство древних рептилий, появление млекопитающих. Распространение голосеменных растений
	ПАЛЕОЗОЙ	Пермский		251—299	Вымирание приблизительно 95 % всех видов, живших в то время. Начало господства рептилий, появление голосеменных растений
		Каменноугольный		299 — 359	Появление первых рептилий, древовидных папоротников и летающих насекомых
		Девонский		359 — 416	Появление первых амфибий, господство челюстноротых рыб, появление лесов из мхов, плаунов и папоротников
		Силурийский		416 — 444	Выход растений и беспозвоночных на сушу
		Ордовикский		444 — 488	Появление первых позвоночных — бесчелюстных животных и первых сосудистых растений
		Кембрийский		488 — 542	Развитие беспозвоночных, появление хордовых
	ДОКЕМБРИЙСКИЙ	ПРОТЕРОЗОЙ		600 — 2500	Появление эукариот, многоклеточных растений и животных
			АРХЕЙ	2500 — 3600	Зарождение жизни, появление прокариот, господство бактерий



Рис. 209. Мягкотелые животные Докембрия, после которых не осталось почти никаких окаменелых остатков.

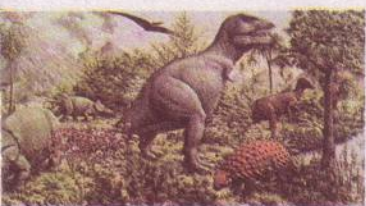


Рис. 210. Позвоночные животные с твёрдым скелетом Фанерозоя (Мезозойский период).

Гораздо больший интерес для исследования эволюции представляет **Фанерозой** (от греч. *φαерос* — явный и *зоэ* — живое существо) — время существования многоклеточных животных и растений. Начался он с появлением огромного количества разнообразных моллюсков и других морских беспозвоночных с твёрдым панцирем. Наличие многочисленных ископаемых остатков в датированных слоях позволило геологам разделить этот отрезок истории жизни на Земле на более мелкие промежутки времени — эры, границы между которыми проходят по крупнейшим эволюционным событиям — глобальным вымираниям, а также эры — на периоды, а периоды — на эпохи.

Палеозой (от греч. *палаиос* — древний и *зоэ*) и **Мезозой** (от греч. *мезо* — средний и *зоэ*) — две первые эры Фанерозоя (рис. 210), которые ещё называют **вторичным периодом**, составили 340 и 170 млн лет соответственно. В этот исторический промежуток развития Земли произошла интенсивная эволюция многоклеточных животных. В результате появились представители всех современных типов и классов царств животных и растений. Причём эволюция во времени чётко шла от примитивных организмов к более сложным. Например, первые хордовые появились в самом начале Фанерозоя —

Кембрии около 488 млн лет, бесчелюстные рыбообразные — в **Ордовике** 440 млн лет, челюстные рыбы и амфибии — в **Девоне** около 360 млн лет, рептилии — в **Карбоне** 300 млн лет, примитивные яйцекладущие млекопитающие — в **Триасе** 200 млн и птицы — в **Юре** 146 млн лет назад.

Такая же ситуация и с растениями. Первые сосудистые растения появились в Ордовике 440 млн лет назад, древовидные папоротники господствовали на Земле на границе Палеозоя и Мезозоя — около 220—200 млн лет назад, расцвет голосеменных пришёлся на Триасовый и Юрский периоды — 140—200 млн лет назад, а начало расцвета цветковых растений пришлось на **Меловой период** — около 65 млн лет назад.

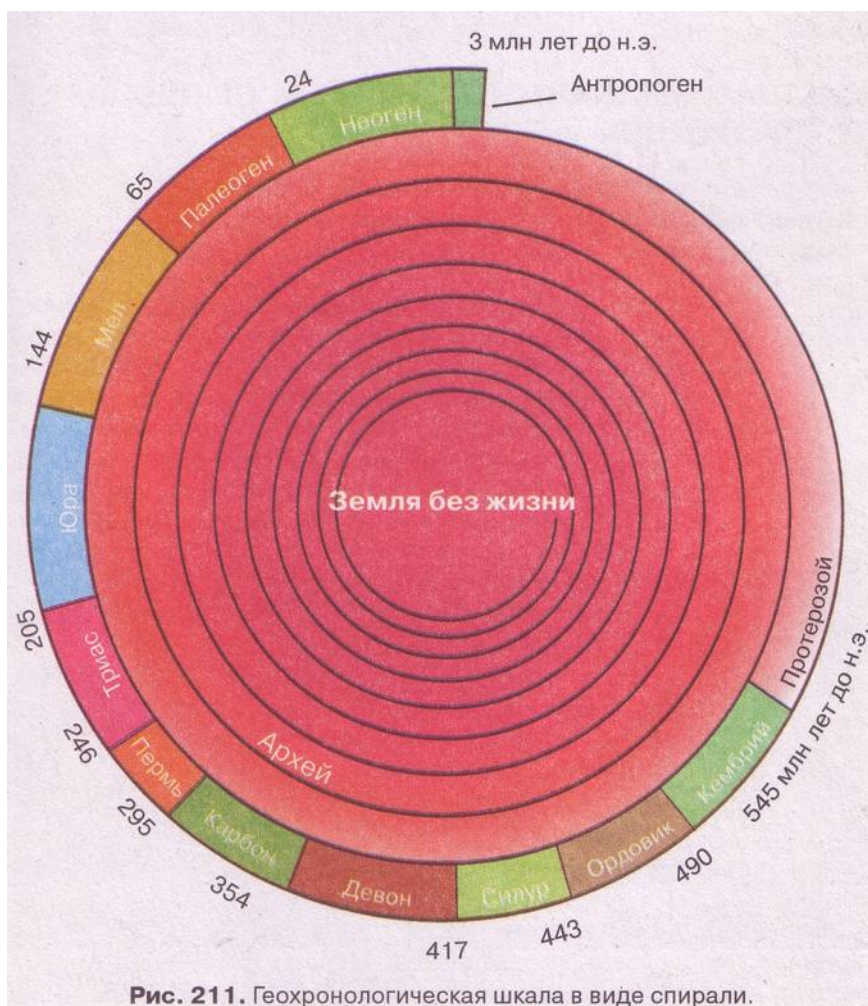
Событием, сыгравшим ключевую роль в дальнейшей эволюции животных и растений, стал выход живых организмов на сушу. Впервые это произошло в Силуре (416 млн лет назад), когда первопоселенцами стали примитивные сосудистые растения и членистоногие (скорпионы и пауки), а затем в Девоне и Карбоне (360—300 млн лет назад), когда сушу заселили амфибии и рептилии.

Кайнозой (от греч. *каинос* — новый и *зоэ*). Последняя эра геологической истории Земли, время развития современной фауны и флоры. В эту эру максимальное развитие получили млекопитающие, птицы, костистые рыбы, насекомые и цветковые растения.

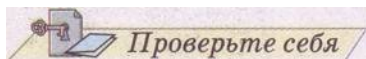
Древняя часть Кайнозоя, или **третичный период**, продолжалась от 66 до 3 млн лет назад. В это время образовались современные семейства и роды птиц и млекопитающих. Современный этап развития Земли — **четвертич-**

ный период, который начался около 3 млн лет назад. Именно в это время образовалось большинство современных видов птиц и млекопитающих, появился вид *Homo sapiens*. Именно поэтому этот период ещё называют **антропогеном** (от греч. *антропос* — человек и *генезис*).

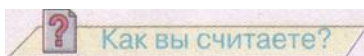
Таким образом, эволюция жизни на Земле проходит всё более быстрыми темпами. Для того, чтобы на Земле зародилась жизнь, понадобилось от 1 до 1,5 млрд лет, чтобы появились эукариоты и возник половой процесс — ещё около 1 млрд лет. На то, чтобы появились первые многоклеточные, ушло ещё около 800 млн лет. Позвоночные возникли через 600 млн, а млекопитающие — через 200 млн лет. Именно поэтому геохронологическую шкалу лучше представлять не в виде лестницы со ступеньками разной длины, а в виде раскручивающейся спирали (рис. 211).



событиями делят на ряд временных отрезков разной продолжительности. При этом обычно выделяют два главных периода: время скрытой жизни, когда эволюционировали одноклеточные организмы, возникли лишённые скелета многоклеточные животные и водоросли; гораздо более короткий период эволюции высших растений и животных с твёрдым скелетом.



1. Каким образом с помощью радиоизотопных методов определяют возраст Земли или костных остатков? 2. Что такое микроископаемые?
3. Почему докембрийский эон называют временем скрытой жизни?
4. Какую эру считают периодом расцвета птиц и млекопитающих?



1. Почему каждая новая эра развития жизни на Земле короче предыдущей? 2. Почему четвертичный период ещё называют антропогеном?

§ 46.

СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА И ПРИНЦИПЫ ЕЁ ПОСТРОЕНИЯ

Термины и понятия: биологическая систематика; система органического мира; искусственная и естественная системы; таксоны; кодексы биологической номенклатуры.

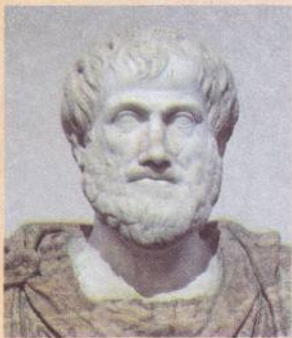


Рис. 212. Аристотель.

Система органического мира. Познание окружающего мира невозможно без классификации полученной информации. Если бы отсутствовала система упорядочивания явлений и научных фактов, то ни один самый сильный ум не смог бы разобраться даже с несколькими тысячами названий, тогда как современная наука оперирует миллионами (*вспомните, сколько видов животных и растений известно на нашей планете и сколько органических веществ синтезировано в лабораториях*). Главный используемый при этом приём — группирование явлений и фактов по их сходству и родственности в соподчинённые категории.

Вопросами классификации организмов занимается наука биологическая систематика. Её главная задача — построение системы органического мира — совокупности видов организмов, живших и живущих на Земле, классифицируемых по определённым принципам. Систематика, пожалуй, — самая древняя из биологических наук. И это не случайно, ведь систематику принято считать началом любой науки.

Системы органического мира, построенные в различные времена, существенно отличаются. Первым классифицировал живые объекты родоначальник зоологии, античный философ

Аристотель (384—322 до н.э.). Несмотря на то, что он классифицировал только 454 вида животных, разработанная им схема не утрачивала своего значения вплоть до времён К. Линнея, который описал уже 4208 видов организмов.

Заслуга выдающегося шведского исследователя природы **Карла Линнея** (1707—1778) заключается в том, что он не только создал первую систему организмов, но и впервые сформулировал понятие *вид*, указав, что «это совокуп-

ность организмов, сходных между собою, как сходны дети одних родителей, и способных давать плодovitое потомство». Учёный предложил для видов бинарные (двухсловные) латинские названия: первое слово — название рода, второе — вида. В результате с тех пор за каждым видом закреплено латинское название, состоящее из двух слов. Оно применяется в любой стране, независимо от местных названий. Например, зайца беляка Линней назвал *Lepus timidus*. Слово *Lepus* (заяц) — название рода, а слово *timidus* (трусливый) — вида. Другой выдающийся немецкий и российский натуралист, действительный член и профессор Петербургской императорской академии наук **Петер Симон Паллас** (1741—1811) описал близкий вид зайца русака и назвал его *Lepus eurasicus* (заяц европейский). Из названий этих видов млекопитающих чётко следует, что речь идёт о двух видах, относящихся к одному роду (рис. 214).

Ещё одна заслуга Линнея — создание иерархической системы четырёх соподчинённых категорий: вид, род, отряд и класс. Класс включал несколько отрядов, отряд — родов, род — видов. Таксоны высшего, чем вид, уровня с тех пор принято именовать одним латинским словом. Современная систематика насчитывает до 12 иерархически подчинённых таксонов (например, представители типа хордовых классифицируются ещё и на подтипы, надклассы, подклассы, надотряды, подотряды и так далее). Причина такой дробной иерархии связана с необходимостью максимально точно отразить родственные связи организмов.

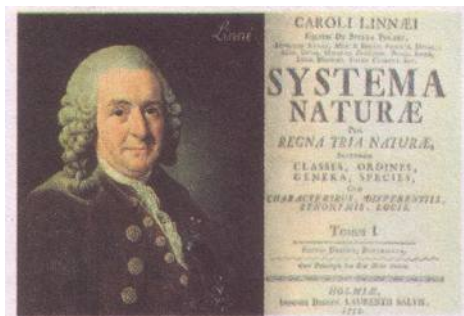


Рис. 213. Карл Линней.



Рис. 214. Близкие виды млекопитающих: а — заяц беляк; б — заяц русак.



Рис. 215. Памятный знак в честь открытия структуры молекулы ДНК (г. Воронеж).

В отличие от искусственной системы Линнея, основывавшейся на сходстве организмов по единичным признакам, в настоящее время в биологии используют естественную систему, основанную на филогенетическом родстве организмов, которое в современной биологии доказывают не только по комплексу разнообразных признаков или с помощью данных палеонтологии, но и исследованиями изменчивости молекулярных структур — белков и ДНК (рис. 215).

Принципы построения системы органического мира. Первый принцип — система органического мира должна быть филогенетической, иметь под собой генетическую основу (*Дарвин выразил эту идею словами: «Всякая истинная классификация есть генеалогическая»*) и с максимальной полнотой отражать эволюционные связи между организмами. В отличие от искусственных систем, которых может быть много, естественная система, основывающаяся на родстве организмов, — только одна.

Согласно второму принципу — иерархичности — систематические категории (их принято называть таксонами от лат. *taksare* — оценивать) более низкого порядка объединяют в категории высшего порядка. При этом таксоны низкого порядка характеризуются частными признаками, а высокого — общими, объединяющими. В систематике животных приняты следующие основные таксоны:

тип — класс — отряд — семейство — род — вид, а в систематике растений, грибов и бактерий: отдел — класс — порядок — семейство — род — вид.

Третий принцип — все названия и описания таксонов должны даваться по строгим правилам, чётко прописанным в специальных международных кодексах биологической номенклатуры (рис. 216), имеющих в науке силу закона. Несоблюдение кодекса приводит к тому, что одни и те же вид, род, семейство и т. д. организмов могут называться по-разному, и учёные просто перестанут понимать, кто с каким объектом работает. Важным является правило приоритета, согласно которому первое название, сделанное с соблюдением всех правил кодекса, является основным, все последующие — только синонимами. Принципы биологической номенклатуры едины для всех групп организмов: животных, растений, грибов, бактерий и даже вирусов, хотя во многих деталях отличаются.

Современная система органического мира. Несмотря на достижения в области построения естественной системы органического мира, её совершенствование — непрерывный процесс. С каждым годом учёным становится известно всё больше видов современных и ископаемых организмов. Это ведёт не только к появлению новых родов, семейств, отрядов, но даже классов и типов. Оказывается, что границы между царствами эукариот не так уж и чётки, и существует множество разнообразных организмов, которые одновременно обладают ключевыми признаками и растений, и животных

(вспомните *эвглену зелёную*) или животных и грибов. Не случайно разные системы выделяют от 4 до 26 царств, от 33 до 132 типов, от 100 до 200 классов. Общую же численность видов живых существ оценивают в несколько миллионов.

В настоящее время все живые организмы объединены в империю **Клеточные**, поскольку общей особенностью их строения является клеточная структура. Империю делят на два надцарства: **Доядерные** (прокариоты) и **Ядерные** (эукариоты). Основным критерием, по которому организмы разделяют на эти большие группы, служит строение клетки. Для эукариотических организмов характерно наличие в цитоплазме большого числа органелл, отсутствующих у прокариот (*вспомните, как у эукариот устроена цитоплазма*), а генетический аппарат сформирован в виде ядра, в котором находятся хромосомы. Кроме того, для эукариотических организмов обязательно размножение клеток путём непрямого деления — митоза, а для многоклеточных эукариот — половое размножение и редукционное деление — мейоз.

Надцарство Доядерные обычно делят на царство **Археи** (от греч. *археос* — древний) и царство **Эубактерии** (от греч. *эус* — настоящий). К первому относят совсем примитивно устроенные и даже для бактерий микроскопические одноклеточные существа. По своему молекулярному строению и химическому составу клеток они отличаются от всех других живых организмов. Может быть поэтому их относят к **экстремофилам** (от лат. *экстремум* — крайний и греч. *филио* — люблю), то есть организмам, для которых естественно существование в условиях, предельных для других живых организмов. Разные виды архей не просто выдерживают, а спокойно живут в источниках с температурой воды +45...+113 °C; в кислотной среде (pH 1—5); в 25—30 % растворах NaCl; в условиях минимальной влаги и постоянного дефицита воды. Кроме того, среди представителей этого царства имеются такие, которые размножаются при температуре ниже нуля и выдерживают давление в 700 атмосфер. Считают, что археи очень древние, появились на Земле 3,5 млрд лет назад. Большинство видов архей автотрофы, у которых происходит хемосинтез. Среди них практически нет паразитов и возбудителей болезней. Некоторые учёные считают, что археи — самые массовые организмы, которые когда-либо существовали на Земле.

Царство Эубактерии часто делят на две группы: **бактерии** и **цианобактерии** (от греч. *циано* — голубой). Собственно бактерии — это гетеротрофные или хемотрофные организмы. Цианобактерии являются прокариотическими фотосинтетиками, в клетках которых содержатся пигменты, гомологичные пигментам растений, в том числе и хлорофил. Фотосинтез у

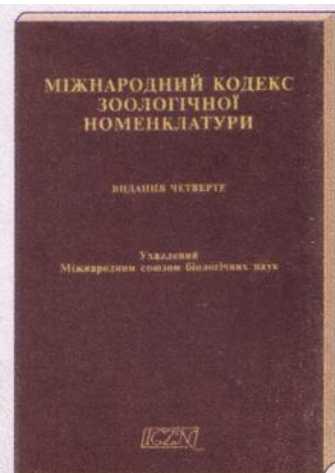


Рис. 216. Официальное издание на украинском языке Кодекса зоологической номенклатуры.

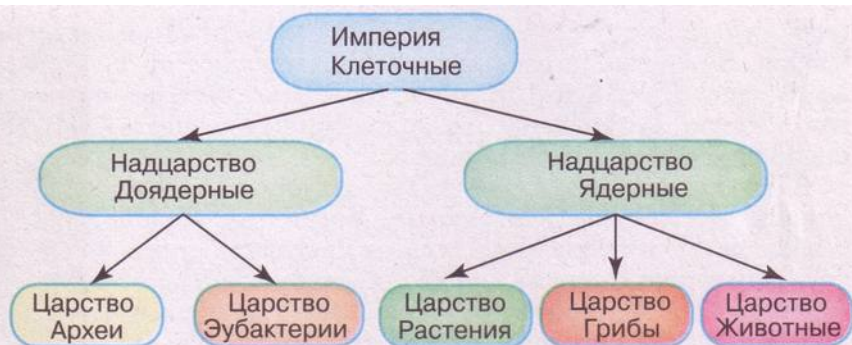


Рис. 217. Систематическая иерархия на уровне надцарств и царств живых существ.

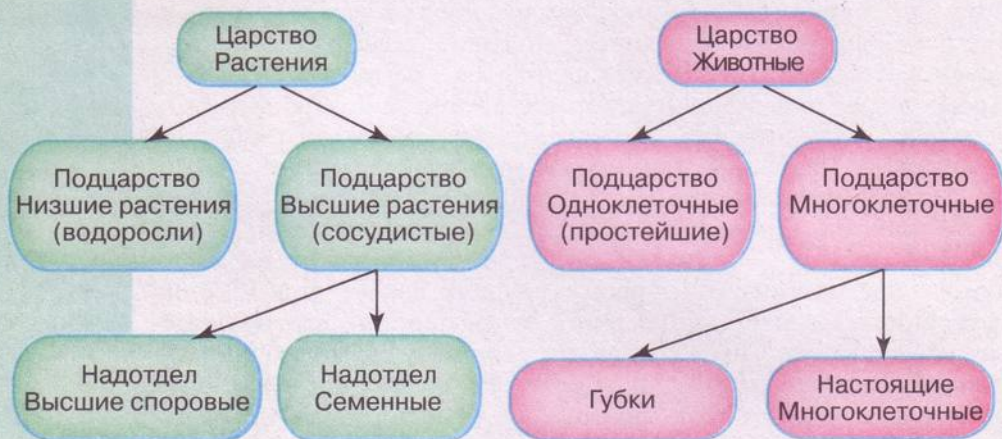


Рис. 218. Иерархия групп организмов самых крупных царств — Растений и Животных.

