ИННОВАЦИОННАЯ ШКОЛА



С.Б. Данилов, Н.И. Романова,
А.И. Владимирская

БИОЛОГИЯ

9 класс

«РУССКОЕ СЛОВО»

ИННОВАЦИОННАЯ ШКОЛА

**С.Б. Данилов, Н.И. Романова,
А.И. Владимирская**

БИОЛОГИЯ

**Учебник для 9 класса
общеобразовательных
организаций**

Рекомендовано Министерством образования и науки
Российской Федерации

Экспертное заключение № 10106-5215/401 от 14.10.2011 г. (научная экспертиза)
Экспертное заключение № 000496 2015 от 03.03.2015 г. (педагогическая экспертиза)
Экспертное заключение № ОЭЭУ-063 от 18.03.2015 г. (общественная экспертиза)

Соответствует Федеральному
государственному образовательному стандарту



**Москва
«Русское слово»
2015**

БИБЛИОТЕКА
ОКТЯБРЬСКОЙ
СРЕДНЕЙ ШКОЛЫ

УДК 373.167.1:57*09(075.3)
ББК 28.0я721
Д17

Данилов С.Б.

Д17 Биология: учебник для 9 класса общеобразовательных организаций / С.Б. Данилов, Н.И. Романова, А.И. Владимирская. — М.: ООО «Русское слово — учебник», 2015. — 344 с. — (Инновационная школа).

ISBN 978-5-00092-010-7

Учебник для 9 класса знакомит обучающихся с основами общей биологии. Учебный материал курса учитывает возрастные особенности восприятия и мышления девятиклассников. Основные понятия цитологии, генетики, селекции, экологии и других биологических наук излагаются логично, последовательно и доступно.

Учебник соответствует Федеральному государственному образовательному стандарту основного общего образования, является частью учебно-методического комплекта «Биология» и входит в систему учебников «Инновационная школа».

Учебник предназначен для общеобразовательных организаций: школ, гимназий, лицеев.

УДК 373.167.1:57*09(075.3)
ББК 28.0я721

ISBN 978-5-00092-010-7

© С.Б. Данилов, 2015
© Н.И. Романова, 2015
© А.И. Владимирская, 2015
© ООО «Русское слово — учебник», 2015

УВАЖАЕМЫЕ ДЕВЯТИКЛАССНИКИ!

В этом учебном году вы приступаете к изучению «Общей биологии», которая познакомит вас с основными и общими для всей живой природы закономерностями и явлениями. Эта наука объединяет дисциплины, которые исследуют наиболее характерные свойства живых систем — их химический состав и строение, обмен веществ и превращение энергии, наследственность и изменчивость. Весь материал данного учебника опирается на знания, которые вы получили на уроках биологии в предыдущих классах.

В содержании учебника выделено 10 глав. Первая из них посвящена повторению и углублению ваших знаний об уровнях организации живой материи, сущности и свойствах живых организмов. Дальнейшее изложение учебного материала соответствует уровням организации живой природы. Последовательно переходя от знакомства с низшими уровнями к изучению всё более сложно организованных систем, вы узнаете о происходящих в них процессах. Каждая глава предваряется небольшой вступительной статьёй, позволяющей чётко определить объекты и явления, с которыми вам предстоит познакомиться.

Приступая к изучению нового материала, обратите внимание на рубрики, помещённые в начале каждого параграфа. Вопросы рубрики «Вспомните» призваны проверить степень вашей готовности к уроку, ответы на них показывают, насколько хорошо вами усвоен предыдущий материал, знания которого потребуются при изучении новой темы. Рубрика «Как вы думаете» позволяет каждому продемонстрировать знания и высказать свои мнения относительно темы, которую вы ещё не изучали. Эти вопросы очень важны, так как, отвечая на них, вы учитесь мыслить самостоятельно — рассуждать, сопоставлять факты, устанавливать связи между предметами и явлениями, делать выводы. Не бойтесь ошибаться. В течение урока, знакомясь с текстом параграфа, вы получите подтверждение или опровержение своей точки зрения на исследуемый вопрос.

Перед подробным чтением текста параграфа познакомьтесь с его структурой, прочитайте подзаголовки, рассмотрите иллюстрации. Обратите внимание на наличие определений основных терминов и формулировок биологических законов, которые выделены ***жирным курсивом*** и помещены в рамки. Их необходимо выучить наизусть. Также в тексте присутствуют вспомогательные термины и понятия, выделенные *светлым курсивом*, они помогут вам лучше разобраться в новом материале.

В конце каждого параграфа помещён краткий вывод, который позволяет выделить главное в тексте, и рубрика «Запомните!», акцентирующая ваше внимание на ключевых понятиях, процессах и явлениях, изученных на уроке.

Чтобы проверить, насколько хорошо вами усвоен учебный материал параграфа, воспользуйтесь рубрикой «Проверьте свои знания», где помещены вопросы, ответы на которые можно найти в тексте, и рубрикой «Подумайте!», вопросы которой требуют самостоятельного ответа на основе имеющейся информации.

Рубрика «Задание» позволяет закрепить полученные вами знания на практике, она включает групповые и индивидуальные формы работы, которая может быть выполнена на уроке или дома.

Дополнительные сведения помещены в рубрику «Это интересно!». Они не требуют запоминания, их задача — расширение вашего кругозора.

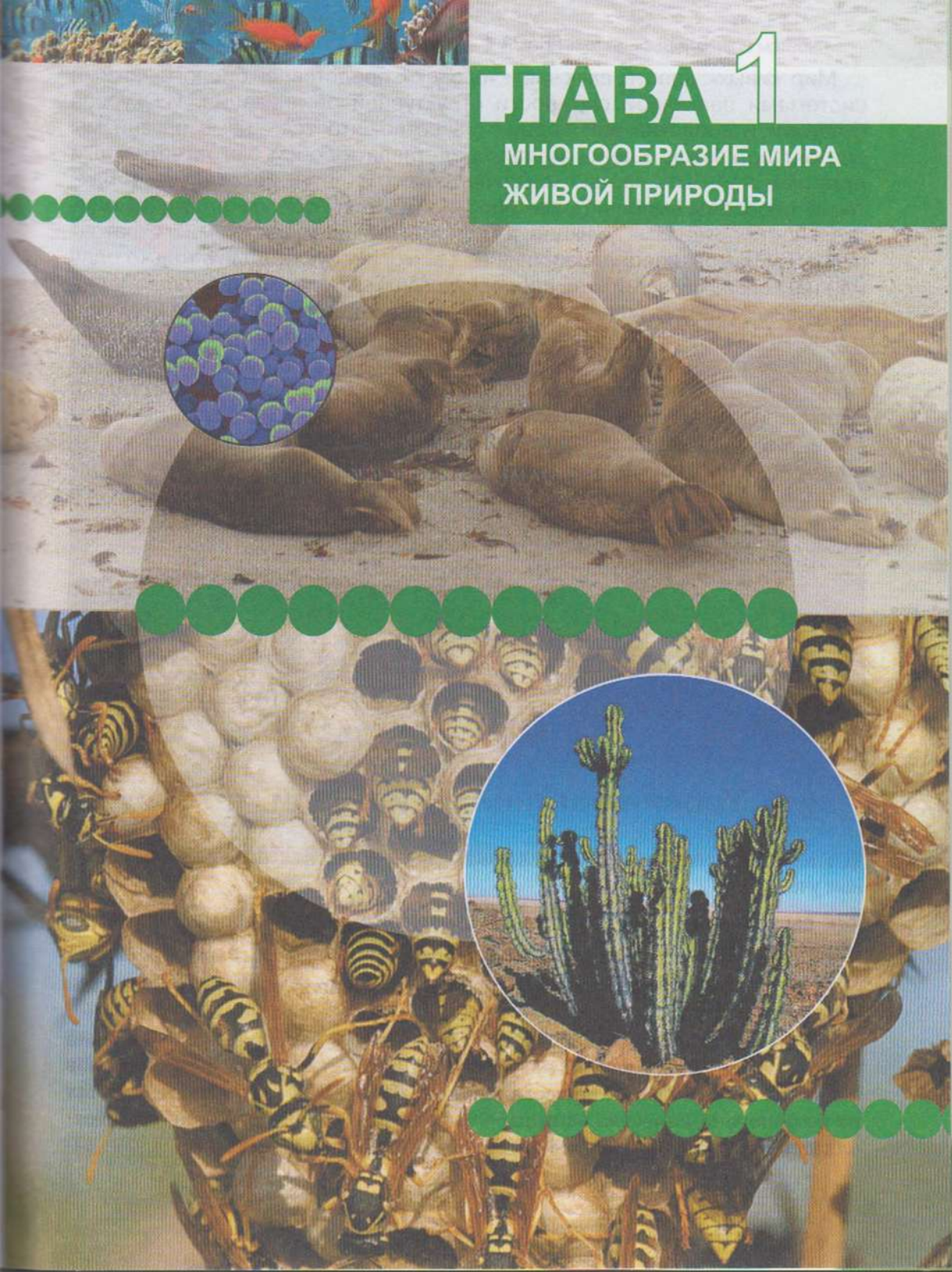
В конце учебника помещён краткий словарь основных терминов, который пригодится вам при подготовке к урокам.

Мы желаем вам успеха в изучении биологии.

Авторы

ГЛАВА 1

МНОГООБРАЗИЕ МИРА ЖИВОЙ ПРИРОДЫ



Мир живых существ, включая и человека, представлен биологическими системами различной сложности структурной организации. Из курсов ботаники и зоологии вам хорошо известно, что все живые организмы состоят из клеток. Клетка может представлять собой самостоятельный организм или быть частью многоклеточного. Клетки простейших и бактерий способны выполнять все необходимые для обеспечения жизнедеятельности организма функции, а клетки, входящие в состав многоклеточных организмов, специализированы, т.е. могут осуществлять только одну или несколько функций и не способны самостоятельно существовать вне организма. Клетки, ткани и органы в сумме ещё не представляют собой целостную структуру, лишь их взаимодействие формирует организм, функционирующий как единое целое. Группа организмов одного вида также является целостной биологической структурой (популяцией) только благодаря существованию тесных взаимосвязей между отдельными особями, а в основе целостной структуры биогеоценоза лежат связи между всеми его компонентами.

В результате сложных и многочисленных взаимодействий в процессе эволюции возникло всё многообразие мира живой природы.



§ 1. Уровни организации живой материи

Вспомните. *Какие методы исследования живой природы используют современные учёные?*

Как вы думаете. *Какие вещества называются биополимерами? Что представляет собой глобальный круговорот веществ?*

В настоящее время выделяют несколько уровней организации живой материи (рис. 1).

1. Молекулярный. Любая живая система, как бы сложно она ни была организована, проявляется на уровне функционирования биополимеров (молекул органических веществ: белков, ДНК, РНК и др.), построенных из большого количества единиц — мономеров. На этом уровне осуществляется копирование и передача наследственной информации.