них происходит с выделением кислорода. За эту особенность цианобактерии ещё называют **сине-зелёными водорослями**. Считают, что благодаря размножившимся цианобактериям около 2 млрд лет назад на Земле возникла кислородная атмосфера. Отдельные клетки сине-зелёных водорослей микроскопические — не более 10 мкм, но они способны образовывать колонии в несколько метров. Именно цианобактерии формируют сине-зелёную массу в толще и плотную плёнку на поверхности воды во время «цветения» наших водоёмов в летнюю жару.

Надцарство Ядерные делят на три царства (рис. 217, 218). Царство **Растения** — неподвижные фотосинтезирующие организмы, клетки которых имеют плотные оболочки и постоянную форму, в цитоплазме находятся пластиды, в частности хлоропласты. Царство обычно делят на два **подцарства Низшие** и **Высшие растения**. Низшие растения (их ещё называют **Низшими споровыми растениями**) — это водоросли, отнесённые к разным по происхождению эволюционным группам (вспом-

ните, как устроены красные, диатомовые и бурые водоросли). Главное отличие высших растений от водорослей состоит не в том, что их тело построено не из одной, как у многих водорослей, а миллионов и миллиардов клеток, а в том, что у высших растений тело разделено на органы, а клетки дифференцированы на ткани. Поэтому, какой бы крупной ни была водоросль (вспомните: бурые водоросли могут достигать в длину сотни метров), её тело будет построено из одинаковых клеток, в нём не будет проводящей системы и органов. Кроме того, клеточные оболочки водорослей в ряде случаев формирует не только клетчатка, а у многих из них она даже отсутствует (вспомните, в панцирь из каких соединений закованы клетки диатомовых водорослей), клетки могут иметь сократительные вакуоли и органы движения — жгутики.

У высших растений есть проводящая система и органы тела, их клетки собираются в ткани. Подцарство обычно разделяют на два надотдела. **Высшие споровые** растения (мхи, плауны, хвощи, папоротники) размножаются спорами и имеют продолжительную стадию гаметофита. **Семенные растения** (голосеменные и покрытосеменные) размножаются исключительно семенами, а стадия гаметофита у них редуцирована.

В царство **Животные** входят подвижные гетеротрофные организмы. Их клетки лишены фотосинтетического аппарата и клеточных оболочек, поэтому они могут изменять свою форму. Одноклеточные животные размножаются делением клетки пополам, многоклеточные — с помощью гамет. Подразделяют это царство на два подцарства: **Одноклеточные**, или **Простейшие**, и **Многоклеточные**. Одноклеточные животные по многим своим признакам не отличимы от некоторых групп водорослей, поэтому многие учёные рассматривают водоросли, простейших и некоторые примитивные грибы как царство Протисты (рис. 219). Тело многоклеточных животных построено из тканей. Исключение составляют только губки, у которых нет тканей и органов, а клетки одного типа могут перерождаться в клетки другого. Всем другим многоклеточным организмам свойственна дифференциация клеток, согласно которой их можно отнести к четырём типам тканей (вспомните, что это за ткани). Зародыши многоклеточных животных, начиная с плоских червей, состоят из трёх зародышевых лепестков. У всех зароды-

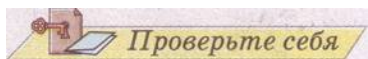


Рис. 219. Представители группы протист, которую в последнее время считают отдельным царством живых существ: а — амёба обыкновенная; б — колониальная инфузория — перетрихий; в — зелёные водоросли; г — бурые водоросли.

шей появляются внутренние органы, из которых формируются системы органов.

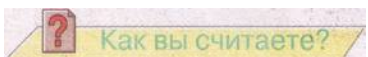
Царство Грибы. Грибы сочетают в себе особенности растений и животных. Из-за того, что у них плотная клеточная оболочка, они неподвижны и напоминают растения, но тем, что эта оболочка построена из хитина — сложного полисахарида, из которого образуется кутикула членистоногих, они похожи на животных. Отсутствие фотосинтетического аппарата и гетеротрофный тип питания также сближает их с животными. Однако размножение спорами напоминает размножение споровых растений. У грибов особое клеточное строение. Их тело — гиф, по существу, является одной длинной клеткой, разбитой на секции, в которых обычно находятся по два равноценных ядра. Сплетения гифа образуют плодовые тела съедобных грибов. Грибы в своём большинстве — многоклеточные организмы. Современные одноклеточные грибы — дрожжи — имеют вторичное происхождение, так как произошли от многоклеточных грибов (*вспомните, каким термином называют эволюционный процесс упрощения организации*). Грибы делят на низшие и высшие. Низшие грибы так сильно отличаются от высших (аскомицетов и базидиомицетов), что некоторые исследователи и грибами их не считают, относя к протистам.

Важнейшей задачей биологической науки является **создание системы органического мира**, которая представляет собой всё **разнообразие видов живых организмов**, классифицированных по принципу **филогенетическо-**



1. Что следует понимать под системой органического мира? 2. Чем искусственная система отличается от естественной? Какая наука занимается вопросами построения системы органического мира? Для чего необходимы кодексы биологической номенклатуры?

5*. На какие крупные таксоны делят прокариоты? Что это за организмы — протисты?



Понятно, почему систематику считают началом любой науки, но почему многие её называют и её началом, и концом? 2. Почему искусственных систем можно создать сколько угодно, а естественная может быть только одна единственная? 3*. Почему большинство учёных остаются приверженцами традиционной системы эукариот, в которой три царства, не поддерживая выделение протистов в отдельное царство?

§ 47. ПЕРВЫЕ ШАГИ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ПРОКАРИОТ, РАСТЕНИЙ И ГРИБОВ

Термины и понятия: общий предок живых организмов; теория симбиогенеза; риниофиты; коэволюция.

Общий предок живых организмов и эволюция прокариот. Считают, что от 3,8 до 3,6 млн лет назад на завершающем этапе предбиологической эволюции образовались архебионты — самые первые организмы, ставшие общими предками организмов, которые ныне населяют Землю. Населяли архебионты дно небольших водоёмов или мелководные побережья. Питались

готовым органическим веществом, ранее синтезированным в ходе химической эволюции. Вполне вероятно, что эти древнейшие организмы уже имели клеточное строение и размножались делением клетки пополам. Есть все основания считать, что их внешняя клеточная мембрана была двухслойной и её окружала плотная оболочка, источником энергии служил гликолиз, а универсальным переносчиком энергии — АТФ. Генетическая информация хранилась в ДНК, построенной из четырёх нуклеотидов (А, Г, Т, Ц). Генетический код составлял 64 триплета, в которых были закодированы 20 основных аминокислот. Генетическая информация реализовывалась как последовательность нуклеотидов иРНК, а затем в виде аминокислотного состава белков.

Из архебионтов в интервале от 3,5 до 3,0 млрд лет назад развились многочисленные прокариотические организмы. Об этом свидетельствуют как наличие следов их деятельности, так и находки в слоях того времени достоверных микроископаемых (рис. 220). Первые прокариотические организмы по своим размерам и, вероятно, клеточному строению ничем не отличались от современных гетеротрофных бактерий. Поскольку сейчас

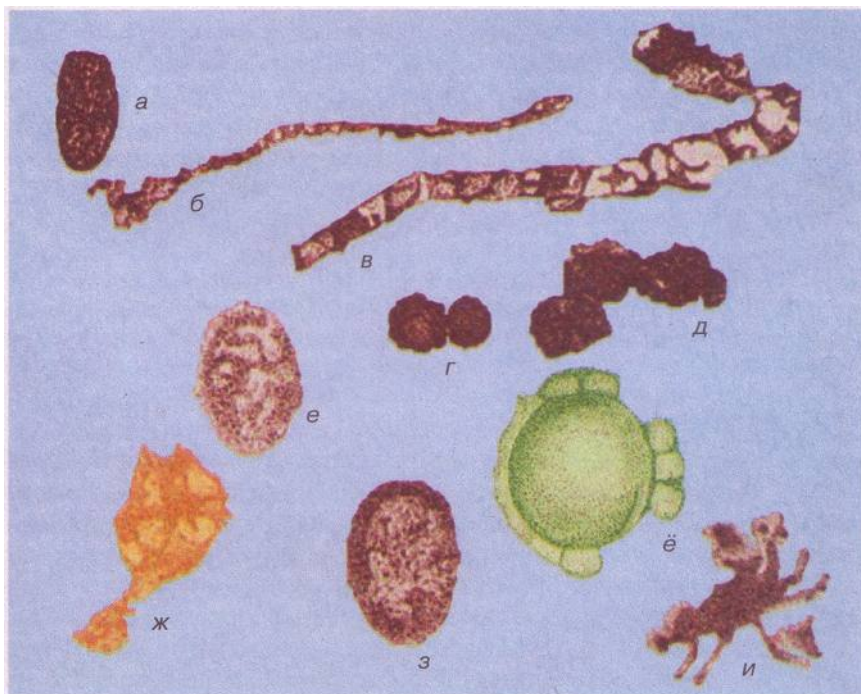


Рис. 220. Ископаемые одноклеточные организмы:
а — самое древнее существо — общий предок всех организмов (3,8 млрд. лет назад); б—е — прокариоты, бактерии и цианобактерии, которые жили на Земле в пределах 3,5—2,5 млрд лет назад;
ё—и — прокариотические и эукариотические организмы, существовавшие около 2 млрд лет назад.

бактерии вездесущи, живут в пресной и морской воде, горячих источниках, температура которых выше 100 °С, в почве, горных породах, воздухе, внутри других организмов, то можно предположить, что первые прокариоты возникли независимо друг от друга в различных средах обитания.

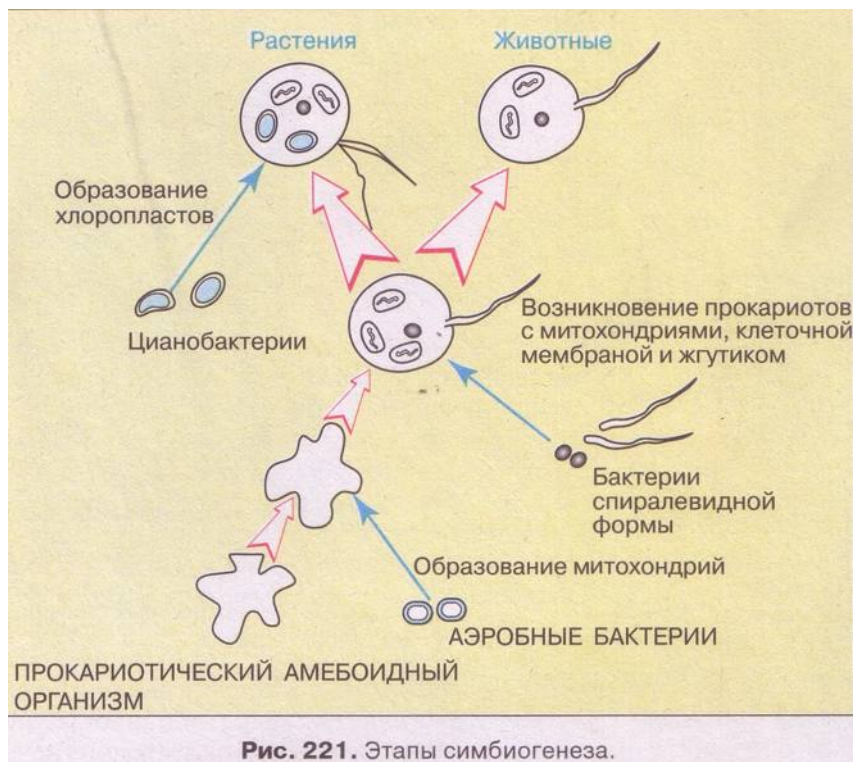
Из-за отсутствия в атмосфере кислорода первые прокариоты были анаэробами. Считается, что сначала появились первичные гетеротрофы, питающиеся органическим веществом «первичного бульона». Затем возникли хемоавтотрофные организмы и только после этого — фотоавтотрофные. Переход на фотосинтез запустил процесс накопления органического вещества на Земле за счёт энергии Солнца. Это способствовало резкому увеличению биомассы и появлению вторичных гетеротрофов, которые питались уже не веществом первичного бульона, а другими прокариотами и продуктами их распада.

Поскольку на протяжении первого миллиарда лет жизни на Земле атмосфера оставалась бескислородной, то, очевидно, первые фототрофы осуществляли анаэробный фотосинтез. Считают, что процесс поглощения солнечной энергии с последующим выделением кислорода начался около 2,5 млрд лет назад и был связан с массовым развитием цианобактерий, у которых фотосинтез происходит, как у водорослей и высших растений, с выделением кислорода. Вследствие этого постепенно стала образовываться атмосфера, содержащая кислород. В результате большая часть анаэробных прокариот вымерла. Период с 2 до 1,5 млрд лет назад стал временем интенсивной эволюции разнообразных аэробных групп прокариот.

И сейчас на Земле обитает множество групп бактерий, у которых фотосинтез происходит без выделения кислорода. Самым примитивным считается бесхлорофильный фотосинтез у некоторых архей. Световую энергию у них поглощают специальные белки, напоминающие зрительные пигменты млекопитающих. Зелёные и бурые бактерии хоть и имеют вещество бактериохлорофилл, но фотоны света воспринимают с помощью красно-коричневых пигментов каротиноидов. Только затем их энергия передаётся бактериохлорофиллу.

Дальнейшая эволюция прокариот связана с освоением новой среды обитания — суши, где сформировалось огромное число видов разнообразных почвенных бактерий. Многие гетеротрофные бактерии стали паразитами и комменсалами (*вспомните, что такое комменсализм*) многоклеточных эукариот. Если первые являются врагами эукариотических организмов, вызывая у них болезни, то вторые оказались незаменимыми спутниками, без которых невозможно функционирование организма. Обе эти группы бактерий эволюционно моложе своих хозяев, в том числе млекопитающих и человека. В настоящее время на Земле обитает около 20 тыс. видов надцарства прокариот.

Теория симбиогенеза и образование эукариот. Считается, что эукариоты возникли на рубеже 1,5 млрд лет назад. В последнее время всё большее подтверждение находит теория симбиогенеза



(от греч. *сим* — вместе, *биосис* — сожительство и *генезис*), согласно которой все эукариотические организмы являются результатом своеобразного симбиоза разных видов прокариот. Крупные гетеротрофные прокариоты, которые питались мелкими, не сумели некоторых из них переварить, и те прижились в цитоплазме «хищников», превратившись в митохондрии, пластиды и жгутики. Действительно, митохондрии и пластиды покрыты двухслойными оболочками, содержат собственный генетический аппарат в виде свёрнутой в кольцо (как у бактерий) молекулы ДНК, имеют более мелкие, чем обычно, рибосомы, воспроизводятся, как и клетки, путём деления пополам.

Симбиотическое образование эукариотических организмов должно было проходить в несколько этапов (рис. 221). Сначала прокариотический организм, вероятно имевший амёбоидную форму, включил в свою цитоплазму мелкие аэробные бактерии, со временем превратившиеся в митохондрии. Затем произошёл второй симбиоз. На этот раз амёбоидная клетка с митохондриями поглотила бактерии, имевшие спиралевидную форму. В результате образовались прокариоты со жгутиками, митохондриями и клеточными мембранами, пронизывающими цитоплазму (*вспомните, как называют органоиды, пронизывающие цитоплазму*). Постепенно, по мере развития системы внутриклеточных мембран из них сформировалась оболочка ядра, а параллельно с этим из ДНК и специфических основных белков гистонов образовались первичные хромосомы. Из таких первичных жгутиковых эукариот образовались простейшие и одноклеточные грибы. Путь к одноклеточным водорослям, очевидно, пролёг через третий симбиоз. На этот раз «пленниками» похожих на амёб жгутиковых прокариот стали цианобакте-

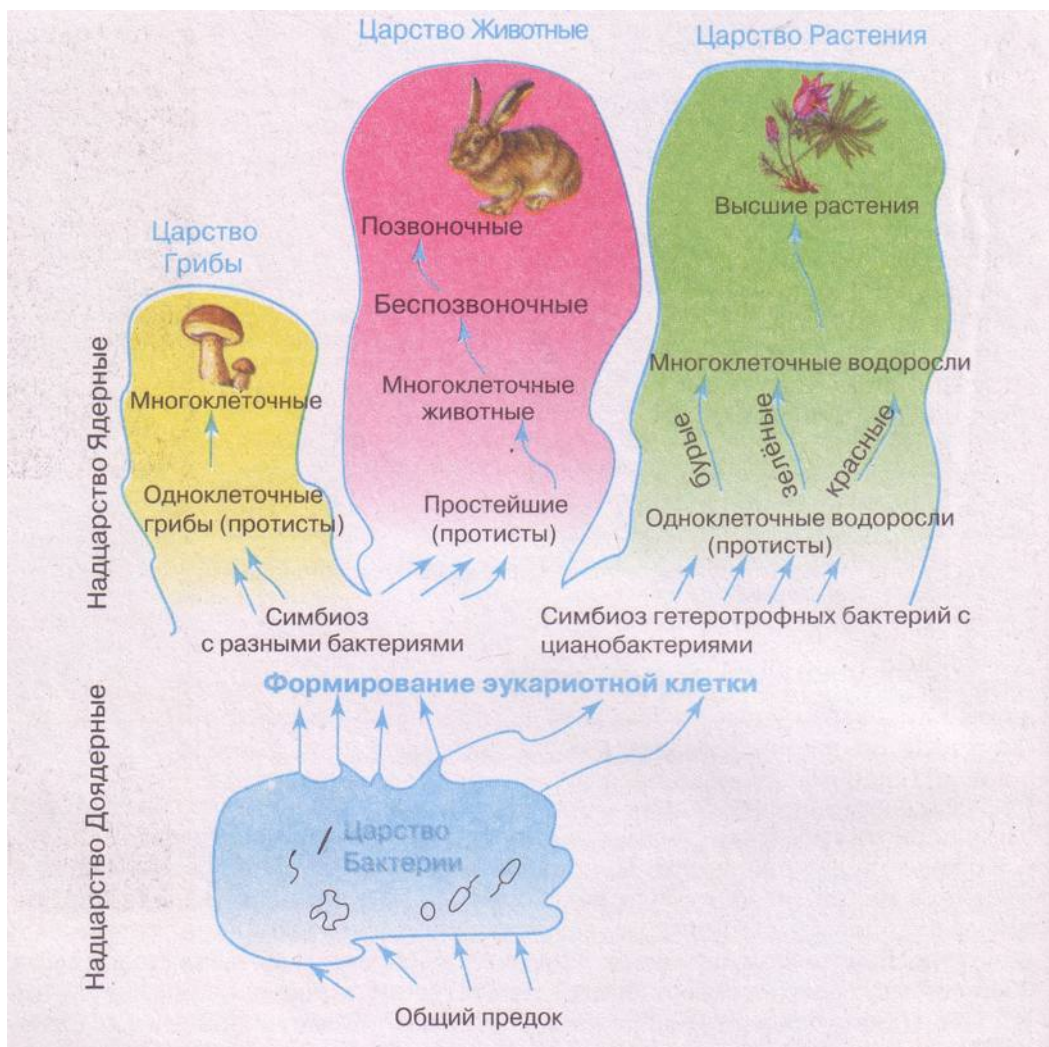


Рис. 222. Схема эволюции органического мира, соответствующая теории симбиогенеза.

рии, из которых возникли хлоропласты (вспомните: и сейчас на Земле обитает ряд одноклеточных видов зелёных и золотистых водорослей, имеющих амебодную форму).

Дальнейшая эволюция происходила от одноклеточных организмов к колониальным, а потом — к многоклеточным (рис. 222).

Пути и закономерности эволюции растений. Около миллиарда лет назад на дне Мирового океана уже обитало множество зелёных, бурых и других водорослей. Их прогрессивная эволюция привела к тому, что некоторые из них достигли гигантских размеров, однако так и остались водными существами. Это объясняется не только отсутствием в их телах специальной защиты от высыхания, но и особенностями полового размножения. Как известно, у водорослей существует чередование поколений: диплоидного спорофита, размножающегося спорами, и гаплоидного гаметофита, на стадии которого размножение происходит с помощью гамет, для копуляции

которых необходима водная среда. Именно это и стало главным препятствием для выхода водорослей на сушу.

Считают, что необходимость приспособиться к наземному образу жизни стала главным направлением эволюции растений. Это было достигнуто за счёт увеличения продолжительности стадии спорофита и постепенного сокращения фазы гаметофита и со временем его редукции вообще. Именно ароморфоз, связанный с редукцией гаметофита у семенных растений, позволил им освоить новое адаптивное пространство — сушу и создать здесь многообразие видов. Растительный мир сейчас насчитывает около полумиллиона видов, из которых на цветковые растения приходится больше половины — около 300 тыс. видов.

Самыми примитивными высшими растениями, сохранившимися на Земле, считают мохообразных. У них уже есть некоторое разделение тела на стебель и ризоиды, хотя проводящая система у них ещё отсутствует. Мхи произошли от водорослей в самом начале Фанерозоя около 600 млн лет назад. Из спор у них развивается так называемый *предлогбег*, очень похожий на водоросль, а из него — тело мха — гаметофит. Копуляция гамет происходит только в воде, которую они накапливают в пазухах листьев. Поэтому мхи могут жить только в сырых затенённых местах. Из зиготы образуется спорофит, который развивается непосредственно на гаметофите (рис. 223). В отличие от гаметофита спорофит засухоустойчив, что и позволило мхам выйти на сушу. Таким образом, они являются не настоящими сухопутными, а земноводными растениями. Может быть, именно поэтому они оказались слепой ветвью в эволюции растений.

Все остальные высшие растения произошли от **риниофитов** (рис. 224, 225), которым дали начало зелёные или бурые водоросли в Силурийском периоде 400—500 млн лет назад. От них отдельными эволюционными ветвями отошли плауны, хвощи, папоротники и голосеменные растения. Этот эволюционный взрыв произошёл в Девонском периоде порядка 300—400 млн лет назад. Папоротники стали первыми растениями, которые по-настоящему завоевали сушу, образовав в Каменноугольном периоде самые настоящие леса.

Из-за необходимости жить на суше у растений возникла проводящая система, совершенствовались покровные и механические ткани. Из голосеменных растений на границе Мезозоя и Кайнозоя образовались покрытосеменные растения. Появление покрытосеменных растений ознаменовалось рядом ароморфозов: появление цветка, формирование внутреннего и двойного оплодотворения, защита зародыша от неблагоприятных условий, обеспечение его пищей на ранних стадиях развития.

В процессе эволюции покрытосеменных наибольшие изменения претерпевал цветок. Во многом это связано с приспособ-



Рис. 223. Кукушкин лён — обычный вид мхов лесов Украины. Сухие коробочки — это спорофиты.



Рис. 224. Так выглядели заросли риниофитов, от которых со временем произошли высшие растения.

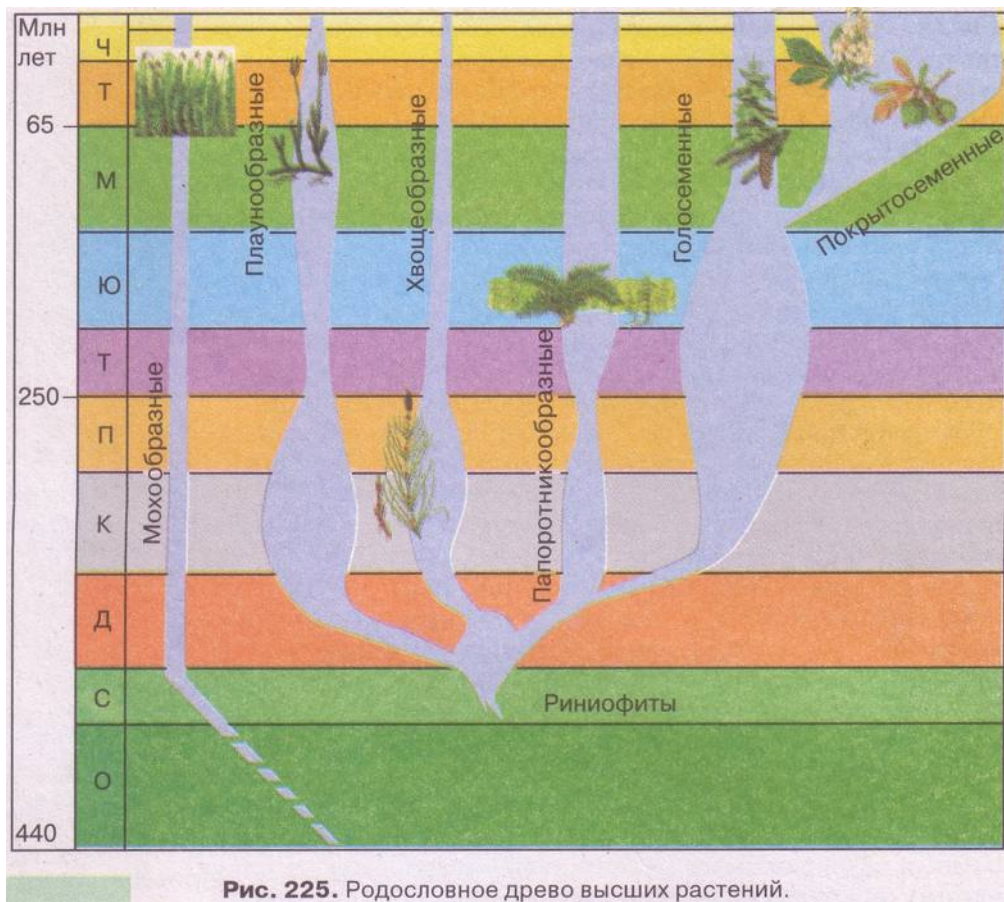


Рис. 225. Родословное дерево высших растений.

соблением растения к опылению ветром или насекомыми. В последнем случае цветки обычно крупные, яркие, с обильной пылью и душистым нектаром и очень часто имеют специализированного опылителя (*вспомните: цветки клевера могут опылять только шмели*). Такая специализация, в свою очередь, стимулирует эволюцию насекомых. Не случайно, начало Кайнозоя ознаменовалось всплшкой разнообразия цветковых растений и насекомых. Этот процесс взаимной эволюции получил название коэволюции (от лат. *ко* — вместе).

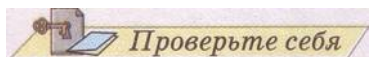
Пути эволюции грибов и лишайников. Грибы произошли от неизвестных сейчас одноклеточных протистов. Летопись их происхождения очень скудна, хотя в ископаемом состоянии и сохранились споры, гифы и отдельные клетки. Особенно много спор находят в бурых углях. Первые достоверные ископаемые остатки грибов известны с Девонского периода (около 410 млн лет назад), однако грибы гораздо более древние.

Лишайники — это, в сущности, определённые виды грибов, которые взяли в плен обычно свободноживущие водоросли и установили с ними симбиотопические отношения. В результа-

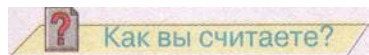
те грибы питаются органическими веществами, которые синтезируют водоросли. Считается, что такие отношения наложили на лишайники особую печать, и их эволюция пошла по пути упрощения организации и приобретения сверхнеприхотливости (вспомните: лишайники — единственные существа, способные жить на голых камнях).

Магистральный путь эволюции на уровне прокариотических организмов проходил от первично гетеротрофных организмов через гетеротрофные к фототрофным и вторично гетеротрофным. Завершился он образованием первых эукариотических организмов.

Главным путём эволюции растений стало уменьшение значимости и продолжительности гаметофита, что способствовало выходу растений на сушу и в дальнейшем к образованию цветковых растений.



1. Какие организмы считают общими предками всех живых организмов? В чём особенности их строения и функционирования? 2. Сколько и каких этапов понадобилось для симбиотического образования водорослей? 3. В чём особенности строения риниофитов? 4. Какое направление эволюции растений было генеральным? 5*. Что такое коэволюция?



1. Почему магистральное направление исторического развития царства растений связано именно с выходом на сушу? 2*. Какие примеры коэволюции вы можете привести?

§ 48.

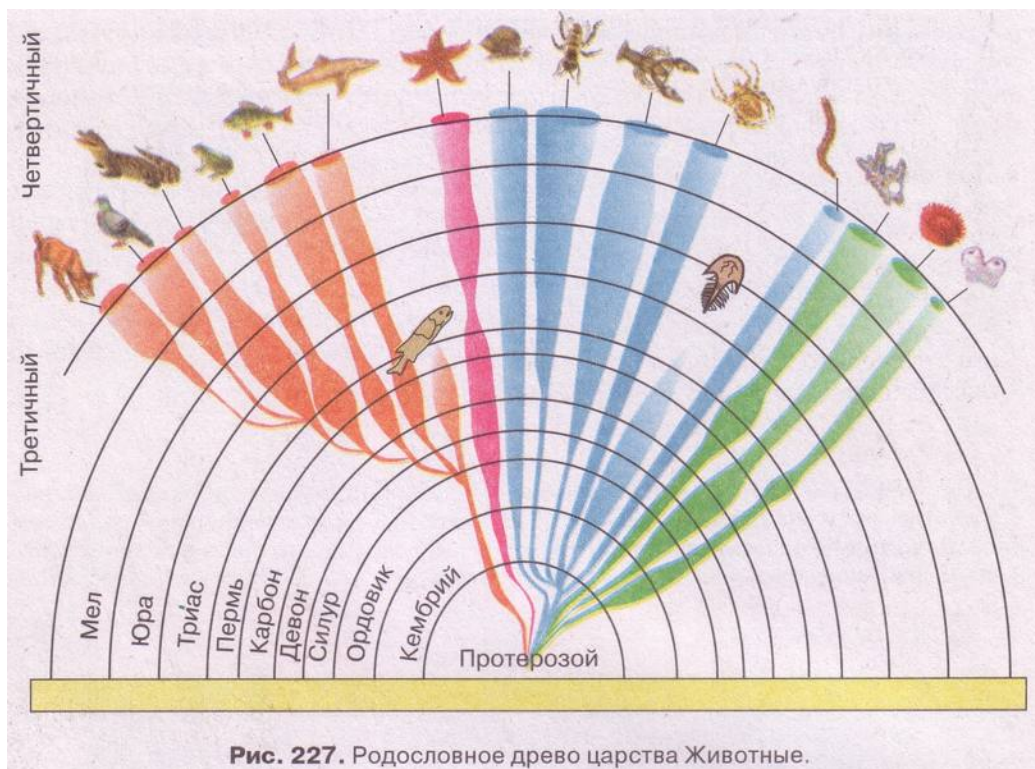
ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

Термины и понятия: трилобиты; щитковые и панцирные рыбы; рако-скорпионы; лабиринтодониты; антропоген; ледниковый период.

Магистральные направления эволюции животных Представителей царства Животные следует признать не только самыми высокоорганизованными, но и самыми разнообразноустроенными существами (рис. 226). И дело не только в том, что видов животных больше, чем видов всех остальных царств вместе взятых (вспомните: животных насчитывают как минимум от 1,2 до 2 млн, растений — около 500 тыс., грибов не более 200 тыс., и бактерий около 20 тыс. видов). И даже не в том, что в этом царстве больше, чем в каком-либо другом, таксонов уровня класса и типа (к сведению: на протяжении исторического времени возникло 35 типов животных, из них до наших дней дожило 26). А в том, что на пути эволюции животные прошли ароморфозов гораздо больше, чем представители любого другого царства.



Рис. 226. Соотношение видов в четырёх царствах живых организмов.



Эволюция животных, так же, как грибов и растений, началась с одноклеточного жгутикового или амебоидного предка. Затем последовал ряд этапов исторического развития, включающих в том числе и стадию бесскелетных малоподвижных и даже неподвижных во взрослом состоянии животных. Венцом эволюции животных считают насекомых, птиц и млекопитающих, у которых, на первый взгляд, нет ничего общего с дальними предками (рис. 227) (сравните, кто больше похож друг на друга: водоросли, мхи и высшие растения или простейшие, губки и млекопитающие).

Из-за высокого разнообразия жизненных форм и типов организации животных, многие из которых являются альтернативными (обычно этим термином называют состояния или процессы, имеющие тенденцию к противоположной направленности), невозможно даже точно определить, какое же из магистральных направлений исторического развития в этом царстве эукариот является главным. Как правило, исследователи приводят следующие направления эволюции животных.

- Как и у всех эукариотов других царств, — возникновение многоклеточности, а также, как и у растений, — дифференциация клеток на ткани и появление органов. Однако в отличие от растений у животных, кроме внешних, есть ещё и внутренние органы. Кроме того, у них формируются системы органов, чего нет у растений. Многоклеточность даёт множество преимуществ. Многоклеточные организмы живут дольше, поскольку отдельные погибшие клетки легко заменить. Они имеют возможность оставить больше потомков, так как размножаются отдельными клетками. Многоклеточные организмы достигают больших разме-

ров, что обеспечивает им физиологическую стабильность и независимость от условий обитания. Наконец, многоклеточность — это возможность специализации клеток, появления тканей и органов, что ведёт к большому разнообразию строения тела.

- Появление опоры тела — скелета (наружного у большинства моллюсков и членистоногих, внутреннего — у хордовых и головоногих моллюсков), обеспечивающего симметрию и чёткий план строения.
- Развитие подвижности и системы регуляций как основы нервной системы. Считается, что в процессе эволюции животные реализовали две стратегии. У позвоночных животных развитие головного мозга в основном происходит за счёт условных рефлексов и обучения, а у насекомых — благодаря закреплению инстинктов. Это связано с особенностями строения нервной системы животных. У позвоночных происходит развитие главного центра — головного мозга, а у насекомых нервная система представляет собой разбросанные по всему телу почти равные по значимости нервные центры.
- Возникновение такого явления, как социальность, независимо в разных группах животных.

Последовательность эволюционных событий в царстве животных. Первоначальные этапы эволюции царства животных остаются неизвестными. Ведь мягкотелые, не имевшие скелета переходные от одноклеточных к многоклеточным существа не оставили каких-либо чётких ископаемых остатков в столь древних отложениях. Первые реальные ископаемые — свидетельства существования многоклеточных животных — разнообразные ходы в породах, возраст которых оценивается порядка 700 млн лет. Эти ходы позволяют судить, что древние животные, как для своего юного эволюционного возраста, были достаточно развитыми — имели плотный покров тела, гидроскелет и сильный мышечный аппарат.

В морских отложениях начала Фанерозоя (600 млн лет назад) уже удалось найти представителей сразу нескольких современных типов животных: губок, кишечнополостных, кольчатых червей, плеченогих (эти морские животные своей двустворчатой раковиной очень напоминают моллюсков), гигантских членистоногих трилобитов (рис. 228) и даже первых хордовых. Среди ископаемых остатков начала первой эры Фанерозоя (вспомните, как она называлась) около 580 млн лет назад по ископаемым остаткам уже было точно установлено присутствие почти всех типов современных животных. Все они были морскими обитателями — огромные хищные ракообразные, губки, кораллы, плеченогие, иглокожие и моллюски.



Рис. 228. Трилобиты — первые членистоногие животные на Земле: а — отпечаток на камне; б — реконструкция (муляж).



Рис. 229. Щитковые рыбы: а — скелет (ископаемое); б — такими их представляют учёные.



Рис. 230. Ротовой аппарат миноги.

Первые установленные ископаемые позвоночных относятся к следующему периоду Палеозоя — Ордовикскому периоду (около 500 млн лет назад). Ими были примитивные **щитковые рыбы**. Их тело сверху покрывали крепкие пластинки. Челюстей и парных плавников у щитковых рыб ещё не было (рис. 229).

Ныне на Земле также живут позвоночные, не имеющие ни челюстей, ни парных конечностей. Это потомки древних щитковых рыб, представители класса Круглоротые — миксины и миноги (рис. 230). Это единственные паразиты среди позвоночных. Они нападают на рыб и питаются или их кровью, или мясом, или внутренностями, прогрызаясь в жертву роговыми зубами. Возможно благодаря такому необычному для позвоночных животных образу жизни они и смогли сохраниться до наших дней.

В Силурийском периоде (440 млн лет назад) появились первые животные, дышавшие кислородом воздуха. Они смогли освоить сушу. Первопоселенцами суши считают **ракоскорпионов** — паукообразных, внешне похожих на скорпионов. Они достигали нескольких метров в длину (рис. 231). В этот период бесчелюстные рыбы переживали свой расцвет.

В Девонском периоде появились челюстноротые **панцирные рыбы**. У них были парные конечности, крепкий осевой скелет, состоящий из позвонков, и внешняя броня из пластинок, которые прикрывали спину. Эти рыбы дали начало кистепёрым, двоякодышащим и лучепёрым рыбам. Некоторые из этих рыб уже имели лёгкие и могли дышать воздухом. Лучепёрые дали начало современным костистым рыбам, кистепёрые — древним амфибиям — **лабиринтодонтам** (рис. 232). Двоякодышащие оказались слепой ветвью в эволюции, хотя отдельные её представители дожили до наших дней. Тогда же возникли крылатые насекомые, размах крыльев которых достигал метра. Внешне они напоминали гигантских стрекоз и тараканов (рис. 233).

В Каменноугольном периоде климат на Земле был влажным. Из древовидных папоротников сформировались настоящие леса, в которых летали огромные насекомые. В болотистой местности, покрывавшей большую часть суши, обитали огромные стегоцефалы — земноводные, совсем не похожие на современных тритонов и лягушек. Тогда же появились и первые пресмыкающиеся, которые, благодаря яйцам, покрытым скорлупой, и роговому покрову тела смогли начать завоевание суши. Они уже были почти не связаны с водоёмами.

В Пермский период климат на нашей планете стал суше. Это повлекло массовое вымирание гигантских земноводных и одновременно резкое увеличение разнообразия пресмыкающихся. От того богатства до наших дней сохранились новозеландская морская рептилия *гаттерия*, внешне напоминающая ящерицу, и черепахи (*обратите внимание: жизнь этих рептилий связана с водой*). В этом же периоде зародилась особая ветвь примитивных рептилий, из которых в следующем периоде — Триасовом — образовались первые яйцекладущие млекопитающие.

Юрский период — период расцвета древних пресмыкающихся, часть из которых снова вернулась в Мировой океан (ихтиозавры и плезиозавры), часть освоила воздушную среду (археоптериксы и птеродактили), где они, по-видимому, охотились за многочисленными крупными насекомыми, а часть осталась наземными обитателями. Именно в этот период возникли птицы, предками которых, как сейчас считают, были не археоптериксы (рис. 234), а мелкие (не больше курицы) теплокровные динозавры (рис. 235).

Меловой период стал критическим для гигантских рептилий. В первой половине периода ещё возникали новые их группы. Так появились самые крупные сухопутные животные из когда-либо живших на Земле, — *диплодоки*. Масса тела диплодока составляла 10—20 т (по некоторым данным, доходила до 80 тонн (Сравните: масса африканского слона достигает 9 тонн). Размах крыльев гигантских летающих ящеров достигал 20 м. Однако к концу периода произошло их массовое вымирание. Причём исчезли не только древние гигантские пресмыкающиеся, которых обычно называют динозаврами, но и теплолюбивые обитатели морей, в частности, различные головоногие моллюски. Лишь в тропическом поясе сохранились крупные рептилии — крокодилы. Современным шестиметровым гигантам далеко до ископаемых предков, длина которых достигала 16 м. В условиях похолодания преимущество получили теплокровные животные — птицы и млекопитающие. Именно тогда появились плацентарные, расцвет которых пришёлся на следующую эру — Кайнозой. Параллельно шла интенсивная эволюция насекомых, в ходе которой они резко уменьшались в размерах.



Рис. 231. Первопоселенцы суши — огромные членистоногие ракоскорпионы по размерам значительно превышали человека.



Рис. 232. Размеры лабиринтодонтов достигали 5 м.



Рис. 233. Первые крылатые насекомые имели размах крыльев более 1 м.



Рис. 234. Именно такие отпечатки доказывают существование археоптерикса.

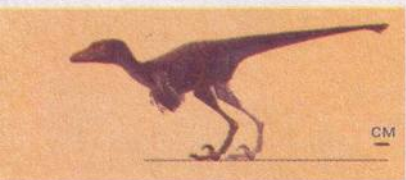
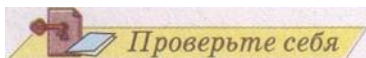


Рис. 235. Первые птицы происходят от теплокровных небольших по размеру динозавров.