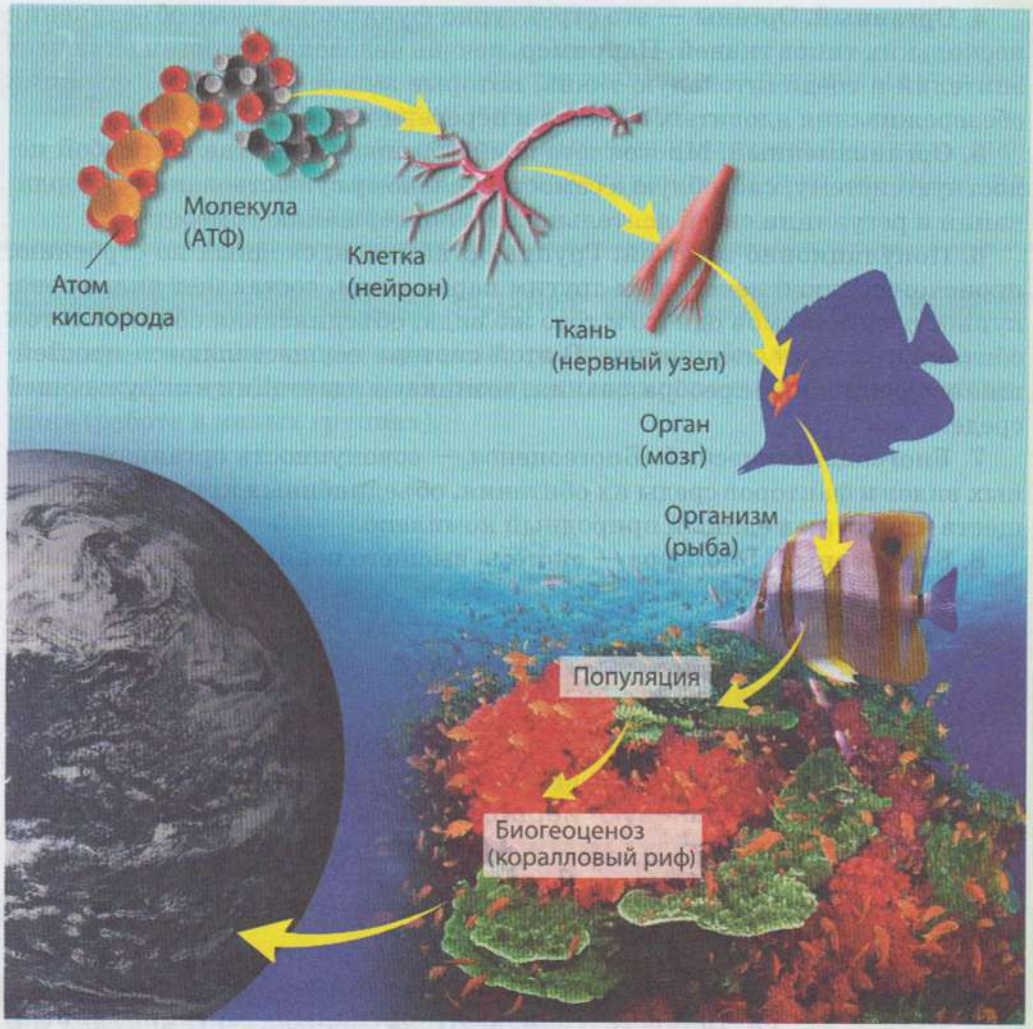


Рис. 1. Уровни организации живой материи

2. Клеточный. Клетка является структурной и функциональной единицей живых организмов, она представляет собой саморегулирующуюся, самовоспроизводящуюся живую систему. Свободноживущих неклеточных форм жизни на Земле не существует. С этого уровня начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии.

3. Тканевый. Ткань представляет собой совокупность клеток и межклеточного вещества, объединённых выполнением общей функции.

4. Органный. Органы — это структурно-функциональные объединения нескольких типов тканей. Например, печень человека как орган включает эпителий и соединительную ткань, которые вместе выполняют функции обезвреживания ядовитых веществ и переваривания пищи.

5. Организменный. Многоклеточный организм представляет собой целостную систему, способную к самостоятельному существованию, координации и регуляции своей деятельности и поддержанию гомеостаза.

6. Популяционно-видовой. Группа организмов, сходных по строению, происхождению и некоторым другим параметрам, составляет вид, а совокупность организмов одного и того же вида, объединённая общим местом обитания, создаёт популяцию. В этой системе осуществляются простейшие эволюционные преобразования, возникают адаптации к окружающей среде.

7. Биогеоценотический. Биогеоценоз — совокупность организмов разных видов и факторов среды их обитания, объединённых круговоротом веществ и энергии в единый природный комплекс.

8. Биосферный. Биосфера — система высшего порядка, охватывающая все явления жизни на Земле. На этом уровне происходит активное взаимодействие живого и неживого вещества планеты, осуществляется глобальный круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов.

Уровни организации жизни (уровни организации живой материи) — структурная организация биологических систем, отражающая их уровневую иерархию в зависимости от степени сложности.



Запомните!

Уровни организации живой материи: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический, биосферный.



Проверьте свои знания

1. Перечислите уровни организации живой материи.
2. Какие процессы жизнедеятельности биологических систем протекают на клеточном уровне?
3. На каком уровне организации живой материи начинаются эволюционные преобразования?



Подумайте!

1. В чём заключается взаимосвязь различных уровней организации живой материи?
2. Какие современные науки изучают процессы, происходящие на молекулярном уровне организации живой природы?

ЗАДАНИЕ

Опираясь на имеющиеся у вас знания из курсов биологии и химии, составьте таблицу «Уровни организации живой природы и методы их изучения» (работа в малых группах).



§ 2. Свойства живых систем

Вспомните. *Приведите примеры саморегуляции физиологических процессов в организме.*

Как вы думаете. *В чём сущность онтогенеза и филогенеза? Каково эволюционное значение изменчивости? Что такое дискретность?*

Рассмотрим общие, характерные для всего живого, свойства и их отличия от сходных процессов, протекающих в неживой природе.

Обмен веществ. Все живые организмы способны к обмену веществ с окружающей средой, поглощая из неё необходимые вещества и выделяя наружу продукты жизнедеятельности (рис. 2).

В отличие от обменных процессов, происходящих в неживой природе, у живых организмов они имеют качественно иной уровень. В живых системах наблюдаются процессы преобразования химических веществ.

Самовоспроизведение, или репродукция, — способность к размножению. Потомство в основных своих чертах обычно похоже на родителей:



Рис. 2. Обмен веществ в клетке

кошки воспроизводят котят, собаки — щенят (рис. 3). Из семян одуванчика вырастает одуванчик.

В основе самовоспроизведения лежит образование новых молекул и структур на основе информации, заложенной в последовательности нуклеотидов ДНК. Следовательно, самовоспроизведение тесно связано с явлением наследственности.

Наследственность. Заключается в способности организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение. Она обусловлена стабильностью ДНК, т.е. постоянством строения её молекул.

Изменчивость. Это способность организмов приобретать новые признаки и свойства. В основе её лежит изменение биологических матриц.

Рис. 3. Передача наследственных признаков у животных при размножении









Изменчивость создаёт разнообразный исходный материал для естественного отбора, т.е. отбора наиболее приспособленных к конкретным условиям особей.

Рост и развитие. Рост живого существа проявляется в увеличении его размеров за счёт самовоспроизведения отдельных клеток организма. Одновременно с этим в организме происходят необратимые изменения, выражающиеся в структурных и функциональных перестройках органов и их систем. Развитие живой материи представлено индивидуальным развитием, или онтогенезом, и историческим развитием, или филогенезом.

На протяжении онтогенеза постепенно проявляются индивидуальные качества организма. Независимо от способа размножения все дочерние особи получают по наследству только генетическую информацию, т.е. возможность проявить те или иные признаки. В процессе развития, под действием различных факторов, формируется специфическая структурная организация живого существа. Если ***онтогенез*** — это индивидуальное развитие каждой отдельной особи, то эволюционное развитие вида, к которому она относится, называется ***филогенезом. Эволюция*** — это необратимое и направленное развитие живой природы, сопровождающееся образованием новых видов и прогрессивным усложнением форм жизни. Результатом эволюции является всё многообразие живых организмов на Земле.

Раздражимость. В процессе эволюции у живых организмов выработалось и закрепилось свойство избирательно реагировать на изменения внешней и внутренней среды. Это свойство носит название раздражимости. Реакция многоклеточных животных на раздражение осуществляется при помощи нервной системы и называется ***рефлексом***.

Организмы, не имеющие нервной системы, например простейшие или растения, лишены рефлексов. Их реакции, выражающиеся в изменении характера движения или роста, принято называть ***таксисами*** или ***тропизмами***, прибавляя для их обозначения название раздражителя. Например, движения растений или простейших под действием света — проявление *фототропизма* (рис. 4).

Рис. 4. Фототропизм



Дискретность (от *лат.* discretus — прерывистый, разделённый) — всеоб-

щее свойство материи. Так, из курсов физики и общей химии известно, что каждый атом состоит из элементарных частиц, а молекулы формируются из атомов. Из простых молекул образуются более сложные соединения или кристаллы и т.д. Жизнь на Земле также проявляется в виде дискретных форм. Это означает, что отдельный организм или иная биологическая система (вид, биоценоз и др.) состоит из отдельных изолированных, т.е. обособленных или отграниченных в пространстве, но тем не менее тесно связанных и взаимодействующих между собой частей, образующих структурно-функциональное единство. Дискретность строения организма — основа его структурной упорядоченности. Она создаёт возможность постоянного самообновления его путём замены «износившихся» структурных элементов (молекул, органоидов клетки, целых клеток).

Ритмичность направлена на согласование функций организма с окружающей средой, т.е. на приспособление к периодически меняющимся условиям существования.

В биологии под ритмичностью понимают периодические изменения интенсивности физиологических функций с различными периодами колебаний (от нескольких секунд до года и столетия). Хорошо известны суточные ритмы сна и бодрствования у человека, сезонные ритмы активности и спячки у некоторых млекопитающих (суслики, ежи, медведи).

Энергозависимость. Живые тела представляют собой «открытые» для поступления энергии системы. Это понятие заимствовано из физики. Под «открытыми» понимают такие системы, в которых непрерывно происходит поступление и удаление веществ, а также обмен энергией со средой. Живые организмы существуют до тех пор, пока в них протекают эти процессы.



Рис. 5. Ф. Энгельс

Таким образом, живые организмы резко отличаются от объектов физики и химии — неживых систем — своей исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. Эти отличия придают жизни качественно новые свойства. Живое представляет собой особую ступень развития материи. На самом деле очень трудно дать строгое определение, что же такое «жизнь». Одно из определений с материалистических позиций около 150 лет назад дал Фридрих Энгельс (1820—1895) (рис. 5):

«Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел».

Достижения биологии нашего времени позволили вскрыть новые черты, характерные для живых организмов, и на этом основании дать более подробное определение понятия «жизнь». В XX в. отечественный учёный Михаил Владимирович Волькенштейн (1912—1992) (рис. 6) определяет это понятие так: «Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот».



Рис. 6. М.В. Волькенштейн

Живые организмы отличаются от объектов неживой природы более сложной организацией и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. Все живые системы характеризуются общими свойствами.



Запомните!

Свойства живых систем: обмен веществ, самовоспроизведение, наследственность, изменчивость, рост и развитие, раздражимость, дискретность, ритмичность, энергозависимость.



Проверьте свои знания

1. Какими основными свойствами характеризуются живые системы?
2. Чем отличаются обменные процессы в неживой природе от обмена веществ живых организмов?
3. Что такое самовоспроизведение (репродукция) живых организмов? Что лежит в его основе?
4. Каково значение наследственности в поддержании жизни на Земле?
5. Дайте определение биологической эволюции.

6. Что такое развитие? Какие формы развития вам известны?
7. Приведите примеры дискретности организации живых систем.
8. В чём состоит значение ритмичности процессов жизнедеятельности?
9. Дайте современное определение жизни.



Подумайте!

1. Почему живые организмы называют открытыми системами?
2. Какое значение для приспособления к условиям существования имеет раздражимость?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Раздражимость и примеры её проявления в природе» (работа в малых группах).



ГЛАВА 2

ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

Множество одноклеточных организмов представляют собой существующие отдельно друг от друга клетки. Тело всех многоклеточных — животных и растений — построено из большего или меньшего числа клеток, которые являются своего рода блоками, составляющими сложный организм. Независимо от того, представляет собой клетка целостную живую систему или её отдельную часть, она наделена набором признаков и свойств, которые являются общими для всех клеток.

В состав клетки входит около 70 химических элементов Периодической системы Дмитрия Ивановича Менделеева, встречающихся и в неживой природе. Это одно из доказательств общности живой и неживой материи. Однако соотношение химических элементов в них различно. В зависимости от количественного содержания в клетке химические элементы подразделяют на несколько групп.

Первую группу (около 98% массы клетки) образуют четыре элемента: *водород, кислород, углерод* и *азот*. Их называют ***макроэлементами***. Это главные компоненты всех органических соединений. Вместе с двумя элементами второй группы — *серой* и *фосфором*, являющимися необходимыми компонентами молекул биологических полимеров (от *греч.* poly — много, meros — часть) — белков и нуклеиновых кислот, — их часто называют *биоэлементами*.

В меньших количествах в состав клетки кроме упомянутых фосфора и серы входят шесть элементов: *калий, натрий, кальций, магний, железо* и *хлор*. Каждый из них выполняет важную функцию в клетке. Например, Na, K и Cl обеспечивают проницаемость клеточных мембран для различных веществ и проведение импульса по нервному волокну. Ca и P участвуют в формировании костной ткани, определяя прочность костей скелета. Кроме того, Ca — один из факторов, от которых зависит нормальная свёртываемость крови. Fe входит в состав гемоглобина — белка эритроцитов, участвующего в переносе кислорода от лёгких к тканям. Наконец, Mg в клетках растений включён в хлорофилл — пигмент, обусловливающий фотосинтез, а у животных входит в состав биологических катализаторов — ферментов, участвующих в биохимических превращениях.