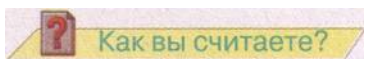
Кайнозой, начавшийся 65,5 млн лет назад и продолжающийся по сей день, — время становления современной флоры и фауны. В начале эры возникла большая часть отрядов птиц и млекопитающих, порядков покрытосеменных растений. Считается, что именно в этот период в мире животных возникли социальные отношения.

Для последнего периода Кайнозоя — антропогена характерным является постепенное охлаждение климата. На этом фоне неоднократно повторялись фазы особо резкого похолодания, которые называют ледниковыми периодами. Такое название обусловлено тем, что в средних широтах Северного полушария значительные площади суши покрыли цельные ледники. Самым большим считается Днепровское оледенение. Оно произошло 200 тыс. лет назад и продолжалось более 100 тыс. лет. В это время льды по долине Днепра дошли на юг вплоть до места расположения современного Днепропетровска. Под действием огромных масс льдов изменялся климат, и северные виды смогли проникать далеко на юг. В результате, например в Крыму, в то время вместе с представителями тундровой фауны: мамонтами, шерстистыми носорогами, северными оленями, песцами жили и саванные виды (большерогие олени, антилопы и бизоны).

Главная особенность эволюции животных заключается в её многоплановости. За период своего исторического развития у животных произошло намного больше ароморфозов, чем в остальных группах эукариот, что отразилось в большем числе таксонов высокого уровня.



1. Почему животных следует считать, самыми разнообразно устроенными существами? 2 В чём альтернативность эволюции насекомых и позвоночных? 3. Какие ископаемые показали появление первых многоклеточных животных 700 млн лет назад? 4. Какой из периодов исторического развития Земли стал критическим для гигантских рептилий и почему? 5. Как называется современная эра и какие эволюционные события в ней происходили? 6*. Какие изменения животного мира имели место в периоды оледенений?



1. Почему видов животных больше, чем видов растений и грибов, вместе взятых?
2. Почему типы животных возникли подобно «эволюционному взрыву» за относительно короткий период времени, а не постепенно, один за другим?

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Термины и понятия: антропология; антропогенез; цефализация; половой диморфизм.

История вопроса. Представления о происхождении человека от человекообразных обезьян возникли в глубокой древности. Подобные высказывания можно найти и у средневековых натурфилософов, хотя вплоть до XVIII в. у учёных даже не возникали сомнения в том, что человека создал Творец. Начало научным представлениям о родстве человека с обезьянами заложил К. Линней. Именно он объединил человека с остальными приматами и дал ему бинарное латинское название *Homo sapiens* — человек разумный. В этом же веке были проведены настоящие сравнительные анатомические исследования тела человека и обезьян, доказавшие глубокое сходство строения их органов. Всё это дало возможность автору первой эволюционной теории Ж. Б. Ламарку осторожно высказаться об «обезьяньем» происхождении человека.

Середина XIX века ознаменовалась двумя важными открытиями в области антропологии (от греч. *антропос* — человек и *логос* — разум, знание) — науки, изучающей человека как биологический объект. Во-первых, были обнаружены каменные орудия, сделанные древним человеком, жившим в одно время с мамонтом. Во-вторых, найдены вначале череп, а затем и целый скелет древнего человека — *неандертальца* (название пошло от названия ущелья Неандерталь, где был найден впервые описанный череп древнего человека). Определёнными признаками череп древнего человека отличался от черепа человека современного типа, имел некоторые обезьяньи черты. Поэтому неандертальца считали промежуточным звеном между обезьянами и современным человеком. Эти факты, в конечном счёте, стали основанием для признания эволюции человека реальным фактом.

Огромную роль в общественном сознании сыграл ещё один известный труд Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор», в котором он на большом массиве полученных наукой того времени данных доказывал, что человек произошёл от древних обезьян, причём современные обезьяны не должны рассматриваться как предки человека — они «двоюродные братья». Мысль о том, что люди и современные человекообразные обезьяны — ближайшие родственники, что место человека в зоологической системе — рядом с человекообразными обезьянами, развивали и другие выдающиеся эволюционисты конца XIX ст. англичанин Томас Генри Гексли (1825—1895) и немец Эрнст Генрих Геккель. Последний детально исследовал не только строение тела приматов, а и особенности их эмбриологического развития (вспомните биогенетический закон).

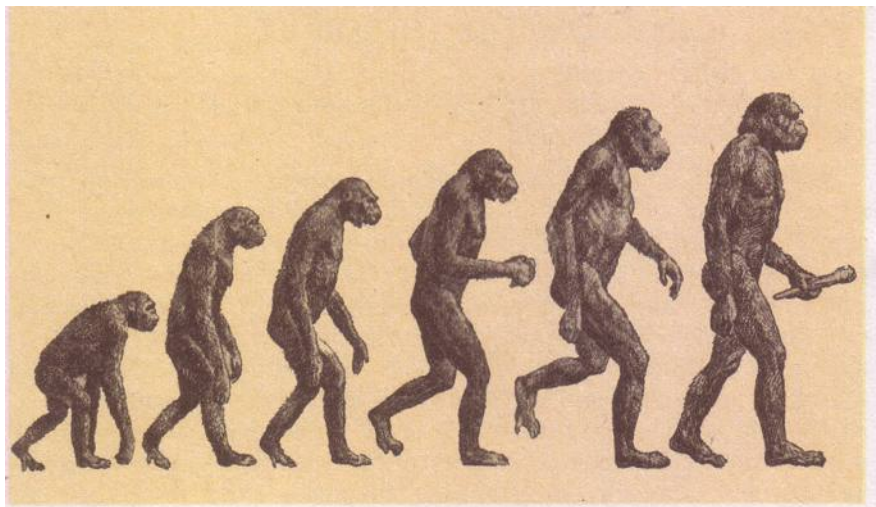
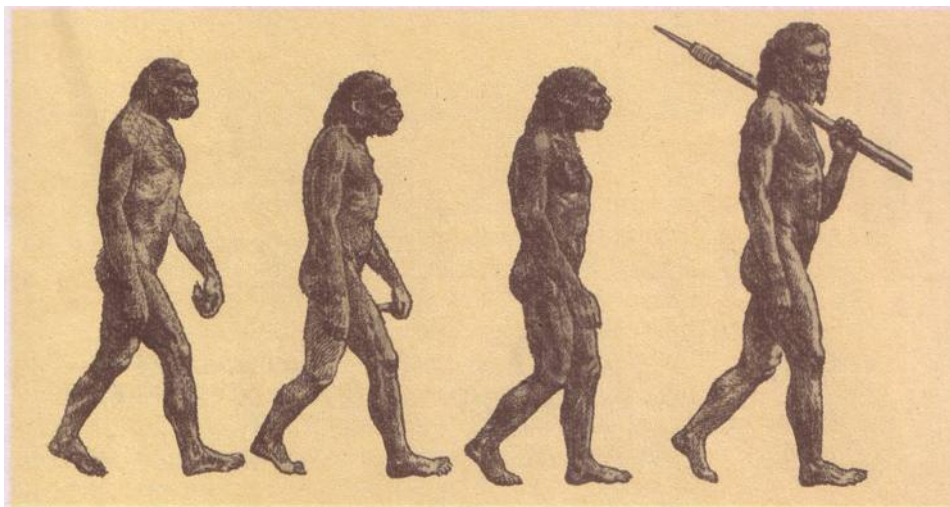


Рис. 236. Эволюционная последовательность

Данные, полученные в XX ст., дополнили исследования, начатые в XIX веке. Это, в частности, новые палеонтологические находки, которые позволили полностью восстановить последовательность ископаемых форм от древних обезьян до человека современного типа (рис. 236). Особый интерес вызвали молекулярно-генетические данные, доказывающие, что человек и современные обезьяны, образно говоря, «вылеплены из одного и того же молекулярного теста». Оказалось, что люди и их ближайшие родственники шимпанзе и горилла имеют идентичный почти на 98 % генетический материал.

Место человека в системе животного мира. Как и любой другой биологический вид, человека разумного легко классифицировать по ключевым признакам:

- появление в процессе эмбрионального развития хорды и нервной трубки, жаберных щелей в полости глотки доказывает, что человек относится к типу Хордовые;
- наличие позвоночного столба и двух пар пятипалых конечностей определяет принадлежность человека к четвероногим позвоночным;
- молочные железы и волосы на поверхности тела относят его к классу млекопитающих;
- развитие детёныша внутри тела, наличие матки и плаценты доказывают, что человек относится к подклассу плацентарных;
- ногти (а не когти) на пальцах, конечности хватательного типа, противопоставление большого пальца остальным определяют его в отряд Приматы;
- ряд второстепенных признаков, в частности: особенности зубной системы, редукция хвоста, значительный объём головного мозга, особая форма грудной клетки, дают основания считать, что человек входит в семейство человекообразных обезьян.



от ископаемых обезьян до человека разумного.

Особенностями строения, отличающими человека от остальных человекообразных обезьян, являются большой объём головного мозга, прямохождение, особое распределение волос на теле и небольшие, почти не выделяющиеся из зубного ряда клыки. У человека, в отличие от человекообразных обезьян, чётко заметен половой диморфизм (от греч. *дис* — вдвое и *морфе* — вид, фигура), связанный с сильным развитием вторичных половых признаков. Как считают специалисты в области приматов, эти черты строения отражают общую тенденцию эволюции отряда, вершину которой занимает человек.

Этапы происхождения человека (рис. 237). Считают, что приматы произошли от древних *тупай* — небольших тропических зверьков, одновременно напоминающих представителей трёх отрядов: крупных тропических насекомоядных, мелких кунниц и лемуров (*вспомните, кто такие лемуры и долгоножки*). Эти зверьки настолько необычны, что до сих пор одни систематики относят современных тупай к отряду насекомоядных, а другие считают их самыми примитивными приматами.

Первыми ископаемыми, промежуточными по строению между человеком и современными человекообразными обезьянами, оказались крупные обезьяны, названные сивапитеками (от *Шива* — индийское божество и греч. *питекос* — обезьяна). Они существовали в интервале от 12,5 до 5 млн лет назад. Жили не в лесах, как все другие обезьяны, а в саваннах. Фрагменты их скелетов обнаружены в Африке, Южной Азии и Центральной Европе. Судя по остаткам скелета, они передвигались на задних конечностях, опираясь на передние точно так же, как это делают человекообразные обезьяны. Объём черепной коробки сивапитеков небольшой — не более 350 см³ (*обратите внимание: у современных человекообразных приматов размеры мозга больше: шимпанзе — 420 см³, у гориллы — около 500 см³*).

Следующим этапом эволюции приматов стали вымершие прямоходящие обезьяны — *австралопитеки* (от лат. *австралис* — южный и греч. *питекос*). Впервые их выявили в Южной Африке. Австралопитеки предпочитали открытые пространства, жили в пещерах. Их рост достигал 150 см, про-

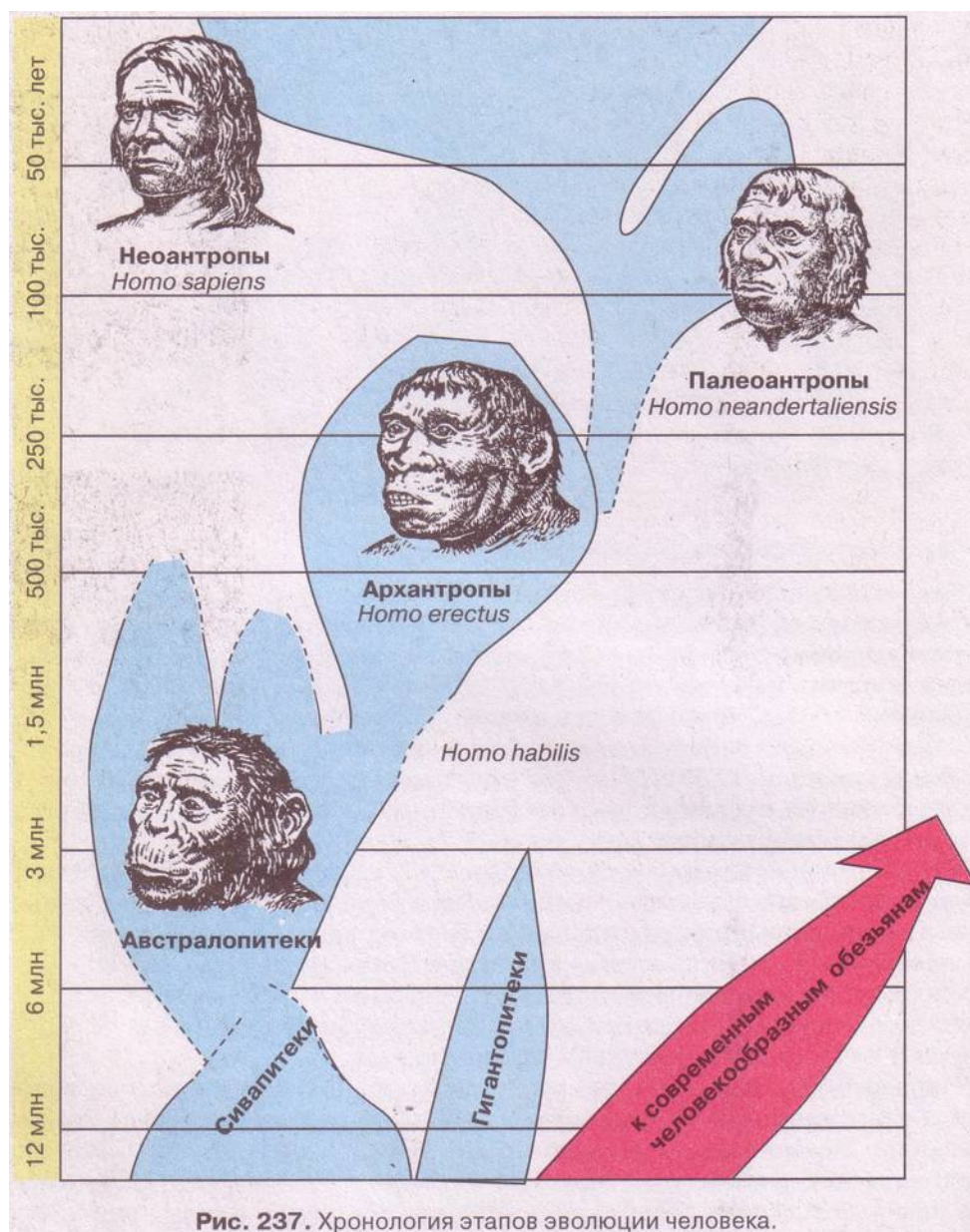


Рис. 237. Хронология этапов эволюции человека.

порции тела отвечали пропорциям тела позвоночных, передвигающихся на двух задних конечностях при выпрямленном положении тела (вспомните, какие животные, кроме человека, так передвигаются). Объем головного мозга у самых древних видов австралопитеков составлял около 450 см³, а у самых молодых доходил до 750 см³. Несмотря на то, что австралопитеки в эволюционном плане гораздо ближе к человеку, чем к человекообразным обезьянам, они не умели изготавливать орудия труда. Хотя доказано, что при охоте и драках друг с другом пользовались палками и камнями. Австралопитеки — это отдельный род человекообразных обезьян, в кото-

рый входит 5—6 видов. Они жили в период от 8 до 0,75 млн лет назад.

Первый из рода людей — это человек умелый (*Homo habilis*). По сохранившимся ископаемым остаткам его можно считать либо очень развитым австралопитеком, либо самым древним из рода людей. В современной антропологии принята последняя точка зрения. Основаниями для этого послужил большой головной мозг, объём которого составлял 850—1100 см³ и то, что он изготавливал орудия труда из гальки. Жил этот ископаемый вид в период от 3 млн до 1,75 млн лет назад.

Возникновение древнейших ископаемых людей или, как их ещё называют, архантропов (от греч. *архаиос* — древний и *антропос*) считается начальным этапом **антропогенеза** — биологической эволюции, приведшей к возникновению человека. Архантропы возникли на Земле около 2 млн лет назад, а время их расцвета пришлось на отрезок от 650 до 250 тыс. лет назад. Произошли они от австралопитеков. Характерной особенностью эволюции архантропов является — резкое увеличение размеров головного мозга, который у них составил 900—1200 см³, почти сопоставимо с мозгом современного человека (около 1300 см³). Архантропы уже имели примитивную речь, умели пользоваться огнём, изготавливали каменные орудия (рис. 238), заворачивались в шкуры вместо одежды, жили в пещерах и были каннибалами. Высота тела мужчин достигала 160 см, женщин — до 150 см.

Типичным представителем архантропов является *Ното erectus* — человек прямоходящий, который расселился по всему Старому свету, образовав ряд подвидов: *синантроп* (от лат. *Сина* — Китай) — китайский, *питекантроп* (от греч. *питекос* — обезьяна) — индонезийский, *гейдельбергский* (по названию г. Гейдельберга, возле которого впервые были обнаружены ископаемые остатки этого вида) — европейский человек.

Считают, что архантропы вымерли около 300 тыс. лет назад, уступив место неандертальцам, хотя совсем недавно было установлено, что последние питекантропы, жившие в тропиках, сумели дождаться прихода современного человека и вымерли только 18—27 тыс. лет назад.

Палеоантропы (от греч. *палаиос* — древний), или неандертальцы (*Homo neandertalensis*) — ископаемые древние люди, которые сменили архантропов. Одни исследователи считают их отдельным видом, другие — только подвидом человека разумного. Жили неандертальцы 300—24 тыс. лет назад. Имели крепкое, плотное телосложение, рост до 165 см. Объём головного мозга у них был даже больше, чем у человека современного типа — 1400—1600 см³. Отличительной чертой палеоантропов являлись развитые надбровные дуги. Существует мнение, что



Рис. 238. Каменные орудия древних людей.

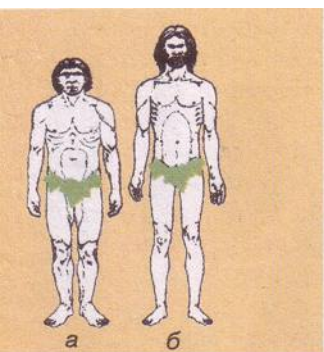


Рис. 239. Таким был внешний вид мужчин неандертальцев (а) и кроманьонцев (б).

среди них могли встречаться рыжие, бледнолицые особи. Строение голосового аппарата даёт основание считать, что неандертальцы обладали членораздельной речью. О достаточно высоком уровне их интеллекта свидетельствуют наличие музыкальных инструментов — костных флейт, умение лечить переломы костей, погребальные обряды.

Неоантропов (от греч. *неос* — новый), или людей современного типа, относят к виду *Homo sapiens*. Их исторический возраст оценивают в интервале от 200 до 50 тыс лет. Ранних представителей современного человека называют *кроманьонцами* — от названия грота Кроманьон во Франции, где обнаружили их останки. Жили они 40 — 10 тыс. лет назад. Объём их головного мозга был таким же, как и у неандертальцев (1200—1500 см³). Раньше предполагали, что крома-

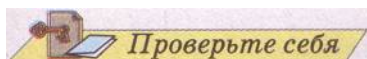
ньонцы — непосредственные эволюционные потомки неандертальцев, но сейчас считают, что они родом из Африки. Оттуда они расселились, местами вытеснив, а местами ассимилировав путём гибридизации неандертальцев — исконных жителей евразийского континента. Кроманьонцы заметно отличались от неандертальцев высоким ростом и лёгким телосложением (рис. 239). Однако их геномы на 99,5% идентичны. Известно, что кроманьонцы и неандертальцы несколько десятков тысяч лет сосуществовали друг с другом, при этом между ними, очевидно, велись первобытные войны.