Все остальные элементы (*цинк, медь, йод, фтор, кобальт, марганец, молибден, бор* и др.) содержатся в очень малых количествах. Общий их вклад в массу клетки всего 0,02%. Поэтому их называют ***микроэлементами***. Однако они имеют большое значение. Микроэлементы входят в состав ферментов, витаминов и гормонов — веществ, обладающих большой биологической активностью. Так, недостаток I, входящего в состав гормона щитовидной железы — тироксина, приводит к уменьшению его образования, гипофункции органа и развитию заболевания. Zn входит

в состав ряда ферментов, гормона поджелудочной железы — инсулина, усиливает активность половых гормонов. Со — необходимый компонент витамина B_{12}, участвующего в процессах синтеза нуклеиновых кислот и в белковом обмене. Он также очень важен для кроветворения.

Рассмотрим подробнее особенности химического состава элементарной единицы строения живых организмов — клетки.



§ 3. Неорганические вещества, входящие в состав клетки

Вспомните. *Каково значение воды для живых организмов?*

Как вы думаете. *Что такое буферность?*

Вода. Самое распространённое неорганическое соединение в живых организмах — вода. Её содержание колеблется в широких пределах: в клетках эмали зубов она составляет по массе около 10%, а в клетках развивающегося зародыша — более 90%. В среднем в многоклеточном организме вода составляет около 75—80% массы тела.

Роль воды в клетке огромна, потому что без неё жизнь на нашей планете не могла бы существовать. Для живых организмов это не только необходимый компонент живых клеток, но зачастую ещё и среда обитания. Функции воды во многом определяются её химическими и физическими свойствами.

В качестве растворителя вода обеспечивает как приток веществ в клетку, так и удаление из неё продуктов жизнедеятельности, поскольку большинство химических соединений может проникнуть через наружную клеточную мембрану только в растворённом виде.

Не менее важна роль воды как участника внутриклеточных химических реакций. Под действием некоторых катализаторов — ферментов — она вступает в реакции гидролиза, т.е. реакции, при которых к свободным валентностям различных молекул присоединяются группы OH^- или H^+ воды. В результате образуются новые вещества с новыми свойствами.

БИБЛИОТЕКА ОКТЯБРЬСКОЙ СРЕДНЕЙ ШКОЛЫ

Вода обладает хорошей теплопроводностью и большой теплоёмкостью, поэтому температура внутри клетки остаётся неизменной или её колебания оказываются значительно меньшими, чем в окружающей клетку среде.

Минеральные соли. Большая часть неорганических веществ клетки находится в виде солей — либо в ионном состоянии, либо в виде твёрдой нерастворимой соли. Среди первых большое значение имеют катионы K^+, Na^+, Ca^{2+}, которые обеспечивают такое важнейшее свойство живых организмов, как раздражимость. В тканях многоклеточных животных кальций входит в состав межклеточного «цемента», обусловливающего сцепление клеток между собой и упорядоченное их расположение в тканях. От концентрации солей внутри клетки зависят буферные свойства клетки.

Основная масса Ca и P используется для построения костной ткани. Они входят также в состав раковин моллюсков, обеспечивая прочность этих образований.

Буферность — способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию своего содержимого на постоянном уровне.

Внутри клетки буферность обеспечивается главным образом анионами $H_2PO_4^-$, Cl^- и HPO_4^{2-}. Во внеклеточной жидкости и в крови роль буфера играют H_2CO_3 и HCO_3^-. Анионы слабых кислот и слабые щёлочи связывают ионы водорода и гидроксил-ионы (OH^-), благодаря чему реакция внутри клетки практически не меняется.

На уровне химических элементов различий между объектами живой и неживой природы нет. Неорганическими веществами, входящими в состав клеток, являются вода и минеральные соли. Все они содержатся в определённом количестве и выполняют различные функции.



Запомните!

Неорганические вещества клетки: вода, минеральные соли. Буферность клетки.



Проверьте свои знания

1. Какие химические элементы входят в состав клетки?
2. Что такое микроэлементы? Приведите примеры и охарактеризуйте их биологическое значение.
3. Перечислите неорганические вещества, входящие в состав клетки.
4. В чём заключается биологическая роль воды? Минеральных солей?

5. Что такое буферность? Какие вещества обусловливают буферные свойства клетки?



Подумайте!

1. Почему кислород, водород, азот, углерод, серу и фосфор называют биоэлементами?
2. О чём свидетельствует отсутствие различий между объектами живой и неживой природы на уровне химических элементов?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Химические элементы и их биологическая роль» (работа в малых группах).



§ 4. Органические вещества, входящие в состав клетки. Белки

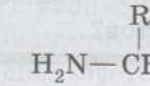
Вспомните. *Какие функции в организме выполняют белки: гемоглобин, актин и миозин, кератин, иммуноглобулины?*

Как вы думаете. *Какие вещества называются полимерами? Катализаторами? В чём суть явления денатурации?*

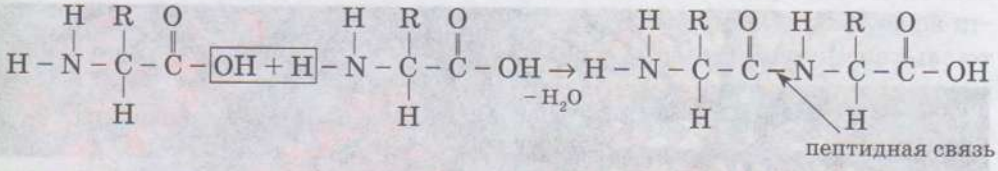
Органические соединения составляют в среднем 20—30% массы клетки живого организма. К ним относят белки, нуклеиновые кислоты и углеводы, а также жиры и ряд небольших молекул — гормоны, пигменты, аминокислоты, простые сахара, нуклеотиды и т.д. Различные типы клеток отличаются количеством содержащихся в них органических соединений. Так, в растительных клетках преобладают углеводы, а белки, наоборот, в большем количестве содержатся в животной клетке (40—50% против

20—35% в растительной). Тем не менее каждая из групп органических веществ в клетке любого типа выполняет сходные функции.

Химический состав и строение молекулы белка. Среди органических веществ клетки белки занимают первое место как по количеству, так и по значению. Это высокомолекулярные полимерные соединения, мономерами которых являются аминокислоты. В организме человека встречается 5 млн типов белковых молекул, отличающихся не только друг от друга, но и от белков других организмов. Такое разнообразие обеспечивается комбинацией всего лишь 20 разных аминокислот. Общая формула аминокислоты выглядит так:



В левой части молекулы расположена аминогруппа ($—NH_2$), которая обладает свойствами основания; справа — карбоксильная группа (COOH) — кислотная, характерная для всех органических кислот. Этим обусловлена их способность к взаимодействию друг с другом при помощи ковалентной, или пептидной, связи. Образование её происходит за счёт аминогруппы одной аминокислоты и карбоксильной группы другой с выделением молекулы воды:



Аминокислоты отличаются друг от друга строением боковой цепи (R-группы): у аланина, например, это метильная группа (CH_3), R-группа цистеина содержит серу — CH_2SH, другие аминокислоты имеют более сложные боковые радикалы, которые могут быть гидрофильными или гидрофобными.

Пространственная организация молекулы белка. Специфические биологические функции белков (ферментов, гормонов) зависят от их пространственной конфигурации, нарушение которой ведёт к потере биологической активности.

Выделяют четыре уровня структурной организации молекулы белка (рис. 7). Первичная структура является аминокислотной последовательностью. Вторичная структура может быть представлена спиральными (α-спирали), складчатыми (β-складки) и некоторыми другими структурами, которые стабилизированы водородными связями между карбоксильными и аминогруппами соседних витков или слоёв.

Третичная структура характеризует пространственную укладку молекул белка, образованных одной полипептидной цепью. Она имеет прямое отношение к форме молекул белка, которая может быть шарообразной (глобулярной) или нитевидной (фибриллярной).

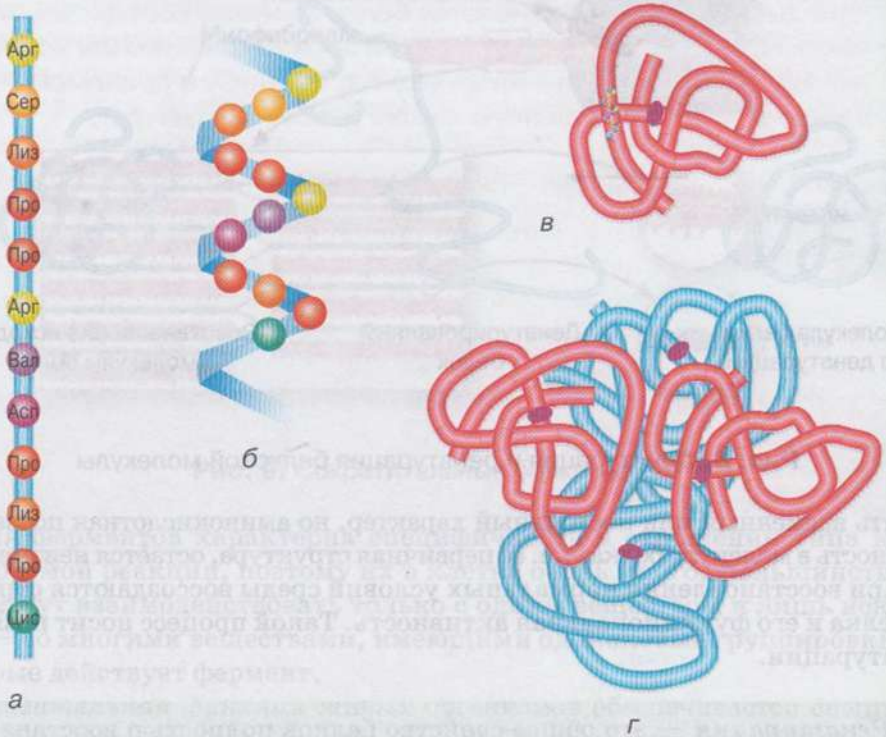


Рис. 7. Структуры молекулы белка: *а* — первичная, *б* — вторичная, *в* — третичная, *г* — четвертичная (глобула)

Четвертичная структура характеризует пространственное взаиморасположение субъединиц белка в том случае, если он состоит более чем из одной полипептидной цепи.

Нарушения пространственной конфигурации молекулы белка. Даже незначительные изменения физических условий, pH-среды, температуры или обработка водными растворами некоторых неорганических веществ могут вызвать нарушение структуры молекулы. В белках, подвергнутых таким воздействиям, происходит денатурация (рис. 8).

Денатурация — это утрата структуры, присущей данной белковой молекуле.

Молекула белка развёртывается и утрачивает способность выполнять свою обычную функцию, теряет биологическую активность. Это изменение может

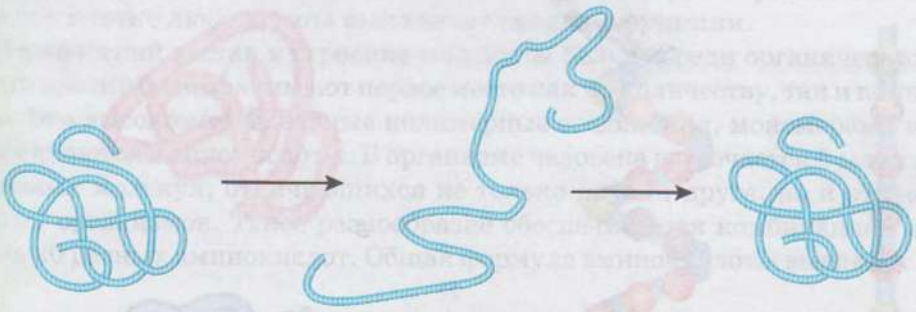


Рис. 8. Денатурация и ренатурация белковой молекулы

носить временный или постоянный характер, но аминокислотная последовательность в молекуле белка, т.е. её первичная структура, остаётся неизменной.

При восстановлении нормальных условий среды воссоздаются структура белка и его функциональная активность. Такой процесс носит название ренатурации.

Ренатурация — это общее свойство белков полностью восстанавливать утраченную структуру.

Данное свойство широко используется в медицинской и пищевой промышленности для приготовления некоторых медицинских препаратов, например антибиотиков, вакцин, сывороток, ферментов, для получения пищевых концентратов, длительное время сохраняющих в высушенном виде свои питательные свойства.

Функции белков в клетке чрезвычайно многообразны.

Строительная функция — одна из важнейших. Белки участвуют в образовании всех клеточных мембран и органоидов клетки.

Каталитическая функция имеет исключительно большое значение. Все ферменты — вещества белковой природы, они ускоряют химические реакции, протекающие в клетке, в десятки и сотни тысяч раз. Они присутствуют во всех живых организмах. Ферменты функционируют в водной среде при обычном атмосферном давлении, при температуре около 37° С и значениях pH от 2 до 10 в отличие от неорганических катализаторов, которые активны, как правило, при высоком атмосферном давлении и более высоких температурах.

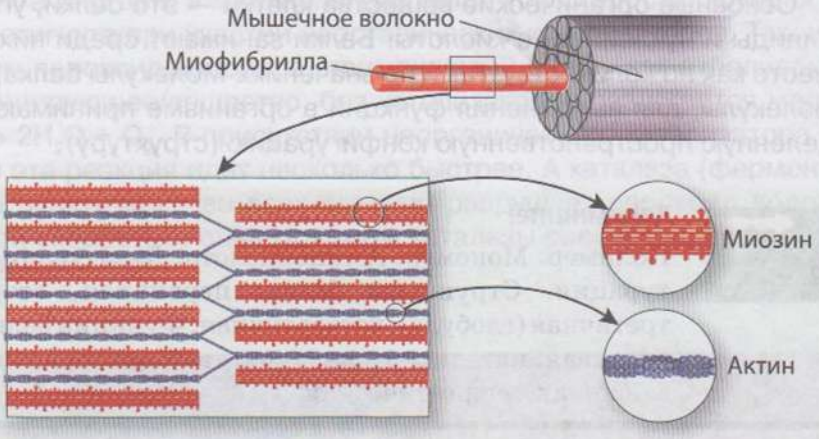


Рис. 9. Сократительные белки мышц

Для ферментов характерна специфичность в отношении типа катализируемой реакции, поэтому их в клетке очень много. Большинство из них могут взаимодействовать только с одним веществом и лишь некоторые — со многими веществами, имеющими одинаковые группировки, на которые действует фермент.

Двигательная функция живых организмов обеспечивается специальными сократительными белками (рис. 9). Эти белки участвуют во всех видах движения, к которым способны клетки и организмы: образование псевдоподий, мерцание ресничек и биение жгутиков у простейших, сокращение мышц у многоклеточных животных, движение листьев у растений и др.

Транспортная функция белков заключается в присоединении химических элементов (например, кислорода) или биологически активных веществ (гормонов) и переносе их к различным тканям и органам тела.

Защитная функция. При поступлении в организм чужеродных белков или микроорганизмов в белых кровяных тельцах — лейкоцитах — образуются особые белки — антитела. Они связывают и обезвреживают несвойственные организму вещества (антигены).

Энергетическая функция. Белки служат одним из источников энергии в клетке, т.е. выполняют энергетическую функцию. При полном расщеплении 1 г белка выделяется 17,6 кДж энергии.

Рецепторная (сигнальная) функция. Большое значение для функционирования организмов имеют особые белки-рецепторы, которые встроены в плазматические мембраны клеток. Они служат для восприятия и преобразования различных сигналов, поступающих из окружающей среды или от других клеток.

Основные органические вещества клетки — это белки, углеводы, липиды и нуклеиновые кислоты. Белки занимают среди них первое место как по количеству, так и по значению. Молекулы белка, макромолекулы, для выполнения функций в организме принимают определённую пространственную конфигурацию (структуру).



Запомните!

Полимер. Мономер. Аминокислота. Денатурация. Ренатурация. Структуры белка: первичная, вторичная, третичная (глобула), четвертичная. Функции белка: строительная, каталитическая, двигательная, транспортная, защитная, энергетическая.



Проверьте свои знания

1. Перечислите органические вещества, входящие в состав клетки.
2. Из каких простых органических соединений состоят белки?
3. Что такое пептиды? Что такое первичная структура белка? Как образуется первичная структура белка?
4. За счёт каких связей формируется вторичная и третичная структура белка?
5. Что такое денатурация? Каковы этапы денатурации белка?
6. Какие функции белков вам известны?



Подумайте!

1. Какое значение для человека имеет обратимая и необратимая денатурация?
2. Будут ли действовать биологические катализаторы при высоких температурах?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Структурная организация молекулы белка и удерживающие её связи» (работа в малых группах).

Это интересно!

Самое важное отличие ферментов от других катализаторов заключается в том, что скорость реакций, катализируемых ферментами, в десят-

ки тысяч, а иногда и в миллионы раз выше той скорости, которая может быть достигнута при участии неорганических катализаторов. Так, известный всем пероксид водорода, применяемый в быту как отбеливающее и дезинфицирующее вещество, без катализаторов разлагается медленно: $2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$. В присутствии неорганического катализатора (солей железа) эта реакция идёт несколько быстрее. А каталаза (фермент, имеющийся практически во всех клетках) разрушает пероксид водорода с огромной скоростью: одна молекула каталазы расщепляет в 1 мин более 5 млн молекул H_2O_2.



§ 5. Углеводы. Липиды. Нуклеиновые кислоты

Вспомните. *В каких продуктах содержится много углеводов, жиров?*

Как вы думаете. *Почему второе название углеводов сахариды? Каково строение молекулы ДНК?*

Углеводы, или сахариды, — органические вещества с общей формулой $C_n(H_2O)_m$. У большинства число молекул воды вдвое превышает количество атомов углерода, поэтому эти вещества были названы углеводами.

В животной клетке содержание углеводов составляет 1—2%, иногда 5%. Наиболее богаты углеводами растительные клетки, где их содержание в некоторых случаях достигает 90% сухой массы (клубни картофеля, семена).

Углеводы подразделяют на три главных класса: моносахариды, олигосахариды и полисахариды. ***Моносахариды*** — это простые сахара. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле среди моносахаридов различают триозы — 3 атома, тетрозы — 4, пентозы — 5, гексозы — 6, гептозы — 7 атомов углерода (рис. 10). Из шестиуглеродных моносахаридов наиболее важны *глюкоза*, *фруктоза* и *галактоза*. Глюкоза содержится в крови (3,8—7,2 ммоль/л). Пентозы — *рибоза* и *дезоксирибоза* — входят в состав нуклеиновых кислот.

Соединения, содержащие 2—10 моносахаридных остатков, называют ***олигосахаридами***. Их гидролиз приводит к получению моносахаридов. Наиболее важные дисахариды — мальтоза, лактоза и сахароза. Они образуют-



Рис. 10. Моносахариды

ся в результате реакции конденсации (соединения) между двумя моносахаридами, обычно гексозами. *Мальтоза* образуется из крахмала в процессе его переваривания, она состоит из двух остатков глюкозы. *Лактоза*, или молочный сахар, содержится только в молоке, состоит из глюкозы и галактозы. *Сахароза* — тростниковый сахар — наиболее распространена в растениях. В её состав входят глюкоза и фруктоза.

Сложные углеводы, образованные остатками многих моносахаридов (более 10), называют ***полисахаридами***. Мономером таких полисахаридов, как *крахмал*, *гликоген*, *целлюлоза*, является глюкоза.

Углеводы выполняют две основные функции: строительную и энергетическую. Например, целлюлоза образует стенки растительных клеток; сложный полисахарид *хитин* — главный структурный компонент наружного скелета членистоногих. Строительную функцию хитин выполняет и у грибов. Углеводы играют роль основного источника энергии в клетке. В процессе окисления 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж энергии. Крахмал у растений и гликоген у животных, откладываясь в клетках, служат резервом пищи и энергии.

Липиды, или жиры, — нерастворимые в воде органические вещества. Это группа соединений, отличающихся большим разнообразием. Настоящие липиды — это сложные эфиры жирных кислот и какого-либо спирта. Жирные кислоты, являющиеся компонентами липидов, в свободном виде в природе встречаются редко. Те жирные кислоты, которые входят в состав липидов, состоят из длинной цепи атомов углерода и водорода, соединённой с карбоксильной группой (—COOH). Именно углеводородные «хвосты» молекул определяют многие свойства липидов, в том числе и нерастворимость их в воде. Углеводородные «хвосты» гидрофобны, т.е. не смачиваются водой.

Самые распространённые из липидов, встречающихся в природе, являются эфирами жирных кислот и глицерина $CH_2OH—CHOH—CH_2OH$. Одна, две или три гидроксильные группы глицерина могут вступать в реакцию конденсации с жирной кислотой. Чаще всего в реакцию вступают все три гидроксильные группы, образуя *триглицериды*. Их принято делить на жиры и масла в зависимости от того, остаются ли они твёрдыми при 20 °C (жиры) или имеют при этой температуре жидкую консистенцию (масла).

Основная функция триглицеридов — служить энергетическим «резервуаром». Калорийность липидов выше энергетической ценности углеводов. В ходе расщепления 1 г жиров до CO_2 и H_2O освобождается 38,9 кДж энергии. Содержание жира в клетке колеблется в пределах 5—15% от массы сухого вещества. В клетках жировой ткани количество жира возрастает до 90%. В организме животных, впадающих в спячку, накапливается избыток жира, у позвоночных животных жир откладывается ещё и под кожей — в так называемой подкожной клетчатке, где он служит для теплоизоляции. Одним из продуктов окисления жиров является вода. Эта метаболическая вода очень важна для обитателей пустынь. Так, жир, которым заполнен горб верблюда, служит в первую очередь не источником энергии, а источником воды.

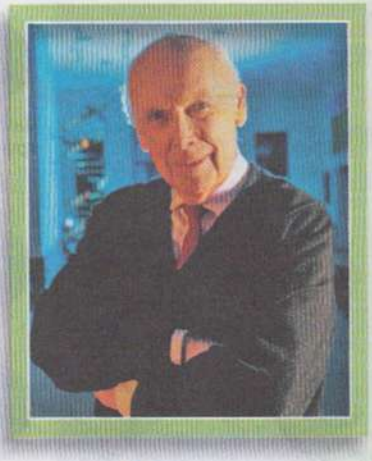


Рис. 11. Дж. Уотсон

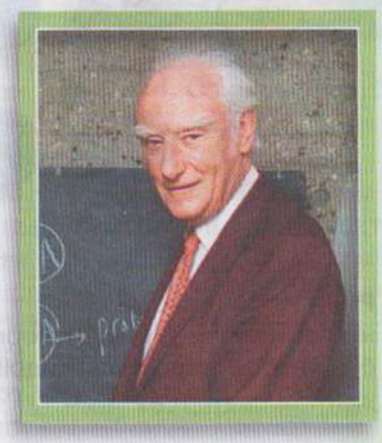


Рис. 12. Ф. Крик

Очень важную роль для живых организмов играют *фосфолипиды*, являющиеся компонентами мембран, т.е. выполняющими строительную функцию. Из липидов можно отметить также *воск*, который используется у растений и животных в качестве водоотталкивающего покрытия. Из воска пчёлы строят соты. Широко представлены в животном и растительном мире *стероиды*. Они выполняют ряд важных биохимических и физиологических функций — это желчные кислоты и их соли, половые гормоны, витамин D, холестерол, гормоны коры надпочечников и т.д.

Нуклеиновые кислоты. Их значение в клетке трудно переоценить. Особенности их химического строения обеспечивают возможность хранения, переноса и передачи по наследству дочерним клеткам информации о структуре белковых молекул, которые синтезируются в каждой клетке. Большинство свойств и признаков клеток обусловлено белками, поэтому понятно, что стабильность нуклеиновых кислот — важнейшее условие нормальной жизнедеятельности клеток и целых организмов. Изучение структуры нуклеиновых кислот, которую впервые установили американский биолог Джеймс Уотсон (р. 1928) (рис. 11) и английский физик Френсис Крик (1916—2004) (рис. 12), имеет исключительно важное значение для пони-

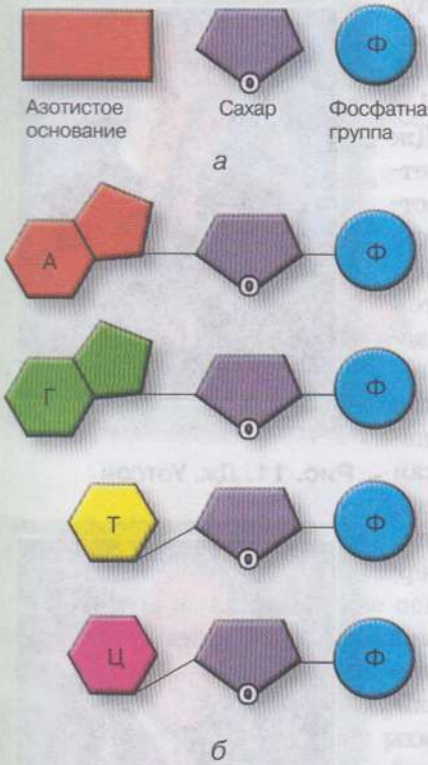


Рис. 13. Схема строения нуклеотида: *а* — общая формула, *б* — четыре типа нуклеотидов

мания механизма наследования признаков у организмов и закономерностей функционирования как отдельных клеток, так и клеточных систем — тканей и органов.