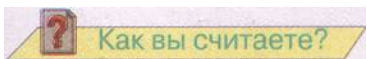
Молекулярно-генетические данные об эволюции человека. Недавние исследования человека и человекообразных обезьян принесли немало интересных результатов. Оказалось, что человек генетически чрезвычайно близок к шимпанзе и горилле. Установленная степень генных различий обычно наблюдается между близкими видами одного рода, а не между, как принято считать, представителями разных родов. Человек гораздо дальше от своих восточноазиатских видов орангутана и гиббона, чем от африканских. Это доказывает африканское происхождение человека. Судя по генетическим дистанциям, эволюционные пути шимпанзе и человека разошлись около 2 млн лет назад, что отвечает времени становления архантропов, тогда как палеонтологи считали, что их дивергенция произошла гораздо раньше — 8—10 млн лет назад, ещё до появления сивапитеков. Интересно, что человек, шимпанзе и горилла оказались генетически равноудалёнными друг от друга, тогда как с точки зрения сложившихся традиционных представлений, шимпанзе и горилла должны быть генетически близкими видами и образовывать одну общую эволюционную ветвь, а человек — другую. Эти данные дают основание считать, что дивергенция африканских человекообразных обезьян и человека произошла гораздо

позже, на границе между австралопитеками и древними людьми, и что их эволюция шла разными путями. Эволюция человека — прогрессивная, в процессе которой он приобрёл новые признаки, ранее не свойственные приматам (крупный головной мозг, отсутствие сплошного волосяного покрова, прямохождение), а человекообразные обезьяны повернули вспять — вновь перешли к четырёхногому хождению. Такой смелый вывод генетиков могли бы опровергнуть палеонтологи, но до сих пор ископаемые остатки предков человекообразных обезьян не известны, и их отсутствие, пусть и косвенно, подтверждает справедливость генетической теории. В любом случае можно однозначно утверждать, что человек и африканские человекообразные обезьяны как близкие виды одного рода — действительно кровные братья. Не случайно шимпанзе может быть донором крови для человека.

Происхождение человека неразрывно связано с процессом эволюции приматов. Выделяют два основных этапа: образование австралопитекоподобных обезьян — предков людей и антропогенез — эволюцию человека. В свою очередь, эволюция человека также включает два периода: первый — развитие древних ископаемых людей — архантропов; второй — образование палеоантропов и людей современного типа. Главным фактором, определившим специфику эволюции человека, стала цефализация — резкое увеличение размера головного мозга.



1*. Какие важнейшие данные о происхождении и эволюции человека были получены в XX ст.? 2 Какие признаки строения тела доказывают, что человек — представитель отряда приматов и семейства человекообразных обезьян? 3. В чём состояли особенности строения и образа жизни австралопитеков? 4. К какому биологическому виду относят питекантропов? 5 Почему неандертальцев не считают предками кроманьонцев? 6*. Чем генетическая теория происхождения человекообразных обезьян отличается от традиционной, основывающейся на данных анатомии и палеонтологии?



1 По каким биологическим или другим критериям правильнее всего провести границу между ископаемыми видами обезьян и первыми представителями рода *Номо*? 2. Почему в процессе эволюции у приматов резко увеличился объём черепной коробки и, соответственно, масса головного мозга?

Тестовые задания к теме 2

- Укажите, какой учёный первым экспериментально доказал невозможность самозарождения:
а) Френсис Гальтон; б) Чарльз Дарвин; в) Франческо Реди; г) Ян Батист Гельмонт.
- Укажите, каким термином обозначают предбиологическую эволюцию:
а) ароморфоз; б) абиогенез; в) биогенез; г) симбиогенез.
- Укажите, что обозначают термином *система органического мира*:
а) совокупность видов организмов, объединённых трофическими связями; б) совокупность видов организмов, классифицированных по определённому принципу; в) всё многообразие живых существ на Земле; г) всё многообразие живых существ, которые живут и когда-то жили на Земле.

РАЗДЕЛ V. Историческое развитие органического мира

4. Укажите, где сформулированы правила, по которым даются названия видов живых существ:
 - а) в учебниках по зоологии и ботанике; б) в периодических изданиях; в) в кодексах биологической номенклатуры; г) где угодно,
5. Укажите, как ещё называют цианобактерии:
 - а) сине-зелёные водоросли; б) золотистые водоросли; в) археи; г) зелёные водоросли.
6. Укажите, почему губок относят к отдельной группе многоклеточных животных:
 - а) они способны фотосинтезировать; б) клетки одного типа у них способны перерождаться в клетки другого типа; в) у них ещё нет истинных органов; г) на основании двух последних свойств.
7. Укажите интервал времени, в котором существовали археионты:
 - а) 3,8–3,6 млрд лет; б) 3,5–3,0 млрд лет; в) 3,0–2,0 млрд лет; г) 2–1,5 млрд лет назад.
8. Укажите, как называют теорию происхождения эукариотических организмов, согласно которой они образовались вследствие поглощения одними организмами других:
 - а) филогенеза; б) партеногенеза; в) абиогенеза; г) симбиогенеза.
9. Укажите, какие животные первыми вышли на сушу:
 - а) пресмыкающиеся; б) скорпионы; в) ракоскорпионы; г) пауки.
10. Укажите период, ставший критическим для гигантских древних рептилий:
 - а) Карбоновый; б) Силурийский; в) Пермский; г) Меловой.
11. Укажите, какая из черт эволюции архантропов является самой характерной:
 - а) полная редукция хвоста; б) возникновение ногтей; в) цефализация; г) прямохождение.
12. Укажите, где возникли кроманьонцы:
 - а) в Европе; б) в Восточной Азии; в) в Африке; г) в Австралии.
13. Установите соответствие между этапами биогенеза и событиями, которые происходили:

I	Образование липидных мембран
II	Синтез органических мономеров
III	Синтез нуклеотидов и полипептидов
IV	Возникновение архей
	Возникновение протобионтов

14. Установите соответствие между возникновением определённой группы растений и геологическими периодами и эрами:

Риниофиты	Фанерозой
Плауны	Силурийский
Первые леса	Кайнозой
Покрытосеменные	Девонский
	Каменноугольный

15. Установите последовательность этапов возникновения человека современного типа:
 - а) архантропы; б) палеоантропы; в) австралопитеки; г) сивапитеки.

Обобщение курса

БИОЛОГИЯ И БУДУЩЕЕ ЧЕЛОВЕКА

Термины и понятия: зелёная революция; пестициды; ксенобиотики; биотопливо; искусственный фотосинтез; устойчивое развитие.

Действительно ли биология — основа будущего человечества. Высказывания о том, что биология — самая важная для человечества из естественных наук — нисколько не преувеличение. Ведь наука о живом — ключ к гармоничному сосуществованию природы и человека. А это, как выяснилось в последние десятилетия, является обязательным условием не только развития современной цивилизации, но и существования человечества. Именно биология стала:

- научной базой для сельского хозяйства — производства первичных продуктов для пищевой промышленности, дефицит которых на земном шаре становится всё более ощутимым;
- основой медицины — науки, занимающейся здравоохранением человека. С учётом актуальных проблем, связанных с возникновением новых инфекционных заболеваний, этот аспект биологических исследований приобретает всё большую актуальность;
- основой разработки современных биотехнологий. Уже в ближайшем будущем человечеству необходимо перейти на экологически чистое топливо. Это избавит его от возможного энергетического кризиса, который неизбежно возникнет после того, как исчерпаются запасы нефти и газа.

Биология и проблема пищевых ресурсов. Проблема снабжения населения земного шара продовольствием всегда остро стояла перед человечеством. Грандиозная попытка решить эту проблему, предпринятая в середине XX ст., была названа «зелёной революцией» (рис. 240). С помощью выведения продуктивных сортов растений, орошения, использования минеральных удобрений, пестицидов и наиболее передовой на то время техники была повышена урожайность. Это действительно способствовало

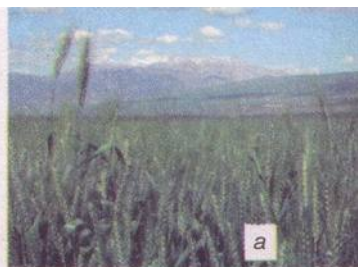


Рис. 240. Символические признаки «зелёной революции»: а — поле высокопродуктивной пшеницы; б — разнообразные виды растений, введённые в культуру; в — эмблема зелёного движения.



Рис. 241. Негативными последствиями деятельности человека стали изменения климата и вызванные ими засухи и неурожаи.

значительному росту мирового производства сельскохозяйственной продукции и дало возможность повысить уровень жизни многих людей. Ведь количество потребляемых на душу населения калорий в развивающихся странах в то время выросло на 25 %. Однако массовое использование минеральных удобрений привело к загрязнению почвы и водоёмов, мелиорация — к засолению почвы, множество территорий превратились в пустыни. Особый вред живому нанесли пестициды (от лат. *пестис* — зараза и *цедо* — убиваю) — ядохимикаты, предназначенные для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур (насекомыми, клещами, грибами) и сорняками. Сначала как пестициды использовали различные препараты Купрума и Сульфура. Они вызвали загрязнение почвы тяжёлыми металлами. В середине XX ст. эти препараты заменили органическими ядами, среди которых наиболее массовым стал «дуст» — ДДТ. Органические пестициды оказались очень стойкими и плохо разлагались в почве. Попадая в цепи питания, эти вещества начинали мигрировать и попадали в организм человека, повреждая генетический аппарат и вызывая онкологические заболевания.

Самое главное — зелёная революция не решила проблему пищи для населения развивающихся стран. Несмотря на выведение новых, более продуктивных сортов растений и пород животных, количество голодающих на земном шаре не только не уменьшается, но даже увеличивается. Причиной этого стали, прежде всего, изменения климата, вызванные влиянием человеческой деятельности, засухи и неурожаи (рис. 241), а также уменьшение площади пахотных земель, снижение плодородия почвы.

По данным ООН, на декабрь 2008 г. во всём мире голодало более 960 млн человек. Большинство их (907 миллионов) — жители развивающихся стран. 65 % голодающих живут в Индии, Китае, Конго, Бангладеш, Индонезии, Пакистане и Эфиопии.

Таким образом, несмотря на снижение темпов рождаемости в мире, как никогда остро, встаёт проблема пищевых ресурсов для человечества (рис. 242). Её решение связывают с созданием нового поколения высокопроизводительных сортов растений и новых экологически безвредных технологий их возделывания. С помощью генной инженерии предусматривается вывести трансгенные сорта всех видов культурных растений — стойкие к болезням, высокопродуктивные, с высокой пищевой ценностью. Сейчас в этом направлении делают только первые шаги.

Вирусные эпидемии как опасность для всего человечества. Возрастающий с каждым годом дефицит чистой питьевой воды, загрязнение воздуха, наличие в атмосфере инородных,



Рис. 242. Количество людей на планете, которые постоянно недоедают, за последние 20 лет, имеет чёткую тенденцию к возрастанию.

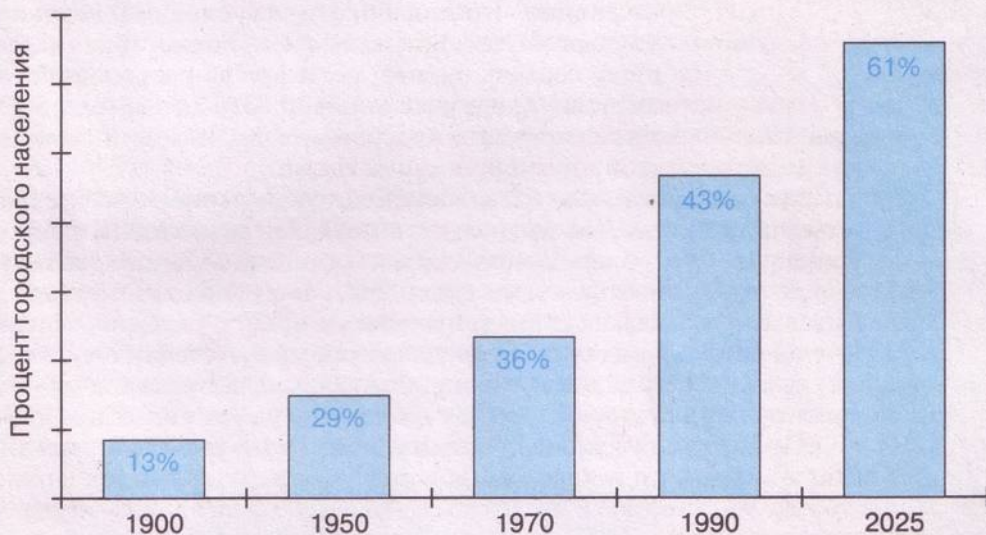


Рис. 243. Такими темпами возрастает процент городского населения Земли.

не известных природе веществ, которые называются ксенобиотиками (от греч. *ксенос* — чужой и *биос*), ненатуральные продукты питания привели к появлению многих прежде неизвестных болезней. Кроме того, **урбанизация** (от лат. *урбанос* — городской) ведёт к всё большей плотности населения (рис. 243), что является предпосылкой возникновения **эпидемий** (от греч. *эпи* — среди, *демос* — народ).

Угрозу физическому здоровью всего человечества несут вирусные инфекции. Если с помощью антибиотиков теоретически можно побороть любую бактериальную инфекцию, то изобрести препараты, которые бы так же быстро и эффективно убивали вирусы, невозможно. И это вполне естественно: ведь вирусы — не организмы, к тому же в определённый период своей



Рис. 244. Использование энергии воздушных масс с помощью ветряных турбин — один из альтернативных нефти и природному газу источников энергии.

«жизни» они становятся компонентами генетического аппарата хозяина, а следовательно, надёжно спрятаны внутри клетки от иммунной системы и действия лекарств. Кроме того, вирусы быстро мутируют, поэтому ежегодно появляются новые, патогенные для человека вирусы. Они вызывают нетипичные для клинической практики болезни, методы лечения которых не разработаны.

Вирусные болезни распространяются на целые континенты, приводя к так называемым **пандемиям** (от греч. *пандемия* — весь народ), когда болеют миллионы людей. Установлено, что вирусы вызывают 80 % инфекционных заболеваний человека (грипп, острые респираторные заболевания, гепатит, энцефалит, оспу, краснуху, бешенство, полиомиелит, корь, СПИД и другие). Они способны вызвать даже злокачественные опухоли и лейкоз (белокровие).

Очевидно, чтобы побороть вирусные заболевания, необходимо на основе последних достижений физиологии, биохимии, иммунологии и других наук создать новые медицинские препараты, а также разработать систему предупредительных мер. Это невозможно без подготовки специальных экологических программ, ведь многие инфекции переносят дикие животные (например, *птичий грипп*).

Энергетический кризис и альтернативные источники энергии. В связи с ограниченностью запасов нефти и газа на Земле и возможным энергетическим кризисом всё более необходимым становится использование альтернативных источников энергии (рис. 244), в частности, биотоплива — горючих газов и жидкостей биологического происхождения. Источником сырья для него служит сырая растительная масса (стебли сахарного тростника, кукурузы или зелёная масса, получаемая из рапса и других технических культур), которую в особых аппаратах разлагают с помощью бактерий и одноклеточных грибов. Конечными продуктами этих реакций становятся горючие газы и жидкости (водород, метан, этанол). Их можно использовать как топливо на электростанциях или в двигателях внутреннего сгорания автомобилей. Подсчитано, что производство биотоплива экономичнее использования бензина. Кроме того, при сгорании биотоплива намного меньше выбросов в атмосферу углекислого газа, отсутствуют токсичные вещества. А при сгорании водорода образуется только вода.

Однако производство биотоплива не является экологически чистым процессом. При выращивании рапса на зелёную массу точно так же, как и при выращивании других сельскохозяйственных культур, почва истощается. Это нужно компенсировать внесением минеральных удобрений. Необходимо также использовать пестициды. Кроме того, рапс начинает конкурировать за посевные площади с зерновыми культурами, а это ведёт к уменьшению производства пищевых продуктов.

Поэтому самым эффективным источником энергии сейчас считают искусственный фотосинтез. Очевидно, осуществив его в производственных условиях, можно спасти цивилизацию от энергетического кризиса. В этом

смысле особый интерес вызывает одна из реакций, происходящих при фотосинтезе — реакция разложения воды на водород и кислород под влиянием солнечной энергии (рис. 245). Полученный таким образом водород планируют сжигать на водородных станциях, используя для этого кислород, который выделяется при этой же реакции. В результате, как и на любых других теплоэлектростанциях, можно будет производить энергию. Только в отличие от обычных ТЭС, где сжигают уголь, мазут или газ, водородные станции не будут выбрасывать в атмосферу сажу и оксиды углерода, серы и фосфора, а вырабатывать только чистую воду, которую можно использовать повторно. В результате получим идеальный цикл безотходного производства энергии.

Устойчивое развитие — идеология гармоничного существования природы и человечества. Современная концепция дальнейшего развития человечества предполагает необходимость сохранения чёткого баланса:

- между реальными объёмами природных ресурсов, которые можно без вреда изымать из природы, и потребностями человечества;
- между возможностями удовлетворять нужды современного поколения, не ставя под угрозу способность будущих поколений удовлетворять свои потребности.

Ключевым аспектом постоянного развития являются сохранение безопасной и здоровой окружающей среды, сбалансирование использования энергии со способностью биосферы к самовосстановлению (рис. 246). Прежде всего, необходимо ограничить чрезмерное использование природных ресурсов планеты отдельными богатейшими странами. Кон-



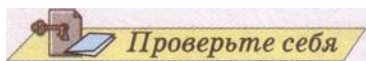
Рис. 245. Ключевой вопрос искусственного фотосинтеза: разложение молекул воды на кислород и водород с помощью солнечной энергии.



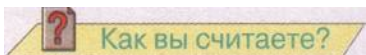
Рис. 246. Символическая идея устойчивого развития — равновесие трёх составляющих: здоровой среды, экономического роста и социальных гарантий.

кретными направлениями являются, например, разработка способов ведения сельского хозяйства, которые не истощали бы почву, не ухудшали её качество; создание альтернативных существующим источников энергии, использование которых не загрязняло бы окружающую среду.

Глобальной проблемой человечества, которая в XXI в. вышла на первое место, стали взаимоотношения человека и природы. Без познания правил и законов жизни природы, без перехода промышленности и энергетики на экологически чистые безотходные технологии, без внедрения последних достижений биологической науки в сельское хозяйство и медицину дальнейшее существование современной цивилизации невозможно.



1. Что такое «зелёная революция»? 2. Почему попытка зелёной революции не увенчалась успехом? 3. Чем пандемии отличаются от эпидемий? 4. Что такое биотопливо и что такое искусственный фотосинтез? 5. Что предусматривает идеология постоянного развития?



1. Какие биотехнологические меры при возделывании растений могут быть использованы вместо внесения минеральных удобрений? 2. Возможна ли в современных социальных условиях реализация стратегии постоянного развития?