Нуклеиновые кислоты — это полимеры, построенные из огромного числа мономерных единиц, называемых *нуклеотидами*. Молекула нуклеотида состоит из трёх частей: пятиуглеродного сахара (пентозы), азотистого основания и фосфорной кислоты (рис. 13). В зависимости от вида пентозы, присутствующей в нуклеотиде, различают два типа нуклеиновых кислот: ***рибонуклеиновые кислоты (РНК)***, которые содержат рибозу, и ***дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК)***, содержащие дезоксирибозу. В обоих типах нуклеиновых кислот содержатся азотистые основания четырёх видов: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т) или урацил (У). В ДНК присутствует тимин, а в РНК — урацил.

Эти вещества являются кислотами потому, что в их молекуле содержится остаток фосфорной кислоты.

Нуклеиновые кислоты, подобно белкам, обладают первичной структурой (под которой подразумевается их нуклеотидная последовательность) и трёхмерной структурой. ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, свитых вместе вокруг одной оси, в результате чего образуется двойная спираль. В каждой цепи нуклеотиды соединяются между собой путём образования ковалентных связей между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты последующего нуклеотида. Объединяются две цепи в единую молекулу при помощи водородных связей, возникающих между азотистыми основаниями, входящими в состав нуклеотидов, образующих разные цепи. При этом азотистые основания соединяются попарно: аденин образует водородные связи с тимином, а гуанин — с цитозином. Пара А—Т соединяется двумя водородными связями, пара Г—Ц — тремя. Такую способность к избирательному соединению нуклеотидов, в результате чего формируются пары А—Т и Г—Ц, называют *комплементарностью* (рис. 14).

В силу комплементарного взаимодействия оснований последовательность нуклеотидов одной цепи определяет собой последовательность нуклеотидов в другой цепи, т.е. две цепи двойной спирали комплементарны друг другу. ДНК — полимер с очень большой молекулярной массой. В одну молекулу могут входить 10 млн (и более) нуклеотидов. ДНК несёт в себе закодированную информацию о последовательности аминокислот в белках, синтезируемых клеткой, и обладает способностью к воспроизведению.

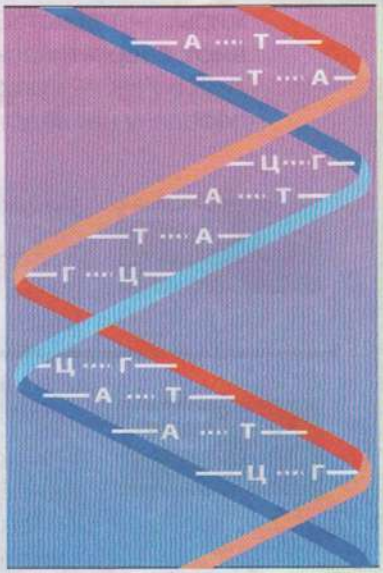


Рис. 14. Спираль ДНК

РНК в отличие от ДНК бывает в большинстве случаев одноцепочечной. Двухцепочечные РНК являются хранителями генетической информации у ряда вирусов, т.е. выполняют у них функции хромосом. Существует несколько форм РНК. Их названия обусловлены выполняемой функцией или расположением в клетке. Большую часть РНК цитоплазмы (80—90%) составляет рибосомальная РНК (рРНК), образующая совместно с белками тела рибосом. Молекулы рРНК относительно невелики и состоят из 3000—5000 нуклеотидов. Другой вид РНК — информационные, или матричные (мРНК). Они переносят к рибосомам информацию о последовательности нуклеотидов в ДНК, хранящейся в ядре. Размер этих РНК зависит от длины участка ДНК, на котором они были синтезированы. Молекулы мРНК могут состоять из 300—30 000 нуклеотидов. Транспортные РНК (тРНК) включают 76—85 нуклеотидов и выполняют несколько функций (рис. 15). Они доставляют аминокислоты к месту синтеза белка (каждая аминокислота имеет свою тРНК), «узнают» (по принципу комплементарности) триплет мРНК, соответствующий переносимой аминокислоте, осуществляют точную ориентацию аминокислоты на рибосоме.

Рис. 15. Строение тРНК



Углеводы, в зависимости от количества мономерных звеньев, подразделяют на три главных класса: моносахариды, олигосахариды и полисахариды. В клетке они выполняют две основные функции: строительную и энергетическую. Липиды, или

жиры, — нерастворимые в воде органические вещества, они выполняют энергетическую, запасающую, строительную и другие функции. ДНК и РНК — нуклеиновые кислоты, которые обеспечивают хранение и передачу наследственной информации, участвуют в биосинтезе белка.



Запомните!

Углеводы: моносахариды, олигосахариды, полисахариды. Липиды. Нуклеиновые кислоты (ДНК, РНК). Комплементарность.



Проверьте свои знания

1. Какие химические соединения называют углеводами? Какие клетки наиболее ими богаты?
2. Что собой представляют моносахариды? Приведите примеры. Что такое дисахариды? Приведите примеры.
3. Какой простой углевод служит мономером крахмала, гликогена, целлюлозы?
4. Перечислите функции углеводов.
5. Что такое липиды? Опишите их химический состав.
6. Охарактеризуйте функции липидов. В каких клетках и тканях наиболее велико их количество?
7. Что такое нуклеиновые кислоты? Назовите простые органические соединения, служащие элементарной составной частью нуклеиновых кислот.
8. Какие типы нуклеиновых кислот вы знаете? Чем отличается строение молекул ДНК и РНК?
9. Дайте характеристику различных видов РНК, имеющихся в клетке.

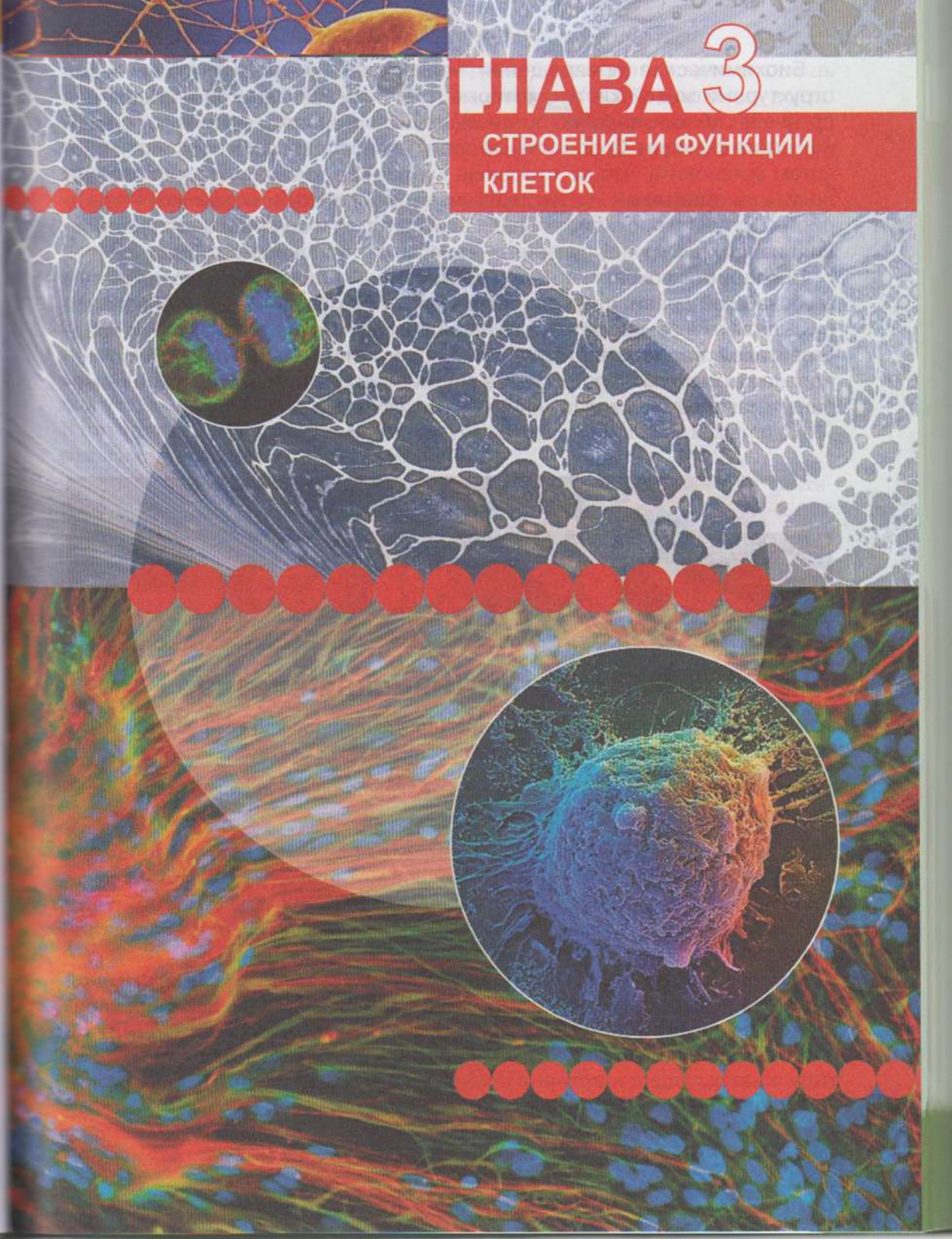


Подумайте!

Почему в одних клетках углеводов много, а в других — небольшое количество?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Сравнительная характеристика нуклеиновых кислот» (работа в малых группах).

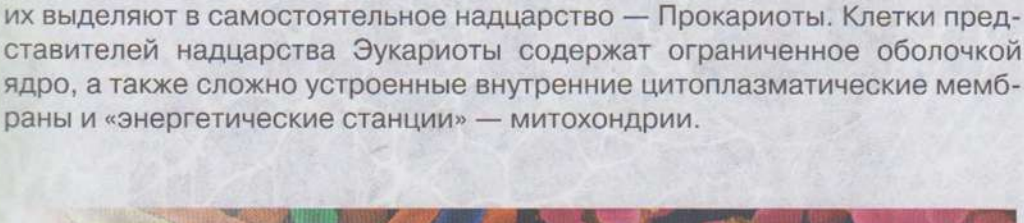


ГЛАВА 3

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТОК

Биохимические превращения неразрывно связаны с различными структурами живой клетки, которые получили название органоидов или органелл, так как, подобно органам целого организма, выполняют специфические функции. Современные средства исследования позволили биологам установить, что по строению клетки все живые существа следует делить на организмы «безъядерные» — прокариоты и «ядерные» — эукариоты. В группу прокариот попали все бактерии и сине-зелёные водоросли (цианеи), а в группу эукариот — грибы, растения и животные.

Прокариоты сохраняют черты организмов, населявших нашу планету в глубочайшей древности. Они очень просто устроены. На этом основании их выделяют в самостоятельное надцарство — Прокариоты. Клетки представителей надцарства Эукариоты содержат ограниченное оболочкой ядро, а также сложно устроенные внутренние цитоплазматические мембраны и «энергетические станции» — митохондрии.



§ 6. Прокариотическая клетка

Вспомните. *Каковы особенности строения бактериальной клетки? Чем клетка бактерии отличается от клетки простейшего?*

Как вы думаете. *Каких органоидов нет в бактериальной клетке? Какие бактерии называют аэробными, анаэробными?*

Среда обитания. Бактерии живут повсюду: в воде, в почве, в пищевых продуктах. Они обитают в самой глубокой котловине в океане и на высочайшей горной вершине Земли — Эвересте, их находят во льдах Арктики и Антарктиды, в подземных источниках горячих вод и верхних слоях атмосферы.

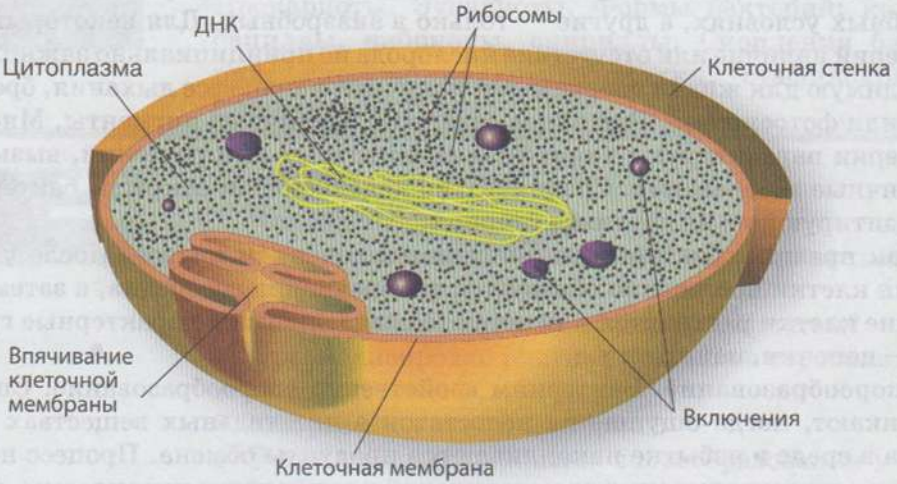
Уже этот перечень мест обитания бактерий показывает, какой высокой степенью приспособленности к различным условиям обладают прокариотические организмы, несмотря на простоту своего строения. Примитивность организации позволяет предположить, что они относятся к тому типу живых существ, которые появились на самых ранних этапах развития жизни на Земле в морях.