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА И ИНТЕРНЕТ-РЕСУРС ДЛЯ УГЛУБЛЕНИЯ И РАСШИРЕНИЯ ЗНАНИЙ

1. *Гершензон С. М.* Основы современной генетики. — К.: Наук, думка, 1979.—270 с.
2. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путём естественного отбора: Книга для учителей. — М. Просвещение, 1986. — 382 с.
3. Энциклопедический словарь юного биолога. — М.: Педагогика. — 1986. — 352 с.
4. *Михайлова И. А.* Система органического мира / И. А. Михайлова, О. Б. Бондаренко // Соросовский образовательный журнал. — 1999. — №2. — С. 42—51.
5. *Одум Е.* Экология. — М.: Просвещение, 1968. — 168 с.
6. Общая биология: Учеб. для 9—10 классов средней школы / Под ред. Ю. И. Полянского. — М.: Просвещение, 1988. — 288 с.
7. *Парамонов А. А.* Дарвинизм. — М.: Просвещение, 1978. — 336 с.
8. *Яблоков А. В.* Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. — М.: Высш. шк., 1989. — 336 с.
9. Википедия — свободная энциклопедия. — <http://ru.wikipedia.org/wiki/>

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абиогенез 269
 Австралопитеки 303
 Автомиксис 20
 Агроценоз 199
 Азотобактерии 209
 Аллелопатия 172
 Аллель 39
 Аллель доминантный 39
 летальный 42
 рецессивный 39
 Альбинизм 82
 Амплификация 37
 Амфимиксис 20
 Аналогичные органы 235
 Анеуплоидия 81
 Аномалии развития 161
 Антеридий 130
 Антидарвинизм 267
 Антропоген 281, 300
 Антропогенез 281
 Антропология 301
 Апомиксис 22
 Ароморфоз 255
 Архантропы 305
 Архебионты 272
 Архегоний 130
 Архей 279
 Атавизм 237
 Аутбридинг 118
 Аутэкология 167

 Бактерии денитрифицирующие 208
 нитрифицирующие 208
 Бентос 169
 Биогенез 269
 Биогенетический закон 238
 Биогенная миграция атомов 206
 Биогеоценоз 185
 Биологическая систематика 282
 Биологические часы 133
 Биологический прогресс 255
 Биологический регресс 257
 Биологическое разнообразие 214
 Биология 227
 Биология развития 133
 Биом 186
 Биомасса 192
 Биостратиграфия 234
 Биосфера 186, 200–204
 Биота 186
 Биотехнология 121
 Биотоп 185
 Биотопливо 233
 Биоценоз 185

 Бластомеры 135
 Бластула 136
 Близнецы 156
 Болезни наследственные 116
 с наследственной предрасположенностью 118
 Борьба за существование 230

 Вариационная кривая 76
 Вариационная статистика 76
 Вариационный ряд 76
 Вегетативное размножение 8
 Векторы переноса 124
 Вид (понятие) 249
 Виды-двойники 251
 Видообразование 246
 географическое 246
 мгновенное 248
 экологическое 247
 Волны жизни 182
 Вспышки численности 180

 Гаметангии 129, 151
 Гаметы 10-11
 Гаметогенез 15
 Гаметофит 16, 151
 Гастроула 136
 Гемофилия 66
 Ген 30
 аллельный 39
 доминантный 39, 48
 регуляторный 97
 рецессивный 39, 48
 структурный 95
 Генетика 26
 Генетика медицинская 11
 Генетика человека 107
 - Генетика человеческих популяций 110
 Генетическая карта хромосомы 63
 Генетический банк 116
 Генетический груз 110
 Генетически модифицированные организмы 122
 Генная инженерия 125
 Генная терапия 125
 Генные патологии 111
 Геном 40
 Геномика 38
 Генотип (понятие) 39
 гетерозиготный 40
 гомозиготный 39
 Генофонд 116
 Гены комплементарные 55
 Геология 233

- Геохронологическая шкала 278
 Гермафродит 11
 Гетерозис 119
 Гибрид 41
 Гибридологический метод 32
 Гиногенез 23
 Гипокотель 135
 Гомеостаз развития 159–161
 Гомологические органы 235
 Гомологические ряды изменчивости 103–104
 Группы сцепления 61
 крови 50
 Групповой эффект 170
 Гумус 185
 Дальтонизм 66
 Дарвинизм 231
 Двойное оплодотворение 131
 Дегенерация 256
 Деление бинарное 7
 множественное 7
 Демэкология 167
 Детрит 191
 Детский церебральный паралич 162
 Дивергенция 252
 Дикий тип 101
 Динамика численности 180
 многолетняя 180
 сезонная 180
 Дисперсия 77
 Дифференциальная активность генов 134
 Днепровское оледенение 300
 Докембрий 272
 Доминирование 48
 неполное 48–49
 Дрейф генов 243
 Дробление 135
 Евгеника 109
 Естественный отбор 231
 балансирующий 243
 дизруптивный 242
 направленный 242
 стабилизирующий 242
 Живое вещество 201
 Живые ископаемые 234
 Жизненный цикл (понятие) 148
 простой 148
 сложный 149
 Жизни период 142
 продолжительность 142–143
 Закон
 гомологических рядов изменчивости 104
 зародышевого сходства 237
 лимитирующего фактора (Либиха) 173
 Моргана 61
 толерантности (Шелфорда) 174–175
 чистоты гамет 43
 Законы Ламарка 228
 Законы Менделя
 единообразия гибридов первого поколения (первый закон) 42
 независимого наследования (третий закон) 45–47
 расщепления (второй закон) 43
 Зародышевые листки 136
 Зародышевый мешок 16
 Зелёная революция 309
 Зигота 11, 132
 Зооценоз 185
 Идиоадаптация 256
 Изменчивость (понятие) 73
 генетическая 73, 243
 генотипическая 73
 групповая 74
 индивидуальная 74
 модификационная 73
 мутационная 79
 направленная 72
 наследственная 73
 ненаправленная 74
 параллельная 104
 рекомбинационная 83
 фенотипическая 73
 Изоляция 243
 Инбридинг 118
 Индустриальный меланизм 245
 Инсектициды 175
 Интрон 97
 Искусственный фотосинтез 312
 Кайнозой 280
 Квартиранство 172
 Кембрий 279–280
 Кластеры генов 96
 Клеточная дифференциация 154
 Клеточная инженерия 126
 Клеточная культура 126
 Климакс 197
 Клоны 8, 159
 Клонирование 8, 156
 Коацерваты 272
 Кодексы биологической номенклатуры 284
 Кодоминирование 50
 Колониальные организмы 8

Комменсализм 172
 Комплементарность 54
 Конвергенция 254
 Конкуренция 171
 Консорция 186
 Консументы 185
 Конъюгация 12
 Копуляция 12
 Козволюция 294
 Креационизм 226
 Критические периоды эмбриогенеза 161 – 162
 Кроманьонцы 306
 Кроссинговер 61
 Круговорот вещества 206-208
 Ксенобиотики 310
 Ламаркизм 229
 Ледниковые периоды 300
 Лейкоз 86
 Летали 52
 Лигаза 102
 Лимитирующий фактор 173
 Личинка 138
 Локус 39
 Макроэволюция 252
 Макроспора 16
 Мезодерма 136
 Мезозой 279
 Метаморфоз 138
 Метод близнецовый 35
 генеалогический 33
 генетических «отпечатков пальцев» 37
 дерматоглифический 36
 исследования патологии обмена веществ 35
 молекулярно-генетический 36
 цитогенетический 33
 Межаллельная комплементация 53
 Микоценоз 185
 Микробиоценоз 185
 Микроископаемые 277
 Микроспора 16
 Микроэволюция 245
 Мнимые исключения из законов Менделя 48
 Мозаицизм 67
 Молекулярная филогения 239
 Монофилия 253
 Морганида 63
 Морула 136
 Мутагенез 84
 спонтанный 84
 экспериментальный 84

Мутагены
 биологические 87
 физические 85
 химические 86
 Мутация 29, 78
 Мутационная теория 79
 Мутации генные 80
 геномные 81
 индуцированные 84
 спонтанные 84
 точковые 80
 хромосомные 81
 Мутуализм 72
 Наследование менделевское 48
 Наследственность (понятие) 79
 внеядерная 104
 цитоплазматическая 104–105
 Натурфилософия 227
 Нахлебничество 172
 Неандертальцы 301
 Нейрула 137
 Неируляция 137
 Неистон 169
 Неоантропы 306
 Неотения 257
 Ноосфера 204
 Норма реакции 76
 Общий предок всех организмов 288
 Отбор (в селекции)
 бессознательный 115
 индивидуальный 115
 массовый 116
 методический 115
 искусственный 115
 «Один ген — один признак» 100
 «Один ген — одна полипептидная цепь» 102
 Онтогенез 133
 Оогенез (овогенез) 15
 Оогоний 130
 Оогония 19
 Оотида 19
 Ооцит 1-го порядка 19
 2-го порядка 19
 Оплодотворение 11, 129
 Опыление 130
 Охрана окружающей среды 215
 Палеоантропы 305
 Палеозой 280
 Палеонтология 225
 Пангенезис 27
 Пандемия 311
 Панспермия 273
 Паразитизм 171

- Параллелизм 254
Парниковый эффект 212
Партеногенез 21
Периодизация жизненных явлений 180
Периоды (единица геохронологии) 279– Протобионты 272
280
 вторичный 280
 Девонский(Девон)279
 Каменноугольный (Карбон) 279
 Кембрийский(Кембрий)279
 Меловый (Мел) 279
 Ордовикский (Ордовик) 279
 первичный 272
 Пермский (Пермь) 279
 Силурийский(Силур)279
 третичный 280
 Триасовый (Триас)279
 четвертичный 280-281
 Юрский (Юра) 279
Пестициды 310
Пирамида Элтона 192–193
Плазмида 106
Планктон 169
Плейотропия 57
Плод (человека)162
Подвид 247
Полидактилия 111-112
Полимеразная цепная реакция 37
Полимерия 59
Полиплоидия 81
Половое созревание 141
Половой диморфизм 303
Половой процесс 11
Полярное тельце 19
Популяционный гомеостаз 179
Популяция 176
 панмиктическая 178
Порода 115
Последовательность ископаемых форм 233
Потомство гибридное 119
Почва 203
Почкование 7
Правила эволюции 195–196
Правило экологической пирамиды 257–258
Признаки менделирующие 48
 моногенные 100
 полигенные 100
 сцепленные с полом 65
Принцип двойственного состояния организма в природе 119
 конкурентного вытеснения 167
Природные ресурсы 214
Продукция биологическая 191
 вторичная 192
 первичная 191
 чистая 192
Продуценты 185
Протерозой 279
Протоциты 272
Протоциты 273
Пыльник 16
Развитие (идея) 224
 индивидуальное 133
 историческое (эволюция) 222-224
 непрямое 138
 постэмбриональное 134
 предзародышевое 15
 прямое 139
 эмбриональное 134
Размножение (понятие) 6
 бесполое 7
 половое 7
Регенерация 156
Редуценты 185
Рекомбинация 83
Реликты 234
Репарация 88
Рестриктаза 37
Решетка Пеннета 44
Ритмы адаптивные 133
 биологические 82
 суточные 183
р циркадные 183
Рост организмов 139-140
 удименты
Самозарождение 268–269
Самооплодотворение 20
Сателлитная ДНК 100
Сверхдоминирование 51
Селекция 114
Семя 131
Сивапитек301
Синдром Дауна 93
 Клайнфельтера 112
 кошачьего крика 112
 Марфана57
 Шерешевского–Тернера 112
Синтетическая теория эволюции 241
Синэкология 168
Система
 естественная 284
 искусственная 284
 органического мира 282–284
Скрещивание анализирующее 53
 дигибридное 42
 моногибридное 42
 полигибридное 42
Смерть 143
Смог212

- Сорт 115
- Сперматиды 19
- Сперматогенез 15
- Сперматогония 19
- Сперматозоид 11
- Сперматоциты 1-го порядка 19
- 2-го порядка 19
- Спермий 11
- Спора 7
- Спорофит 16, 151
- Среднее значение 77
- Среда 168
- Средовой стресс 60
- Старение 143
- Стволовые клетки 154–155
- Стерильность 6
- Структура популяции 179
- Сукцессии (понятие) 195
 - вторичные 195
 - первичные 195
- Супермутагены 87
- Супрессор 56
- Сцепленное наследование 61
- Таксоны 8
- Талом 123
 - еломера
- Тельце Барра 67
- Теория катастроф 226
 - симбиогенеза 290–292
 - эволюции
- Тотипотентность 154
- Трансгенные организмы 122
- Трансгены 122
- Трансформизм 226
- Трофическая сеть 191
- Трофическая цепь 90
- Урбанизация 311
- Устойчивое развитие 313
- Факторы
 - эволюции 228
 - экологические 170
 - абиотические 170
 - антропогенные 170
 - биотические 170
 - тератогенные 161
- Фанерозой 280
- Фенилкетонурия 112
- Фенодевиация 160
- Фенотип 40
- Филогенетика 252
- Фитоценоз 185
- Фотопериодизм 183
- Хищничество 171
- Химерный организм 126
- Хромосомы половые 64
 - Х-хромосома 64
 - Y-хромосома 64
- Хромосомная теория наследственности 31, 60
- Хромосомные перестройки 81
- Хромосомный полиморфизм 81
- Центральное тело 18
- Центры происхождения культурных растений 117
- Цепи питания 189
 - выведания 190
 - разложения 190
- Чередование поколений 148–151
- Численность популяции 180
- Чистая линия 21
- Штамм 115, 260
- Эволюция (понятие) 222–223
 - дивергентная 253
 - предбиологическая химическая 269
 - филетическая 254
- Эволюционная морфология 226
- Эволюционное учение 227
- Экзон 97
- Экологическая ниша 186
- Экологическая пирамида 192
- Экологическая система 184
- Экология 166
- Экосистема 184
- Якотпи 199
- Экспрессия 102
- Эктодерма 136
- Эмбриогенез 134
- Эмбриотехнология 157
- Энвайронментализм 168
- Эндосперм 131
- Энергетический баланс Земли 209–210
- Энтодерма 136
- Эон 272
- Эпидемии 311
- Эпистаз 56
- Эпоха 233, 280
- Эра 280
- Эрозия грунта 214
- Эффекты канцерогенные 87
 - мутагенные 87
- Ядрышко 96
- Яйцеклетка 11

СЛОВАРЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ

Абиогенез — (предбиологическая, или химическая эволюция) — теория происхождения живых существ из химических соединений путём их постепенного усложнения.

Австралопитеки — древние обезьяны, предки древнейшего человека.

Агроценозы — экосистемы, созданные человеком (поля, сады, огороды) в местах возделывания культурных растений.

Аллель — одно из возможных состояний гена. Любое изменение структуры гена приводит к появлению нового аллеля.

Анеуплоидия — геномная мутация, связанная с уменьшением или увеличением хромосомного набора на одну или несколько хромосом.

Аномалии развития — отклонения от нормального развития, приводящие к уродствам и нарушениям функционирования организма.

Антропогенез — эволюция человека от момента возникновения первых представителей рода *Номо* до наших дней.

Ароморфоз — прогрессивное эволюционное изменение, которое сопровождается принципиальными изменениями строения организма (появление эукариот, многоклеточных организмов, четырёх конечностей у наземных позвоночных).

Архантропы. — самые древние представители рода *Номо*.

Архей — самый древний эон в истории Земли. Период существования (3,5—2,6 млрд лет назад), время первичных существ — различных бактерий.

Атавизм — случайное возникновение у особи признаков, присущих предковым видам.

Аутбридинг — скрещивания с особями других популяций.

Аутэкология — направление, изучающее действие на организм или популяцию определённых экологических факторов.

Биогенез — органическая эволюция.

Биогеоценоз — группировка популяций разных видов организмов, которые объединены трофическими связями, чётко привязаны к определённому месту пребывания, а также абиотическим факторам среды (почве, воде, воздуху).

Биологические часы — свойство организмов «чувствовать» время.

Биология развития — наука, изучающая индивидуальное развитие.

Биом — все биогеоценозы определённого типа, принадлежащие к территориям с определённым типом растительности (тундры, горного леса, сухой степи и т. п.).

Биомасса — масса живых существ, живущих в конкретном месте.

Биосфера — живая оболочка Земли, часть гидросферы, литосферы и атмосферы, где обитают живые организмы.

Биотехнология — использование свойств живых организмов для нужд производства (изготовление лекарств, питательных веществ, очистка сточных вод, селекция).

Биотоп — абиотический компонент биогеоценоза.

Биоценоз — совокупность популяций разных видов организмов, образующих биотический компонент биогеоценоза.

Бластула — многоклеточный зародыш, состоящий из одного слоя клеток и имеющий форму полого шара.

- Борьба за существование* — процесс конкурентной жизнедеятельности организмов, при котором одни организмы способны оставить больше потомства, чем другие.
- Видообразование* — завершающий этап микроэволюции, приводящий к образованию нового вида.
- Волны жизни* — один из факторов эволюции — вспышки численности популяций.
- Гаметогенез* — совокупность митотических и мейотических делений, происходящих в половых органах, результатом чего является образование половых клеток.
- Гастрולה* — следующая за бластулой стадия развития зародыша животных, на которой он уже имеет двухслойное строение.
- Генная инженерия* — специальные манипуляции с геномом, имеющие целью изменение его строения; представляют собой внедрение чужеродных генов и создание таким образом генетически модифицированных или трансгенных организмов.
- Генная терапия* — лечение человека от некоторых наследственных болезней с помощью методов генной инженерии.
- Ген* — единица наследственности, структурно отвечающая участку ДНК, на котором кодируется определённая последовательность РНК.
- Генетика* — наука о наследственности и изменчивости.
- Генофонд* — всё многообразие аллельных генов популяции или вида.
- Геном* — все гены, содержащиеся в гаплоидном наборе хромосом данного вида.
- Генотип* — совокупность генов организма или комбинация аллелей одного локуса в гомологичных хромосомах.
- Геохронологическая шкала* — геологический календарь, отражающий разные периоды в истории Земли.
- Гетерозис* — явление гибридной силы, когда гибридные особи превосходят исходные родительские по показателям жизнеспособности, скорости роста, плодовитости.
- Гибрид* — особь, объединяющая в генотипе разные генетические варианты одного или многих генов.
- Гомологические ряды изменчивости* — явление параллельной изменчивости, когда одинаковые мутации встречаются у разных видов.
- Группа сцепления* — совокупность генов, размещённых на одной хромосоме.
- Двойное оплодотворение* — одновременное оплодотворение у цветковых растений, при котором образуется зародыш и эндосперм, содержащий питательные вещества.
- Дегенерация* — направление прогрессивной эволюции, связанное с упрощением организации, например редукция кишечника у ленточных червей.
- Демэкология* — раздел экологии, изучающий процессы, происходящие в популяциях видов.
- Дивергенция* — эволюционное расхождение популяций, видов, родов и других категорий по определённым признакам.
- Дикий тип* — доминантный фенотип, присущий большинству особей данного вида, живущих в естественной среде обитания.
- Докембрий* — период жизни на Земле, когда ещё не было животных с твёрдым скелетом, почти не оставивший ископаемых остатков.
- Доминирование* — взаимоотношения между аллелями одного гена, при которых один из них (доминантный) подавляет проявление второго (рецессивного).

- Дрейф генов* — случайные изменения частот аллелей в популяциях под действием волн жизни.
- Дробление* — процесс непрерывных делений клеток зародыша от зиготы до бластулы, при котором происходит уменьшение размеров клеток.
- Естественный отбор* — выживание наиболее приспособленных организмов в борьбе за существование, их способность оставить после себя как можно больше потомства.
- Живое вещество* — все живые организмы биосферы.
- Жизненный цикл* — смена одного или нескольких онтогенезов, характерных для данного вида организмов. Простой жизненный цикл — один онтогенез — начинается с образования зиготы и заканчивается половым созреванием. Сложный жизненный цикл охватывает период от зиготы до зиготы — несколько онтогенезов (чередование гаметофита и спорофита у низших споровых растений, бесполого и полового размножения у некоторых животных).
- Зародышевые листки* — слои зародыша во время гастрюляции (эктодерма, энтодерма и мезодерма), из которых развиваются те или иные органы.
- Идиоадаптация* — один из путей прогрессивной эволюции, связанный с приспособлением к определённым условиям существования.
- Изменчивость* — свойство организмов находиться в разном состоянии, явление, противоположное наследственности.
- Изоляция* — один из факторов эволюции, обособление одной или группы популяций от других на исторически продолжительное время.
- Инбридинг* — скрещивание генетически близкородственных особей.
- Искусственный отбор* — отбор человеком в процессе селекции по определённым признакам особей для дальнейшего размножения.
- Кайнозой* — современная эра истории Земли, началась 65,6 млн лет назад.
- Клеточная инженерия* — различные манипуляции с клетками, имеющие целью создание клеток с новыми свойствами.
- Климат* (в экологии) — стабильное состояние экосистемы, к которому приводит ряд сукцессий.
- Клонирование* — способ размножения, при котором образуется клон, когда все особи генетически идентичны друг другу и происходят от общего материнского организма. Клонирование имеет место при разных формах бесполого размножения или партеногенезе.
- Кодоминирование* — неполное подавление одним аллелем проявления другого, вследствие чего гетерозиготы приобретают промежуточные признаки.
- Конвергенция* — возникновение сходных признаков у неродственных групп организмов.
- Конкуренция* — борьба, соревнование между организмами за какие-либо ресурсы.
- Консументы*. — главным образом животные, потребляющие органические вещества, синтезированные растениями — продуцентами.
- Кроманьонцы* (неоантропы) — первые представители человека современного типа, возникли 40 тыс. лет назад.
- Кроссинговер* — обмен гомологическими хромосомами участками при конъюгации во время мейоза.
- Круговорот веществ* — постоянная циркуляция простых неорганических веществ или отдельных химических элементов между литосферой, атмосферой, гидросферой и живыми организмами.
- Лимитирующий фактор* — самый дефицитный экологический фактор, изменение действия которого приводит к трансформации популяций и экосистем.

Локус — место гена на хромосоме.

Макроэволюция — эволюция на уровне выше видового.

Мезозой — эра истории Земли в пределах от 251 млн до 65 млн лет назад.

Микроэволюция — эволюционные процессы на уровне популяций, завершающиеся образованием нового вида.

Мутагенез — процесс возникновения мутаций. Различают индуцированный мутагенез, когда мутации вызываются в лабораторных условиях определёнными факторами — мутагенами, и спонтанный, происходящий в естественных условиях.

Мутация — стойкое спонтанное изменение генотипа. Мутации бывают геномными (анеуплоидия, полиплоидия), хромосомными (хромосомные перестройки) и генными (точковыми).

Наследственность — свойство организмов сохранять в потомстве особые черты строения, функционирования и образа жизни.