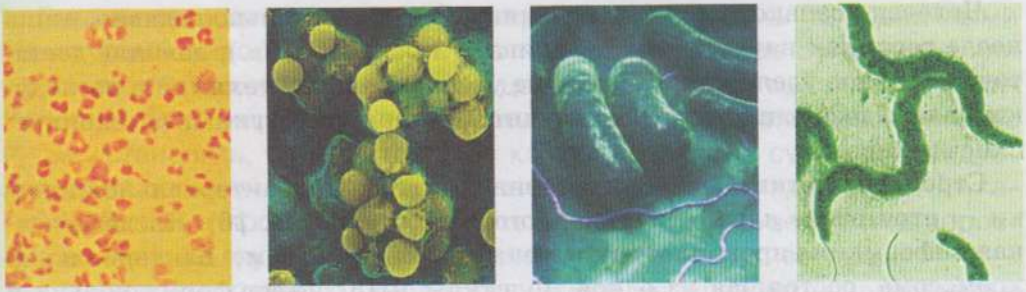
Человек познакомился с миром микробов сравнительно недавно, лишь после того, как научился изготавливать линзы (XVII в.), дающие достаточно сильное увеличение. Развитие увеличительной техники в последующие века позволило подробно изучить бактерии и другие микроскопические организмы.

Строение клетки. Основная особенность строения бактериальной клетки — отсутствие ядра, ограниченного оболочкой (рис. 16). Наследственная информация прокариот заключена в одной хромосоме. Бактериальная хромосома, состоящая из одной молекулы ДНК, имеет форму кольца и погружена в цитоплазму. ДНК у бактерий не образует комплексов с белками, поэтому все гены, входящие в состав хромосомы, «работают», т.е. с них непрерывно считывается наследственная информация. Бактериальная клетка окружена мембраной, отделяющей цитоплазму от клеточной стенки, которая образована сложным гетерополимерным веществом. В цитоплазме мембраны практически отсутствуют. В ней находятся рибосомы, осуществляющие синтез белков.

Все ферменты, обеспечивающие процессы жизнедеятельности бактерий, диффузно рассеяны по цитоплазме или прикреплены к внутренней поверхности наружной мембраны. У многих микробов внутри клетки откладываются запасные вещества — полисахариды, жиры, полифосфаты. Включаясь в обменные процессы, эти вещества могут продлевать жизнь клетки в отсутствие внешних источников энергии.

Рис. 16. Строение прокариотической клетки





Диплококки Стрептококки Бациллы Спириллы

Рис. 17. Формы бактериальных клеток

Разнообразие бактериальных клеток. Размеры бактериальных клеток колеблются в широких пределах: от 1 до 10—15 мкм. По форме выделяют шаровидные клетки — кокки, вытянутые — палочки или бациллы, изогнутые — вибрионы и извитые — спириллы (рис. 17). В зависимости от того, к какому виду относятся микроорганизмы, они существуют или по отдельности, или образуют характерные скопления. Например, стрептококк, вызывающий воспалительные заболевания у человека и животных, образует цепочки из нескольких бактериальных клеток; стафилококк, поражающий дыхательные пути у детей, растёт в виде образований, напоминающих кисть винограда. По характеру таких скоплений бактериальных клеток и по особенностям их жизнедеятельности микробиологи могут определить, к какому виду относится выделенный микроорганизм.

Особенности жизнедеятельности. По своим физиологическим свойствам бактерии довольно разнообразны. Одни из них могут жить только в аэробных условиях, а другие — только в анаэробных. Для некоторых же бактерий наличие или отсутствие кислорода не принципиально важно. Необходимую для жизни энергию они получают в процессе дыхания, брожения или фотосинтеза. Ряд видов содержит различные пигменты. Многие бактерии паразитируют в организмах животных или растений, вызывая различные заболевания. Сравнительно недавно были открыты бактерии, паразитирующие на других бактериях.

Как правило, бактерии размножаются делением надвое. После удлинения клетки постепенно образуется поперечная перегородка, а затем дочерние клетки расходятся или остаются связанными в характерные группы — цепочки, пакеты и т.д.

Спорообразование. Бактериям свойственно спорообразование. Споры возникают, когда ощущается недостаток в питательных веществах или когда в среде в избытке накапливаются продукты обмена. Процесс начинается с отшнуровывания от материнской клетки части цитоплазмы, в ко-

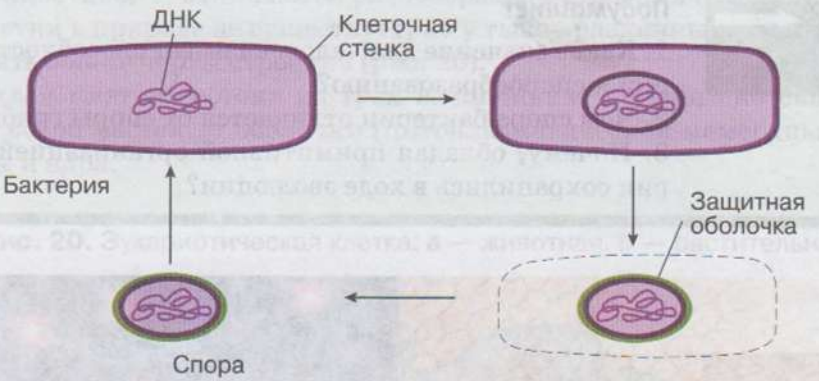


Рис. 18. Спорообразование

торой содержится хромосома, окружённая мембраной (рис. 18). Затем спора окружается многослойной клеточной стенкой. Споры бактерий очень устойчивы; в сухом состоянии они сохраняют жизнеспособность многие сотни и даже тысячи лет, выдерживая резкие колебания температуры.

Бактерии являются прокариотическими организмами, так как их клетки не имеют оформленного ядра и многих мембранных органоидов. Несмотря на простоту организации, бактерии хорошо приспособлены к обитанию и выживанию в различных условиях.



Запомните!

Прокариоты. Эукариоты. Формы бактерий: кокки, бациллы, вибрионы, спириллы. Скопления бактерий: диплококки, стрептококки, стафилококки. Спорообразование.



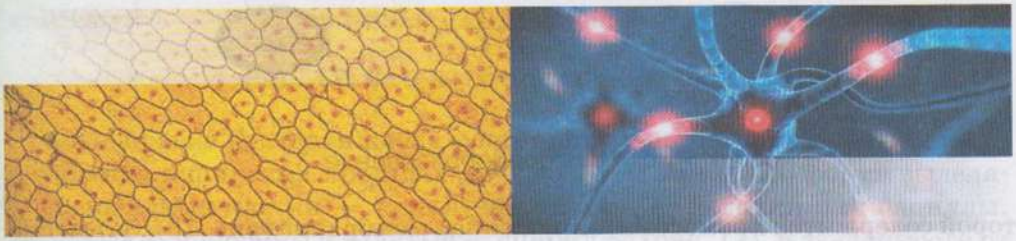
Проверьте свои знания

1. Что такое органоиды клетки?
2. На чём основано деление всех живых организмов на две группы — прокариоты и эукариоты?
3. Какие организмы относятся к прокариотам?
4. Проанализировав рисунки, опишите строение бактериальной клетки.
5. Как размножаются бактерии?
6. В чём сущность процесса спорообразования у бактерий?



Подумайте!

1. Какое значение для человека имеет способность бактерий к спорообразованию?
2. Чем спора бактерии отличается от споры гриба?
3. Почему, обладая примитивной организацией, бактерии сохранились в ходе эволюции?



§ 7. Эукариотическая клетка

Вспомните. *Чем клетки растений отличаются от клеток животных?*

Как вы думаете. *Что общего в структурной организации эукариотических клеток? Чем органоиды клетки отличаются от включений?*

Эукариотические клетки самых разнообразных организмов — от простейших (корненожки, жгутиковые, инфузории и др.) до высших расте-

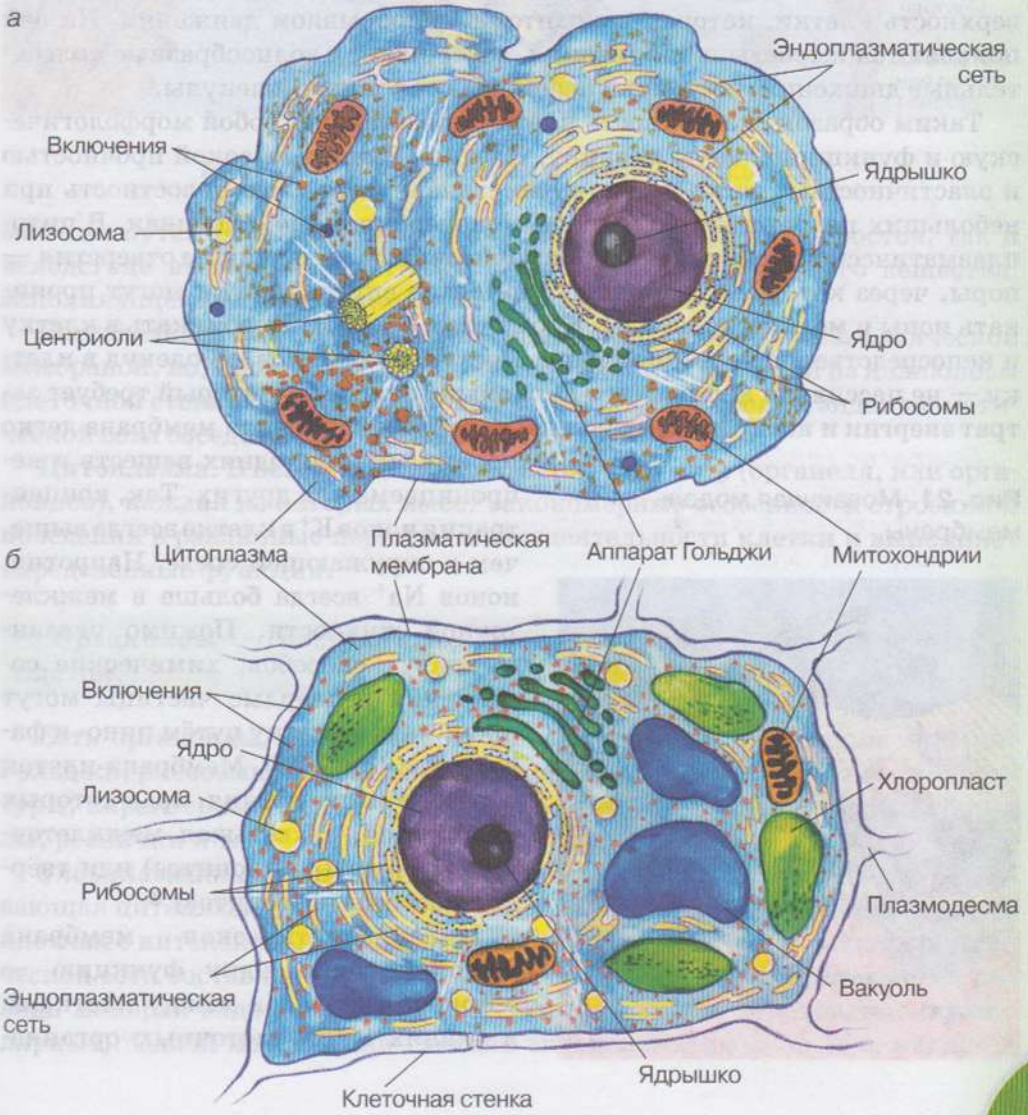
Рис. 19. Разнообразие форм эукариотических клеток



ний и животных — отличаются разнообразием строения (рис. 19). Типичной клетки в природе не существует, но у тысяч различных клеток можно выделить общие черты строения (рис. 20).

Каждая клетка состоит из трёх важнейших, неразрывно связанных между собой частей — оболочки (цитоплазматической мембраны), цитоплазмы и ядра.