Неандертальцы, (палеоантропы) — ископаемые люди, жившие 300 — 24 тыс. лет назад.

Ноосфера — сфера умственной деятельности человека, в пределах которой она является определяющим фактором развития Земли.

Норма реакции — границы нормальной модификационной изменчивости организма.

Онтогенез (индивидуальное развитие) — период жизни организма от зиготы до смерти.

Оогенез (овогенез) — процесс образования женских половых клеток.

Оплодотворение — слияние гамет с образованием общего ядра (кроме грибов).

Охрана окружающей среды (природы) — комплекс мер по сохранению, рациональному использованию и восстановлению природных ресурсов Земли.

Палеозой — эра развития жизни на Земле от 542 до 290 млн лет назад.

Панспермия — гипотеза, согласно которой жизнь была занесена на Землю из космоса.

Параллелизм — возникновение одинаковых признаков у разных видов организмов, имеющих общих предков.

Полиплоидия — кратное увеличение числа хромосомных наборов.

Половой процесс — обмен или передача генетического материала тем или иным способом особями одного вида.

Популяция — совокупность особей одного вида, живущих на определённой территории.

Последовательность ископаемых форм — виды живых существ, происходящих один от другого и сменяющих друг-друга в историческом времени.

Продуценты — автотрофные организмы (растения), синтезирующие органические вещества, которые служат пищей для консументов (гетеротрофов).

Размножение — процесс воспроизведения живых организмов, предусматривающий увеличение числа особей. Половое размножение происходит исключительно с помощью половых клеток, бесполое — делением тела или его частями, вегетативными почками, спорами.

Регенерация — способность организмов восстанавливать части своего тела.

Редуценты — микроорганизмы, разлагающие останки мёртвых тел до простых неорганических соединений.

Рекомбинация — перераспределение генетической информации; осуществляется на уровнях: случайных оплодотворений, комбинирования родительских хромосом в мейозе и кроссинговера.

Реликты — древние виды, сохранившиеся до наших дней.

Рудименты — органы, потерявшие в процессе эволюции своё функциональное значение.

Селекция — процесс создания и поддержания сортов растений и пород животных.

Синтетическая теория эволюции — современная эволюционная теория, представляющая собой синтез идей дарвинизма и, прежде всего, достижений генетики.

Синэкология — направление экологии, изучающее экосистемы.

Сперматогенез — процесс образования мужских половых гамет.

Среда существования — всё то, что окружает живой организм.

Сукцессия — последовательная и закономерная смена экосистем одного типа на другой.

Трансгенные организмы — животные, растения, грибы, бактерии, содержащие инородные гены, введенные туда путём генно-инженерных манипуляций.

Трофическая сеть — разветвлённая система трофических цепей.

Фанерозой — в отличие от Докембрия период явной жизни, историю которого можно отследить по твёрдым остаткам.

Фенотип — в широком понимании — все признаки организма; в узком — проявление определённого генотипа.

Фотопериодизм — реакция организма на суточный или сезонный ритм освещённости.

Химерный организм — организм, который составлен из генетически разных клеток.

Хромосомная теория наследственности — одно из главных обобщений генетики, основное положение которой: все гены находятся в хромосомах и размещены в линейном порядке.

Цепи питания (трофические цепи) — последовательный ряд разных видов организмов, живущих вместе и объединённых отношениями «пища — потребитель».

Цитоплазматическая наследственность — наследственность, осуществляемая с помощью генетических факторов, находящихся вне ядра.

Чистая линия — генетически идентичные особи, полученные путём самоопыления у растений или близкородственных скрещиваний у животных.

Эволюция — процесс исторического развития жизни на Земле.

Экологическая ниша — место популяции определённого вида в биоценозе (трофической сети).

Экологическая пирамида — графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных уровней.

Экологическая система — сообщество организмов разных видов и среда их обитания, связанные друг с другом обменом веществ. Биогеоценоз, биом и биосфера — экосистемы разных уровней организации.

Экотон — группировка организмов, сформировавшаяся на границе разных типов естественных экосистем: на опушке, в пойме реки, в лимане.

Эмбриогенез — период зародышевого развития.

Эмбриотехнология — манипуляции с половыми клетками, зиготами и зародышами.

Зоны — самые длинные периоды истории Земли, делятся на эры.

Эра — отрезок истории Земли (Палеозой, Мезозой, Кайнозой), который делят на периоды.



И. Акимущкин

ЧЕЛОВЕК РОДИЛСЯ*

Человек рождается раньше, чем появляется на свет. На девять месяцев раньше, когда один из 200 миллионов отцовских сперматозоидов, направляя все свои микросилы, устремляется (со скоростью 7,5 сантиметра в час) к материнской яйцеклетке и, прорвав кордоны её оболочки, буквально вливается в неё. Счастливый миг! Через полчаса их ядра объединяются навсегда в одно единое и новое диплоидное ядро — человек родился.

Он ещё одноклеточная зигота: без рук, без ног, без всяких органов. Но всё его будущее, зависимое от наследственности, все хорошие и плохие качества, свойства характера, ума и телосложения отныне определены. Слияние ядер гамет и соединение генов отца и матери дают жизнь новой индивидуальности, весь путь развития которой запрограммирован в новых сочетаниях хромосом.

Начало всех дел человеческих, первый шаг в мир: деление оплодотворённого яйца.

Развитие начинается сразу: оплодотворившись, яйцеклетка вскоре делится пополам. Через десять часов — снова митоз и деление: будущий человек сложен уже из четырёх клеток.

Через неделю их сто. Веса они около грамма, и «груда» клеток, именуемая отныне эмбрионом, в поперечнике... с напёрсток? Нет, меньше. Даже намного меньше булавочной головки — 0,2 миллиметра!

Тут происходит нечто очень важное: весьма значительное в жизни человека событие — переселение в матку.

Яйцеклетка, покинув женский яичник, сначала попадает вроде как в граммофонную трубу, своим широким раструбом прикинувшую к яичнику (Вернее, попадает она сначала в полость тела, а потом мерцающие реснички яйцевода вместе с током полостной жидкости загоняют её в фаллопиеву трубу.). Прорвав его оболочку, яйцеклетка устремляется в мир бесконечных превращений, ожидающих её за порогом овариума, то есть яичника.

Эту трубку называют фаллопиевой. Другим своим концом она врастает в матку. Так вот, в фаллопиевой трубе, или, иначе говоря, в яйцеводе, сперматозоид настигает яйцеклетку и, слившись с ней, рождает человека.

Через неделю зародыш, скользя вниз по фаллопиевой трубе, переселяется в матку. Здесь его наружные клетки срастаются с рыхлой поверхностью матки и образуют плаценту, или детское место. Этот губчатый кусок плоти служит человеку в первые девять месяцев его жизни и лёгкими, и желудком, и печенью, и почками.

* Акимущкин И. Занимательная биология. — М.: Просвещение, 2008. — 172 с.

В плаценте кровеносные сосуды тесно соприкасаются с кровью матери (но не смешиваются с ней!). Из крови в кровь, от матери к ребёнку, диффузно распространяясь, течёт кислород: им зародыш дышит. Текут и питательные вещества — уже через час после того, как мать их переварит. Через плаценту эмбрион выбрасывает прочь ненужные ему продукты. Она же, как хороший фильтр, не пускает к нему микробов и ядовитые вещества.

Но, увы, к сожалению, не все. Никотин и алкоголь, сифилис и вирусы краснухи. Краснуха наиболее опасна на первом месяце жизни (эмбриональной): она тогда поражает осложнениями (пороки сердца, катаракта, глухота и слабоумие) почти половину зараженных ею эмбрионов. Через два месяца лишь 8—9 процентов обходят сторожевые посты плаценты и часто прорываются к незащищённому ещё зародышу, поражая его своей отравой на всю жизнь. Между 28-м и 49-м днём после зачатия зародыш особенно восприимчив ко всяким химикалиям и ядам, и, зная об этом, мать не должна тогда принимать даже лекарства, если может без них обойтись.

К концу третьего месяца плацента уже вполне зрелая и функционирует в полную силу. А до того, пока она ещё зреет, происходят такие события.

Через месяц зародыш — длиной с ноготь мизинца и обретает уже зачатки рук и ног и вместе с ними... хвост и жабры. Ну не совсем жабры, а так называемые жаберные щели — атавистический дар наших предков — рыб. Потом они зарастают, частично преобразуясь в зобную и щитовидную железы, в уши и ткани лица. А хвост, хоть он и настоящий, тоже потихоньку деградирует, и остаётся от него только копчик.

Но скелета у месячного зародыша ещё нет. Есть только сердце (оно начинает пульсировать на 18-й день и бьётся без отдыха до самой смерти! У месячного зародыша сердце в 9 раз (относительно) больше, чем у взрослого человека, и бьётся 65 раз в минуту) и зачатки лёгких, печени, почек, нервов, глаз и ушей.

Два месяца. Перед нами уже законченный человек. Вернее, крохотный гомункулус: рост всего 2—3 сантиметра. Но все его органы (даже пальцы на руках и ногах) в общем сформированы.

Три месяца. Эмбрион ещё подросток: 5—9 сантиметров. Уже первые кости подпирают мышцы, и нервы, как провода, ветвятся в нём. Можно определить даже пол: женский или мужской. И с этого знаменательного момента эмбрион называют плодом.

Четыре месяца. Плод может комфортабельно поместиться на ладони: его длина 10—16 сантиметров, а вес 40—50 граммов. Плацента толстым блином сдвинулась к матке (до сих пор она окружала зародыш). Маленький человек, как в целлофан, укутан в прозрачную и тонкую-тонкую зародышевую оболочку. Видно, как он словно парит в ней и, морща личико, «дышит» околоплодной жидкостью, набирая её в лёгкие и выбрасывая из них. Это тренировка для лёгких: на самом же деле плод дышит сейчас не ими, а пуповиной, которая через плаценту снабжает его кровь кислородом. (Возможно также, что, «вдыхая» околоплодные воды, человек получает из них необходимые вещества и отдаёт ненужные.)

Мать уже чувствует, как он там толкается ножками у неё внутри (впрочем, двигаться эмбрион начал ещё на третьем месяце, но тогда околоплодная жидкость амортизировала толчки, и мать их не замечала).

...Пять месяцев. Человек весит около фунта и проявляет свой дурной или хороший нрав. Он уже слышит громкие крики из шумного мира, в котором живёт его мать, по-своему их пугается, или, напротив, если характер у него агрессивный, сердится и грозит. Он уже чутко реагирует на мамины настроения и, по-видимому, даже на её нежные слова и ласки.

Если случаются преждевременные роды, то человек может и выжить. Правда, судьбой дан ему на это лишь один шанс из ста. Но всё-таки, если врачи не пожалеют сил, такое возможно: одна пятимесячная девочка в Дании родилась в весе цыплёнка: 675 граммов! Её сразу уложили в купель с питательным раствором, и она выжила.

Шесть месяцев — человеку уже тесно в маме, и он готовится покинуть её. Поворачивается вниз головой — так удобнее выбраться. Но впереди ещё восемь-девять долгих и беззаботных недель, полных не омрачённого насильем удовольствия (так уверяет Фрейд). Потом начнутся всякого рода подавления инстинктов и желаний, а пока, в непокинута ещё раю, безмятежно блаженствуя и предвкушая радости удовлетворённого аппетита, будущий младенец... сосёт большой палец.

Семь месяцев — плод открывает глаза! И хотя там, где он живёт, очень темно, смотрит не смыкая век, словно не терпится ему увидеть красочные картины, которые скоро откроет перед ним жизнь.

Семь месяцев и вес не меньше килограмма — два неперемненных условия, которые дают врачу надежду (не очень, впрочем, твёрдую), употребив всё своё искусство, спасти жизнь недоношенного ребёнка.

Через месяц такой надежды почти не будет. А ещё через месяц человек родится и выживет без помощи врача. Первый вдох младенца — самый трудный: в его лёгких нет воздуха, их стенки поникли, как пустой мешок.

И тогда человеку, чтобы, открыв рот, он наполнил их, дают первый шлепок. И он кричит, потому что не любит, когда обижают. Этот крик, говорят матери, — первый и последний плач ребёнка, который не волнует, а радует.

С. Межжерин, Ю. Шеляг-Сосонко

ЖИЗНЬ ПОД ЗНАКОМ ТОТАЛЬНОЙ ДЕГРАДАЦИИ*

Пессимист:

— Всё, хуже уже не будет!

Оптимист:

— Нет, будет! Нет, будет!

Для того чтобы существовать успешно и долго, человечество должно использовать только те ресурсы, которые возможно восстановить, и ни в коем случае не допускать их безвозвратных потерь. Этот принцип получил название «устойчивого развития» и стал краеугольным камнем «Повестки дня на XXI век» — официального документа, принятого на конференции ООН по охране среды и развитию, состоявшейся в июне 1992 г. в Рио-де-Жанейро. Спустя пять лет, на XIX специальной сессии Генеральной Ассамблеи ООН, посвящённой проблеме устойчивого развития человечества, было констатировано, что, несмотря на ряд позитивных результатов, общие тенденции в области устойчивого развития хуже, чем были пять лет назад.

* Зеркало недели. — 2001. — № 15. — 14 апреля.

За период своей «жизнеутверждающей» деятельности человечество уже потеряло около 45% земель, пригодных для сельского хозяйства. Этот процесс продолжается всё более быстрыми темпами — каждые двадцать лет в Мировой океан смывается слой плодородной почвы, эквивалентный всей пахотной земле США.

На сегодняшний день двум с половиной миллиардам человек не хватает питьевой воды.

Ежегодно вырубается 25 млн гектаров леса (это соответствует площади лесов трёх Украин). Следовательно, в атмосфере кислорода становится всё меньше, а углекислого газа всё больше. По прогнозам, к середине XXI века содержание углекислого газа в атмосфере увеличится на 230 процентов.

Если суммировать всю загубленную почву, воду и растительность, то окажется, что Европа «съела» себя уже несколько раз.

По самым оптимистическим прогнозам, при существующих темпах эксплуатации природы человечеству хватит свободных ресурсов до 2050 года.

Ясно, что человечество в планетарном масштабе далеко от перспектив устойчивого развития. А можно ли выжить в одной отдельно взятой стране? Каковы в этом плане перспективы Украины — страны с некогда богатейшими природными ресурсами?

Природные ресурсы Украины, несмотря на падение производства и уменьшение площади обрабатываемой земли, деградируют такими же темпами, что и во времена развитого социализма. И, что самое удивительное, за период нашей независимости эта тенденция даже усугубилась. Видимо, глобальный кризис на то и глобальный, чтобы затрагивать все стороны бытия.

Украина официально признана страной с катастрофическим состоянием окружающей среды. Это понимают все: и высокие должностные лица, и далёкие от проблем биоразнообразия обыватели. Главная опасность экологического кризиса связана с деградацией природных источников, непосредственно обеспечивающих жизнь человека: ресурсов почвы, пресной воды, растительного и животного мира.

Земля без кожи

Наша страна — одна из самых распаханых в мире. Даже сейчас, в разгар кризиса сельского хозяйства, под плугом находится более 55% территории. Наивно думать, что распаханная земля — это почва, приведённая в порядок, удобренная, унавоженная и лишённая всякого мусора. На самом деле распаханная территория — образно говоря, «земля без кожи», которая становится уязвимой для эрозии и не до конца реализует свои биосферные функции, не обеспечивая полной продуктивности растений и животных. Сопоставьте: во Франции и Германии под пахоту ушло не более 33 процентов земель, в Англии — 18, а в США — 15%.

Наш народ традиционно гордится отечественными чернозёмами, ведь, согласно неофициальной статистике, более половины мировых чернозёмов сосредоточено на территории Украины. Поэтому, выбирая независимость, наивный народ был твёрдо уверен: что бы ни было, а с голоду мы не умрём, на наших почвах да при нашем курортном (с точки зрения Сибири) климате даже палка, воткнутая в землю, заколосится небывалым урожаем. На самом деле чернозёмов на территории нашей страны не так уж и много: всего 4% территорий бывшего СССР. Кроме того, владение чернозёмными

почвами в практическом отношении даёт не так уж много. Просто ресурсы почв позволяют украинцам избегать внесения минеральных удобрений, которые на бедных почвах Западной Европы восполняют отсутствие естественного гумуса. Таким образом, мы можем избежать загрязнения почвы, но почему-то упрямо этого не делаем, и наш народ постоянно травится нитратами. Почему же происходит то, что не должно происходить, почему наша земля всё больше и больше загрязняется?

Прежде всего, это вызвано распашкой и уничтожением степей и лугов, защищающих почву от эрозии. Сейчас из-за незащищённости береговой линии рек деградация почв достигла просто угрожающих масштабов. То есть этот самый предмет гордости Украины — чернозём — уходит в никуда: уплывает в реки, превращается в ил. Согласно расчётам учёных, ежегодные потери почвы в Украине составляют 600 млн тонн, в том числе гумуса — до 20 млн тонн. Вероятно, все знают о том, что гитлеровская Германия во время Великой Отечественной войны вывозила украинские чернозёмы эшелонами. Представьте: ныне ежегодно со «станции» Украина в никуда отправляются более 100 тысяч полноценных железнодорожных грузовых составов с нашей землёй. Дабы компенсировать потерю гумуса, на поля ежегодно должно вноситься 400 млн тонн удобрений. И это при том, что промышленность Украины не способна удовлетворить даже эту компенсационную потребность. А ведь ещё необходимы удобрения для почв Полесья, которые бедны и сами по себе, без наших стараний...

В итоге имеем забавную ситуацию — сколько земли уплывает в море, почти столько же вносится удобрений. То есть идёт быстрый и решительный процесс замены украинских чернозёмов минеральными удобрениями. А потому можно смело прогнозировать: через 100 лет такого хозяйствования украинцы будут жить на нитратных солончаках и рассказывать своим детям о том, что когда-то здесь были почвы, которые лопата резала, как нож масло.

Большая «кровь биосферы»

Вода — «кровь биосферы». Без воды невозможна не только жизнь растений и животных, но и жизнь самой современной цивилизации. Вода не только питает промышленность и современные города, но ещё и чистит, унося с собой человеческие и промышленные отходы.

Именно вода является самым недостаточным ресурсом Украины. Даже если забыть об энергичном вмешательстве человека во все природные процессы, в силу гидрологических особенностей территории Украина — страна с постоянным дефицитом воды. На каждого жителя нашего государства реально приходится до одной тысячи кубических метров пресной воды в год. Тогда как по оценкам ООН достаточной считается величина на порядок большая, то есть 10—15 тыс. м³.

Из водного тупика есть единственный выход: одна и та же вода должна использоваться несколько раз. Для этого необходимо остановить её бег к морю. Такую задачу выполняет система зарегулирования рек. Это не только каскад гигантских водохранилищ на Днестре, а множество прудиков и прудов на ручьях и речушках Украины, по своей площади и объёму превышающих днепровский каскад. Но не стоит бурно радоваться успехам мелиорации, запрудившей Украину водохранилищами. Изменение стока рек не прошло бесследно и привело к общему изменению гидрологичес-

кого режима страны. В результате почти на всей территории государства повысился уровень грунтовых вод и началось подтопление земель, особенно заметное на Причерноморской низменности. А так как низовья самых крупных рек Украины расположены в сухой южной степи, то произошло самое что ни на есть чудо природы — после небольшого дождя степь превращается в... болото.

Многократное использование одной и той же воды приводит к ужасному её загрязнению. Воду, прошедшую промышленный круговорот и городскую канализацию, невозможно полностью очистить. Исследования свойств воды показывают: этому веществу свойственна поразительная «память» о растворённых в ней веществах. Если раствор кислоты последовательно разбавлять водой, то даже тогда, когда по всем законам естества в воде уже не останется ни одной молекулы кислоты, бывший раствор все равно будет продолжать вести себя как слабая кислота. В таком случае мы пьём воду, которая хорошо помнит, какой она была, и упрямо проявляет свойства содержимого канализации.

Почти 90% опорных рек Украины имеют водно-экологическое состояние, оценка которого вмещается в грустные границы от «плохого» до «катастрофического».