Рис. 20. Эукариотическая клетка: *а* — животная, *б* — растительная

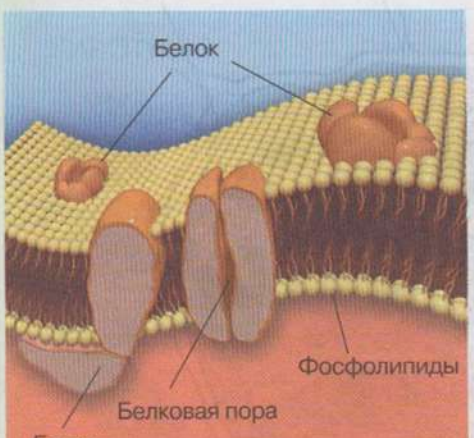


Наружная цитоплазматическая мембрана. В основе структурной организации клетки лежит мембранный принцип. Это означает, что клетка в основном состоит из мембран, которые имеют сходное строение. В настоящее время общепринята модель жидкостно-мозаичного строения мембран (рис. 21). В соответствии с этими представлениями биологическая мембрана образована двумя рядами липидов, в которые на разную глубину с наружной и внутренней стороны погружены многочисленные и разнообразные молекулы белков.

Наружная цитоплазматическая мембрана имеется у всех клеток и отграничивает содержимое цитоплазмы от внешней среды, образуя поверхность клетки, которая находится в непрерывном движении. На ней появляются выросты и впячивания, совершаются волнообразные колебательные движения, постоянно перемещаются макромолекулы.

Таким образом, поверхность клетки представляет собой морфологическую и функциональную мозаику. Клетка обладает высокой прочностью и эластичностью, легко и быстро восстанавливает свою целостность при небольших повреждениях. Однако её поверхность не сплошная. В цитоплазматической мембране есть многочисленные мельчайшие отверстия — поры, через которые с помощью ферментов внутрь клетки могут проникать ионы и мелкие молекулы. Кроме того, они могут проникать в клетку и непосредственно через мембрану. Поступление ионов и молекул в клетку — не пассивная диффузия, а активный транспорт, который требует затрат энергии и носит избирательный характер. Клеточная мембрана легко проницаема для одних веществ и непроницаема для других. Так, концентрация ионов K^+ в клетке всегда выше, чем в окружающей среде. Напротив, ионов Na^+ всегда больше в межклеточной жидкости. Помимо указанных двух способов, химические соединения и твёрдые частицы могут проникать в клетку путём пино- и фагоцитоза (рис. 22). Мембрана клеток образует выпячивания, края которых смыкаются, захватывая межклеточную жидкость (пиноцитоз) или твёрдые частицы (фагоцитоз).

Рис. 21. Мозаичная модель мембраны



Цитоплазматическая мембрана выполняет ещё одну функцию — обеспечивает связь между клетками в тканях многоклеточных организ-

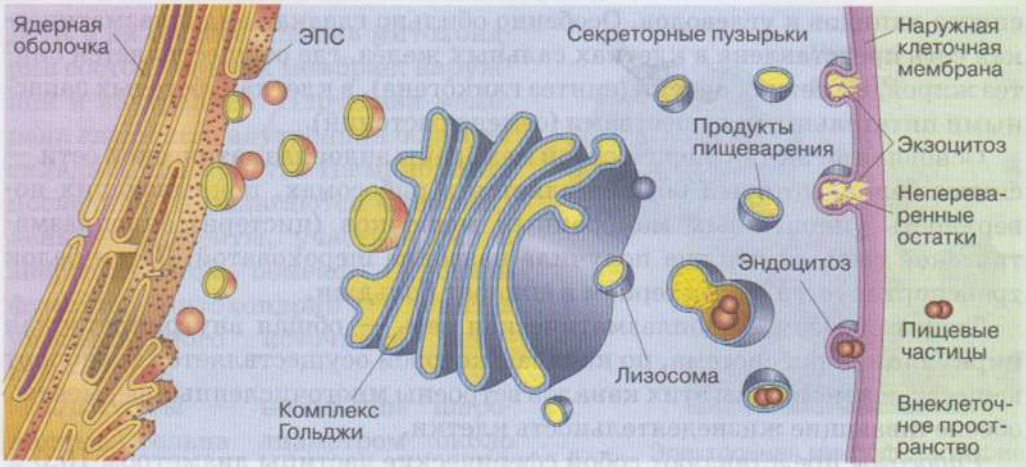


Рис. 22. Участие лизосом в пино- и фагоцитозе

мов как путём образования многочисленных складок и выростов, так и вследствие выделения клетками плотного цементирующего вещества, заполняющего межклеточное пространство.

Растительная клетка, как и животная, окружена цитоплазматической мембраной, но, кроме этого, ограничена толстой, состоящей из целлюлозы клеточной стенкой. Она имеет поры, через которые каналы эндоплазматической сети соседних клеток сообщаются друг с другом.

Цитоплазма. В ней находится целый ряд структур (органелл, или органоидов), каждая из которых имеет закономерные особенности строения и поведения в различные периоды жизнедеятельности клетки и выполняет определённые функции.

Органоиды — постоянные, жизненно важные составные части клеток.

Есть органоиды, свойственные всем клеткам: митохондрии, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы. Но есть и структуры, характерные только для определённых типов клеток: миофибриллы, реснички и т.д.

Эндоплазматическая сеть — это сложная система мембран, пронизывающая цитоплазму всех эукариотических клеток. Она особенно развита в клетках с интенсивным обменом веществ. В среднем объём эндоплазматической сети составляет от 30 до 50% всего объёма клетки. Различают два вида мембран эндоплазматической сети: гладкие и шероховатые (гранулярные). Одной из функций гладкой эндоплазматической сети является

синтез липидов и углеводов. Особенно обильно гладкая эндоплазматическая сеть представлена в клетках сальных желёз, где осуществляется синтез жиров, в клетках печени (синтез гликогена), в клетках, богатых запасными питательными веществами (семена растений).

Основная функция шероховатой мембраны эндоплазматической сети — синтез белка, который осуществляется в рибосомах, покрывающих поверхность уплощённых мембранных мешочков (цистерн) эндоплазматической сети, за что она получила название шероховатой. Затем белок транспортируется по цистернам в аппарат Гольджи.

Таким образом, эндоплазматическая сеть — общая внутриклеточная циркуляционная система, по каналам которой осуществляется транспорт веществ, а в мембраны этих каналов встроены многочисленные ферменты, обеспечивающие жизнедеятельность клетки.

Рибосомы представляют собой сферические частицы диаметром 15,0—35,0 нм, состоящие из двух частей — субъединиц. Рибосомы состоят из примерно равных (по массе) количеств белка и РНК. Рибосомальная РНК (рРНК) синтезируется в ядре на молекуле ДНК одной из хромосом в зоне ядрышка. Там же формируются рибосомы, которые затем покидают ядро.

В цитоплазме рибосомы могут располагаться свободно или быть прикреплёнными к наружной поверхности мембран эндоплазматической сети. В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — полисомы. В таких комплексах рибосомы связаны одной молекулой мРНК.

Комплекс (аппарат) Гольджи. Основной структурный элемент комплекса Гольджи — гладкая мембрана, которая образует пакеты уплощённых цистерн, крупные вакуоли или мелкие пузырьки. Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры транспортируются к комплексу Гольджи и конденсируются внутри его структур. В цистернах комплекса Гольджи происходит созревание белков и синтезируются сложные углеводы, после чего они «упаковываются» в виде секрета, готового к выделению, либо используются в самой клетке в процессе её жизнедеятельности.

Митохондрии. Эти органоиды имеются практически во всех типах эукариотических клеток одноклеточных и многоклеточных организмов. Они имеют форму сферических, овальных и цилиндрических телец (рис. 23), могут быть нитевидной формы. Размеры их составляют от 0,2 до 1 мкм в диаметре и до 7 мкм в длину. Количество митохондрий в разных тканях неодинаково и зависит от функциональной активности клетки: их больше там, где интенсивнее синтетические процессы (печень) или велики затраты энергии (мышцы). Число митохондрий может быстро увеличиваться путём деления, что обусловлено наличием собственной молекулы

ДНК в их составе. Стенка митохондрий состоит из двух мембран: наружной и внутренней. Наружная мембрана гладкая, а внутренняя образует складки, или кристы. На мембранах последних располагаются многочисленные ферменты, участвующие в энергетическом обмене. Основная функция митохондрий — синтез универсального источника энергии — АТФ.



Рис. 23. Митохондрия

Лизосомы — небольшие шаровидные тельца диаметром около 0,4 мкм, окружённые одинарной трёхслойной мембраной. Лизосомы заполнены пищеварительными ферментами, способными расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества. Расщепление веществ с помощью ферментов называют лизисом, откуда и происходит название органоида. Лизосомы образуются из структур комплекса Гольджи. Они приближаются к пиноцитозным или фагоцитозным вакуолям и изливают в их полость своё содержимое. Таким образом, одна из функций лизосом — участие во внутриклеточном переваривании питательных веществ. Кроме того, лизосомы могут разрушать структуры самой клетки при их старении, в ходе эмбрионального развития, когда происходит замена зародышевых тканей на постоянные.

Клеточный центр. Состоит из двух очень маленьких телец цилиндрической формы, расположенных под прямым углом друг к другу. Эти тельца называют центриолями (рис. 24). Стенка центриоли состоит из 9 пучков, включающих по три микротрубочки. Диаметр их — 24 нм. Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Их воспроизведение, по-видимому, осуществляется путём самосборки из белковых субъединиц. Клеточный центр играет важную роль в клеточном делении: от центриолей начинается рост веретена деления (ахроматинового веретена). В клетках высших растений центриоли отсутствуют, хотя веретено в них при делении ядра образуется.



Рис. 24. Центриоли

Цитоскелет. Одной из отличительных особенностей эукариотической клетки является наличие в её цитоплазме скелетных образований в виде микротрубочек из белка тубулина и пучков белковых волокон (актина и миозина). Элементы цитоскелета тесно связаны с наружной цитоплазматической мембраной, ядерной оболочкой и образуют сложные переплетения в цитоплазме. Опорные элементы цитоплазмы определяют форму клетки, обеспечивают движение внутриклеточных структур и перемещение всей клетки.

Клетки растений имеют особые органоиды — *пластиды* (рис. 25), в которых осуществляется первичный синтез углеводов из неорганических веществ. Различают три вида пластид: лейкопласты — бесцветные, в них из моносахаридов и дисахаридов синтезируется крахмал; хлоропласты — зелёные, в них содержится пигмент хлорофилл и осуществляется фотосинтез; хромопласты, которые включают различные пигменты, обусловливающие яркую окраску цветков и плодов. Пластиды могут превращаться

Рис. 25. Строение хлоропласта:
а — место положения в клетке, *б* — электронная фотография, *в* — схема строения



друг в друга, размножаются делением надвое и имеют собственную ДНК или РНК.

Вакуоли, органоиды растительных клеток, содержат в растворённом виде белки, углеводы, витамины, различные соли. Осмотическое давление, создаваемое растворёнными в вакуолярном соке веществами, приводит к тому, что в клетку поступает вода, которая обусловливает тургор — напряжённое состояние клеточной стенки. Тургор и толстые упругие стенки клеток обеспечивают прочность растений к статическим и динамическим нагрузкам.

В цитоплазме откладываются также различные вещества — включения.

Включения — непостоянные структуры цитоплазмы, которые присутствуют в клетке в виде кристаллов, зёрен или капель.

Включения в отличие от органоидов то возникают, то исчезают в процессе жизнедеятельности клетки.

Плотные включения называют гранулами, жидкие — вакуолями. В процессе жизнедеятельности в клетках накапливаются продукты обмена веществ (пигменты, белковые гранулы в секреторных клетках) или запасные питательные вещества (глыбки гликогена, капли жира).

Клетки эукариотических организмов имеют ядро, наружную плазматическую мембрану и цитоплазму, в которой располагаются органоиды (постоянные структуры клетки). Каждый органоид характеризуется особым строением и выполняет определённые функции.



Запомните!

Цитоплазматическая мембрана. Цитоплазма. Ядро. Органоиды: эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, митохондрии, рибосомы, лизосомы, клеточный центр. Включения.



Проверьте свои знания

1. Какие черты строения являются общими для всех клеток эукариотических организмов?
2. Что лежит в основе структурной организации клетки?
3. Опишите особенности строения наружной цитоплазматической мембраны. Какие функции она выполняет в клетке?
4. Как происходит обмен веществ между клеткой и окружающей средой?