Вместо полноценного леса — монокультура

Считается, что 2000 лет назад в пределах Украины проживало 1,5 млн человек, и они сумели уничтожить растительность на площади, занимающей не более 2—3% всей территории. В то время леса занимали более 50%, степи — 35%, болота — 6%, солончаки — 4%, луга — 1% территории. После наступления научно-технической революции уничтожение растительности пошло куда более бравыми темпами. Сейчас в Украине распаханно более 55% всех земель, а это значит, что более чем на половине территории уничтожена естественная растительность. Леса сегодня занимают только 14,3%, луга — 9%, болота — 3%, а степи — 1% территории. За последние сорок лет площадь лугов сократилась на 2,5 млн гектаров, из них 1,4 млн гектаров (более 60%) мы потеряли за последнее десятилетие! Самое удивительное, что произошло это в период глобального кризиса и спада производства, когда бензина не хватает даже для сбора урожая!

Сейчас доля лугов в Украине составляет 12,8% по отношению к площади пахоты. Это почти в семь раз меньше оптимальных значений. Согласно мировым природоохранным стандартам, доля лугов должна составлять не менее 2/3 площади сельскохозяйственных земель. Только в этом случае луга способны сдерживать эрозию почвы.

Лесов в Украине у нас тоже очень мало. Показатели лесистости в Украине куда ниже, чем в среднем по Европе. Если у нас по разным оценкам площадь лесов колеблется от 14 до 16%, то территория, занятая лесами в Западной Европе, составляет 24% при среднеевропейском показателе — 41,3%. При этом на одного жителя Европы приходится 1,3 га леса, а на украинца — в 6 раз меньше, всего 0,2 гектара.

Чувство неудовлетворённости можно было бы компенсировать тем, что доля пралесов (так сказать, истинных лесов, напоминающих картины Ивана Шишкина) у нас, по европейским меркам, ещё высока. Мы можем гордиться, что в Украине ещё сохранились корабельные сосновые рощи и

трёхсотлетние дубравы, а не только сосновые и тополевые посадки, как во многих «залесённых» странах Западной Европы. Но именно сейчас этим лесам грозит печальная участь быть вырубленными...

Известно, что существует неправда, ложь, наглая ложь и статистика. Статистика говорит: вырубленные леса компенсируются посадками этого самого леса, ведь, согласно существующему законодательству, у нас не может быть вырублено больше леса, чем посажено. Однако вырубаются полноценные леса, а высаживаются монокультуры (те самые сосенки по линейке), из которых получится всё что угодно, но только не росший на этом месте лес. Хороший пример такой необратимости показывают пралеса Карпат, которые уничтожены почти везде, кроме заповедников. Их место быстро заполняют заросли пихты или ели, растущие густо и не имеющие развитой корневой системы, а потому при сильном ветре валятся, образуя непроходимый валежник.

Один на всех или все на одного?

Вполне естественно, что при активном уничтожении всех компонентов среды обитания — воды, почвы, растительности — истощаются и ресурсы животного мира. Так, если в середине 80-х годов на каждого жителя Украины добывалось более 3 кг биомассы аквакультуры, рыбы и дичи, то сейчас добыча не составляет и килограмма. Прежде всего сократился вылов рыбы, составляющий более 90% добываемой биомассы животных ресурсов Украины. Собственно, за последние 50 лет вылов рыбы в нашей стране уменьшился в 10 раз! Но и это не всё: за данный период количество видов промысловых рыб сократилось в 3 раза.

Если к началу 90-х годов численность промысловых зверей достигла рекордных для Украины показателей, то в результате неконтролируемой охоты, она начала падать, начиная с 1995 года (увы, этот процесс продолжается и по сей день). Только по официальным данным к концу 90-х биомасса основных промысловых видов снизилась в 1,5 раза...

Сегодняшнее положение в животном мире нашей страны весьма напоминает ситуацию периода гражданской войны, когда выбили всех оленей, кабанов и лосей, зато расплодилось множество хищников, прежде всего волков.

Ресурсы животного мира Украины имеют устойчивую тенденцию к истощению. Нашей стране катастрофически не хватает разработанной программы по восстановлению животного мира. А это — дело поистине государственной важности. Вопрос не только в далёких от подавляющего большинства чиновников экологических проблемах. Дело ещё и в том, что за период независимости нашего государства потери ресурсов составили не менее миллиарда долларов США.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Дорогие друзья!</i>	3

РАЗДЕЛ III. ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ ЖИЗНИ

ТЕМА 4. РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

§ 1. Понятие размножения. Бесполое размножение.....	6
§ 2. Половое размножение и половой процесс.....	10
§ 3. Гаметогенез, или предзародышевое развитие. Строение половых клеток	15
 § 4. Разнообразие форм полового размножения.....	20
Тестовые задания к теме 4	24
<i>Лабораторная работа 1</i>	25

ТЕМА 5. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

§ 5. Становление генетики как науки, её предмет и задачи.....	27
§ 6. Методы генетических исследований.....	33
§ 7. Генетическая терминология и символика.....	39
§ 8. Законы Менделя, их статистический характер.....	42
§ 9. Взаимодействия аллельных генов.....	48
 § 10. Взаимодействия неаллельных генов.....	54
§ 11. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование. Кроссинговер.....	60
§ 12. Наследование, сцепленное с полом	64
Тестовые задания к теме 5	68
<i>Практическая работа 1</i>	70

ТЕМА 6. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

§ 13. Понятие о наследственности и изменчивости. Модификационная изменчивость.....	73
§ 14. Генетическая изменчивость: мутации и рекомбинации генетического материала.....	78
§ 15. Почему возникают мутации. Мутагены.....	84
Тестовые задания к теме 6	89
<i>Лабораторная работа 2</i>	90
<i>Лабораторная работа 3</i>	91
 <i>Практическая работа 2</i>	92

ТЕМА 7. ГЕНОТИП КАК ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА

§ 16. Строение гена. Организация генома у прокариот и эукариот.....	95
§ 17. Механизм влияния генов на фенотип. Гомологические ряды наследственной изменчивости. Внеядерная наследственность	100
§18. Генетика человека и медицинская генетика.....	107
§19. Генетические основы селекции организмов.....	114
§ 20. Основные направления современной биотехнологии. Трансгенные и химерные организмы.....	120
Тестовые задания к теме 7	127

ТЕМА 8. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

§21. Как происходит оплодотворение.....	129
§ 22. Индивидуальное развитие, его этапы. Эмбриональное развитие.....	133
§ 23. Типы постэмбрионального развития и рост организмов.....	137
§ 24. Продолжительность жизни, старение и смерть.....	142
§ 25. Жизненные циклы: их особенности у разных групп организмов.....	148
§ 26. Регенерация. Эмбриотехнологии и клонирование.....	153
§ 27. Гомеостаз индивидуального развития. Аномалии развития человека, их коррекция.....	159
Тестовые задания к теме 8	163
Лабораторная работа 4	164

РАЗДЕЛ IV. НАДОРГАНИЗМЕННЫЕ УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ

ТЕМА 1. ПОПУЛЯЦИЯ. ЭКОСИСТЕМА. БИОСФЕРА

§ 28. Экология как наука, её предмет и задачи. Среда обитания.....	166
§ 29. Экологические факторы и их воздействие на живые организмы.....	170
§ 30. Популяция и её свойства. Биологические адаптивные ритмы.....	176
§31. Понятие экологической системы.....	184
§ 32. Потоки вещества и энергии, пищевые цепи и трофические уровни.....	189
§ 33. Динамика и продуктивность экосистем.....	194
§34. Биосфера и её границы.....	200
§35. Биогеохимические циклы как основа биосферы.....	205
§36. Человек и биосфера.....	210
Тестовые задания к теме 1	216
Практическая работа 3	218

РАЗДЕЛ V. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

ТЕМА 1. ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

§ 37. Что такое эволюция и как зарождались эволюционные идеи.....	222
§ 38. Возникновение эволюционной теории. Теории Ж. Б. Ламарка и Ч. Дарвина.....	227
§39. Доказательства эволюции и методы её изучения	232
§ 40. Синтетическая теория эволюции и её основные положения.....	240
§ 41. Микроэволюция, видообразование и виды.....	245
§ 42. Макроэволюция и её закономерности.....	252
✳§ 43. Эволюция в наши дни. Дискуссионные вопросы современной эволюционной теории.....	259
Тестовые задания к теме 1	264
Практическая работа 4	266

ТЕМА 2. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ И РАЗНООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

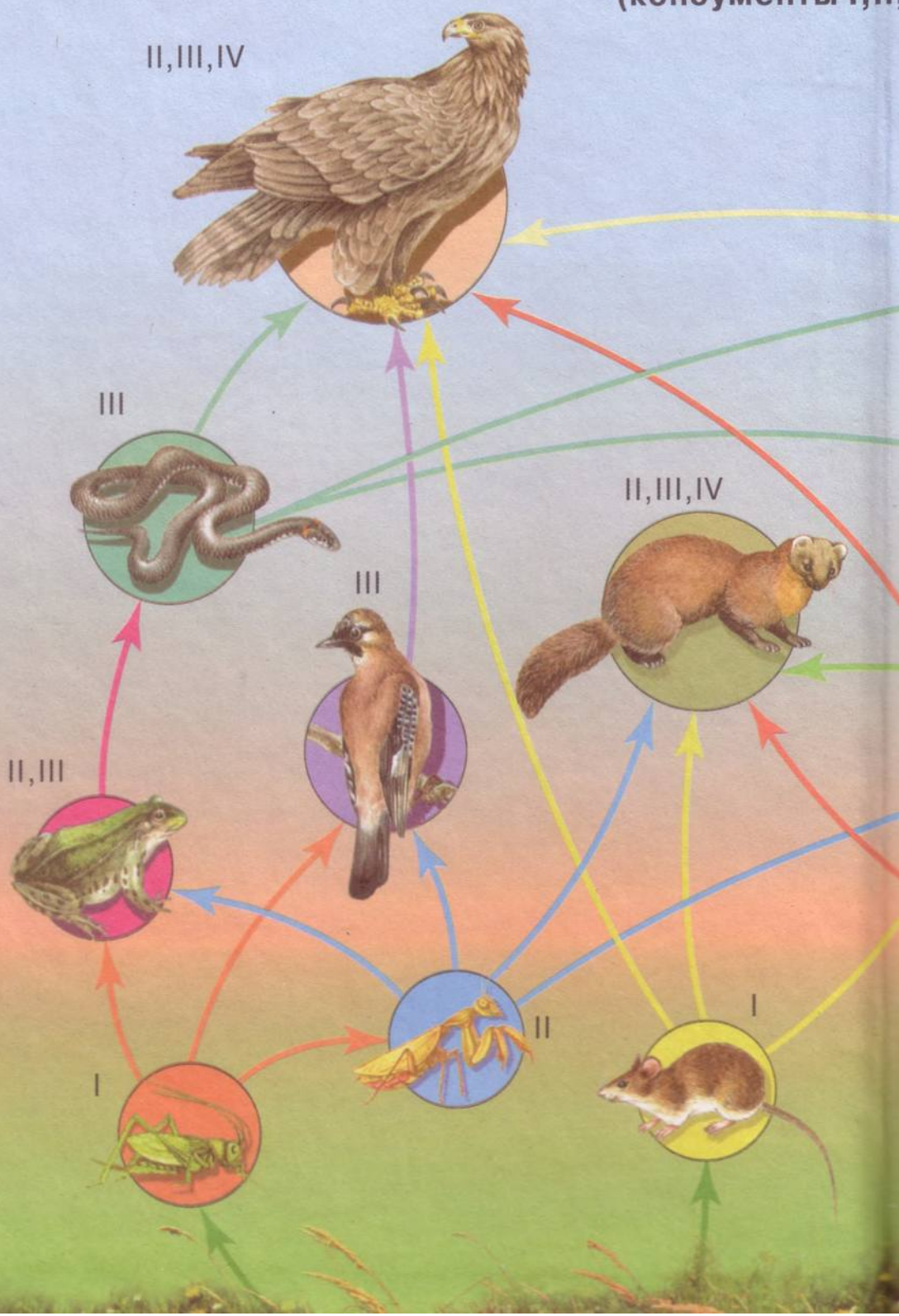
§ 44. Химическая эволюция и возникновение жизни на Земле	268
✳§ 45. История Земли. Периоды развития жизни.....	274
§46. Система органического мира и принципы её построения.....	282
§ 47. Первые шаги эволюции органического мира. Историческое развитие прокариот, растений и грибов.....	288
§48. Особенности эволюции животных.....	295
§ 49. Происхождение человека.....	301
Тестовые задания к теме 2	307

ОБОБЩЕНИЕ КУРСА

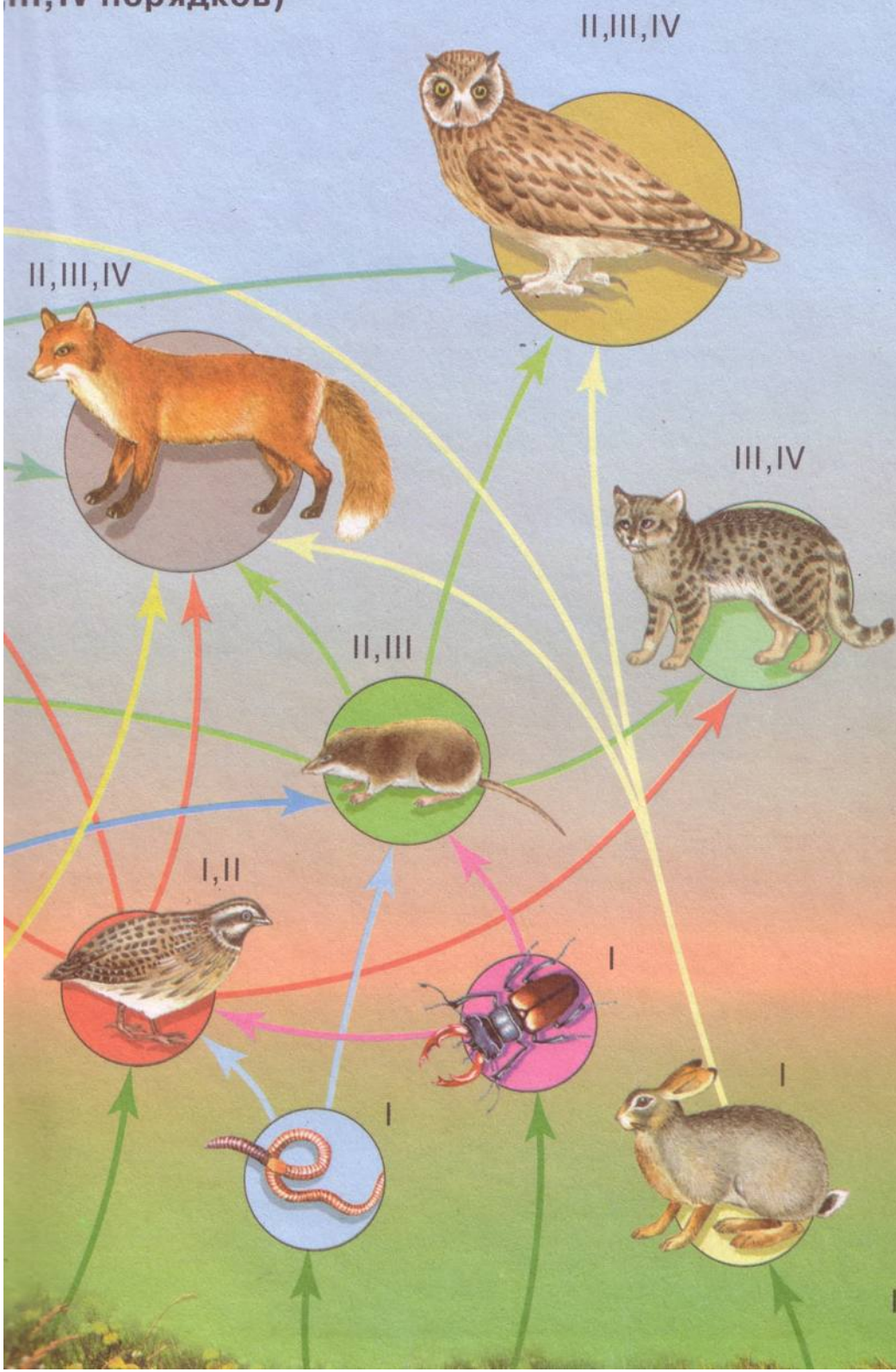
§ 50. Биология и будущее человека.....	309
Дополнительная литература и интернет-ресурс для углубления и расширения знаний.....	315
Предметный указатель.....	316
Словарь биологических терминов и понятий.....	321
Это интересно	326

СХЕМА ЦЕПЕЙ ВЫЕДАНИЯ В ЭКО

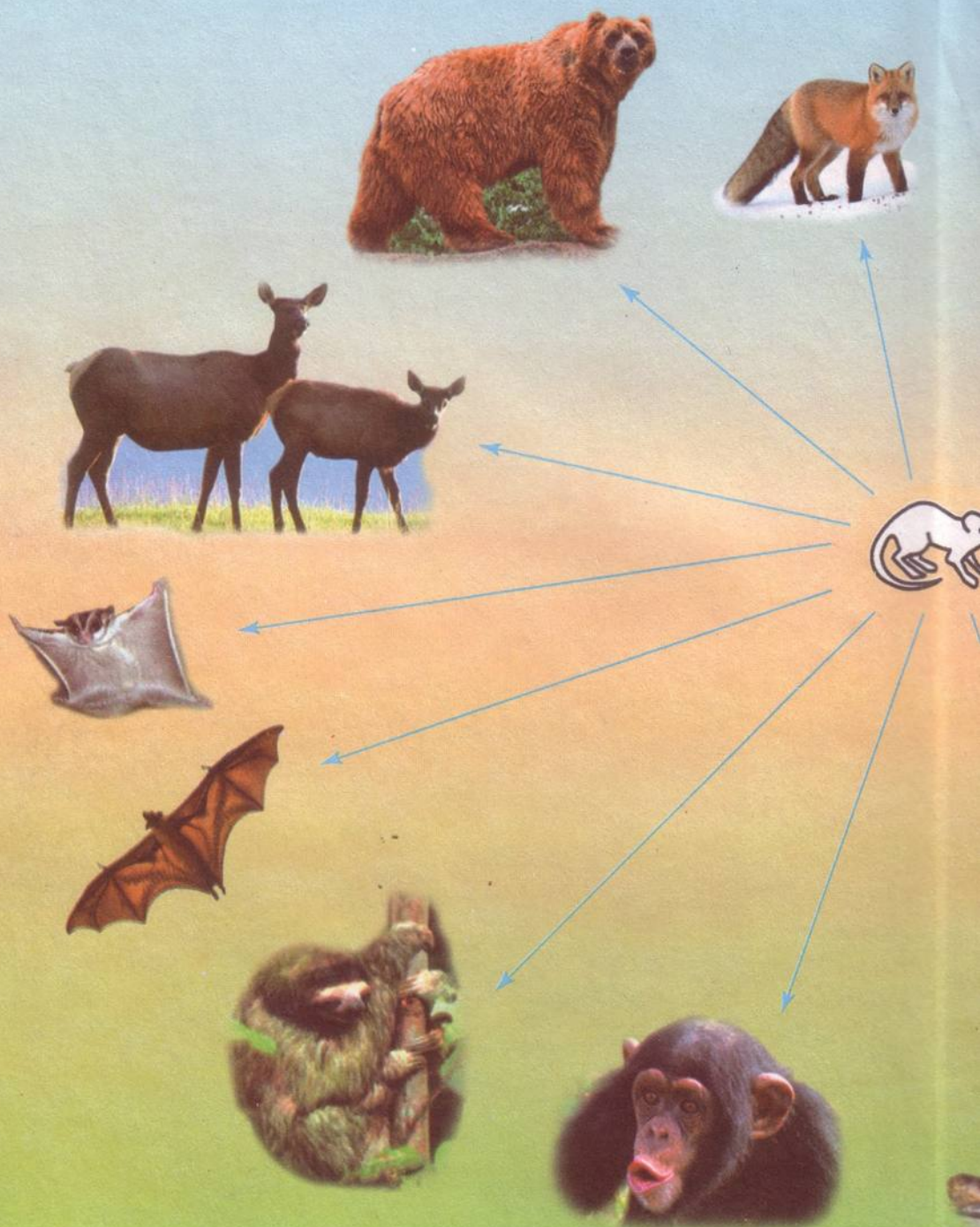
(консументы I, II, III, IV)



СИСТЕМЕ ПАСТБИЩНОГО ТИПА III, IV порядков)



МОНОФИЛЕТИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ СО
ОТ ГИПОТЕТИЧЕСКОГО ИС



ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КОПАЕМОГО ПРЕДКА