5. Какие структуры клетки называют органоидами? Перечислите органоиды эукариотической клетки.
6. Какие функции в клетке выполняет эндоплазматическая сеть? Какие виды ЭПС вам известны?
7. Где в клетке находятся рибосомы? Какую функцию выполняют рибосомы?
8. Каково строение комплекса Гольджи? Какие функции выполняет этот органоид в клетке?
9. Опишите строение митохондрии. Какую функцию выполняют митохондрии в клетке?
10. В каких органоидах происходит разрушение старых структур клетки? Какие ещё функции выполняют эти органоиды?
11. Каково значение клеточного центра? Каково строение этого органоида?
12. Какие органоиды присутствуют только в растительных клетках?
13. Какие органоиды участвуют в образовании органических веществ из неорганических под действием солнечного света? Опишите особенности их строения. Какие виды пластид вам известны?
14. Какое значение для жизнедеятельности клетки имеют вакуоли?
15. Какие структуры клетки называют включениями? Приведите примеры.



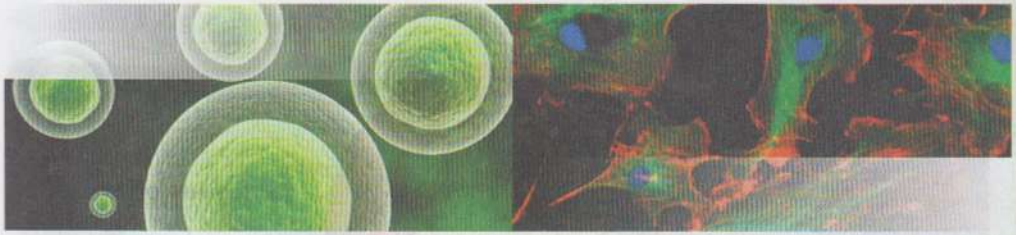
Подумайте!

1. Почему прочная клеточная стенка, которая характерна для растительной клетки, у животной клетки отсутствует?
2. В чём причина различий между растительной и животной клетками?
3. О чём может свидетельствовать способность пластид и митохондрий к самовоспроизведению?

ЗАДАНИЯ

1. Составьте таблицу «Сравнение процессов фаго- и пиноцитоза» (работа в малых группах).

2. Составьте таблицу «Сравнительная характеристика растительной и животной клетки» (работа в малых группах).



§ 8. Ядро

Вспомните. *Чем клетка бактерий отличается от клеток животных и растений? Что у них общего?*

Как вы думаете. *Какое значение в клетке имеет ядрышко? Какие клетки называются соматическими? Что такое кариотип?*

Ядро — важнейшая составная часть клетки. Оно содержит ДНК, т.е. гены, и благодаря этому выполняет две функции: хранение и воспроизведение генетической информации, а также регуляцию процессов обмена веществ, протекающих в клетке. Ядро не способно к самостоятельному существованию, как и лишённая ядра клетка.

Как правило, клетки содержат одно ядро. Нередко можно наблюдать 2—3 ядра в одной клетке, например в клетках печени. Известны и многоядерные клетки, причём число ядер может достигать нескольких десятков (рис. 26). Форма ядра зависит большей частью от формы клетки, она может быть и совершенно неправильной. Впячивания и выросты ядерной оболочки значительно увеличивают поверхность и тем самым усиливают связь ядерных и цитоплазматических структур и веществ.

Строение ядра. Ядро окружено оболочкой, которая состоит из двух мембран, имеющих типичное строение (рис. 27). Наружная ядерная мембрана со стороны, обращённой в цитоплазму, покрыта рибосомами, а внутренняя мембрана гладкая. Выросты внешней ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя с ней единую систему. Обмен веществ между ядром и цитоплазмой

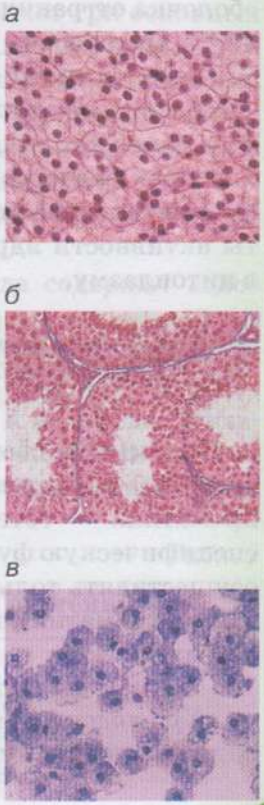


Рис. 26. Двухъядерные клетки печени (*а*); одноядерные клетки эпителия (*б*) и лейкоцитов (*в*)

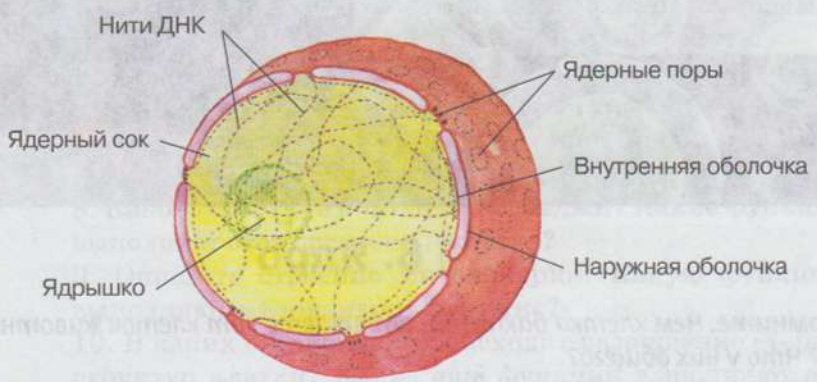


Рис. 27. Строение ядра

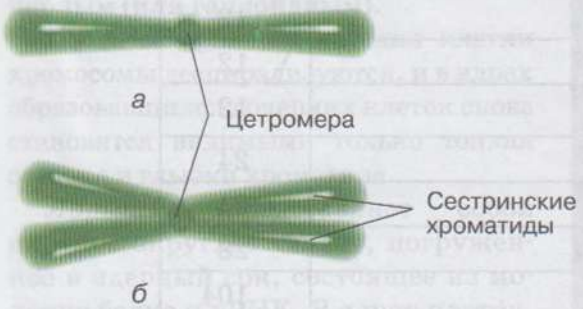
осуществляется двумя основными путями: по каналам эндоплазматической сети и через поры. Несмотря на активный обмен веществами, ядерная оболочка отграничивает содержимое ядра, обеспечивая тем самым различия в химическом составе ядерного сока (нуклеоплазмы) и цитоплазмы. Это необходимо для нормального функционирования ядерных структур.

Содержимое ядра представляет собой *ядерный сок*, находящийся в гелеобразном состоянии. В нём располагаются хроматин и одно или несколько ядрышек. В состав сока входят различные белки, в том числе большинство ферментов ядра, свободные нуклеотиды, аминокислоты, а также продукты активности ядрышка и хроматина, транспортируемые затем из ядра в цитоплазму.

Хроматин (от *греч.* chroma — окраска, цвет) — это нуклеопротеид (комплекс из ДНК и белков), из которого состоят хромосомы.

Видимые в световой микроскоп структуры (хроматиновые глыбки, гранулы) представляют собой спирализованные, уплотнённые участки хроматина — гетерохроматин, который генетически не активен. Свою специфическую функцию — передачу генетической информации — могут осуществлять только деспирализованные (раскрученные) участки хромосом (эухроматин), которые в силу своей малой толщины не видны в световой микроскоп.

Хромосома — это самостоятельная ядерная структура, имеющая плечи и первичную перетяжку (центромеру).



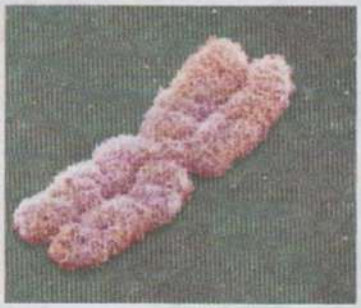


Рис. 28. Строение хромосом: *а* — одиночная хромосома, *б* — удвоенная хромосома, *в* — электронная фотография удвоенной хромосомы

Форма хромосом зависит от положения так называемой *первичной перетяжки*, или *центромеры*,— области, к которой во время деления клетки (митоза) прикрепляются нити веретена деления. Она делит хромосому на два плеча (рис. 28). Расположение центромеры определяет три основных типа хромосом: метацентрические (равноплечие) — с плечами равной или почти равной длины; субметацентрические (неравноплечие) — с плечами неравной длины; акроцентрические (палочковидные) — с одним длинным и вторым очень коротким, иногда с трудом обнаруживаемым плечом.

Изучение хромосом позволило установить следующие факты:

1. Во всех соматических клетках любого растительного или животного организма число хромосом одинаково.

2. Половые клетки данного вида организмов всегда содержат вдвое меньше хромосом, чем соматические клетки.

3. У всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в клетках одинаково.

Число хромосом не зависит от уровня организации и не всегда указывает на родство организмов: одно и то же число их может быть у очень далёких друг от друга систематических групп и может сильно отличаться у близких по происхождению видов (табл. 1).

Табл. 1

Диплоидное число хромосом у животных и растений

Малярийный плазмодий	2
Лошадиная аскарида	2
Плодовая мушка дрозофила	8

Окончание табл. 1

Головная вошь	12
Шпинат	12
Домашняя муха	12
Тритон	24
Ель, сосна	24
Окунь	28
Сазан	104
Человек	46
Ясень обыкновенный	46
Шимпанзе	48
Таракан	48
Перец	48
Домашняя овца	54
Домашняя собака	78
Голубь	80

Таким образом, число хромосом не является видоспецифическим признаком. Однако характеристика хромосомного набора в целом видоспецифична, т.е. свойственна только одному какому-то виду организмов растений или животных.

Кариотип — это совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки.

Число хромосом в кариотипе (рис. 29) большинства видов живых организмов чётное. Это объясняется тем, что в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размеру хромосомы: одна — из отцовского организма, вторая — из материнского.

Хромосомы, одинаковые по форме и размеру и несущие одинаковые гены, называют *гомологичными*. Хромосомный набор соматической клетки, в котором каждая хромосома имеет себе пару, носит название двойного (или диплоидного) и обозначается 2n. Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, обозначают 2c. Из каждой пары гомологичных хромосом в половые клетки попадает только одна, и поэтому хро-

мосомный набор гамет называют одинарным (или гаплоидным).

После завершения деления клетки хромосомы деспирализуются, и в ядрах образовавшихся дочерних клеток снова становятся видимыми только тонкая сеточка и глыбки хроматина.

Ядрышко представляет собой плотное округлое тельце, погружённое в ядерный сок, состоящее из молекул белка и рРНК. В ядрах клеток, а также в ядре одной и той же клетки в зависимости от её функционального состояния число ядрышек может колебаться от 1 до 5—7 и более. Однако они есть только в неделящихся ядрах, во время деления исчезают, а после завершения деления возникают вновь.

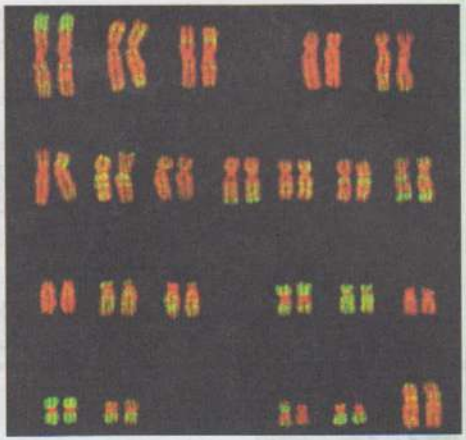


Рис. 29. Кариотип человека

Ядрышко не является самостоятельной структурой ядра. Оно образуется вокруг участка хромосомы, в котором закодирована структура рРНК. Здесь происходит накопление рРНК и формирование рибосом, которые потом перемещаются в цитоплазму. Таким образом, ядрышко — это скопление рРНК и рибосом на разных этапах формирования.

Ядро — главный органоид эукариотической клетки. Он содержит ДНК и отвечает за хранение и передачу наследственной информации, а также регуляцию процессов обмена веществ, протекающих в клетке. Ядрышко — немембранная структура ядра, в которой происходит формирование рибосом.



Запомните!

Ядро. Ядрышко. Ядерный сок. Хроматин. Кариотип. Гомологичные хромосомы. Диплоидный набор хромосом. Гаплоидный набор хромосом.



Проверьте свои знания

1. Опишите строение ядра эукариотической клетки.
2. Как осуществляется обмен веществ между ядром и цитоплазмой?

3. Что такое хроматин? Какие виды хроматина вам известны?
4. Расскажите, как устроены и из чего состоят хромосомы.
5. Как соотносится число хромосом в соматических и половых клетках?
6. Что такое кариотип? Дайте определение.
7. Какой хромосомный набор называют гаплоидным? Диплоидным?
8. Охарактеризуйте строение ядрышка. Какую функцию выполняет ядрышко?



Подумайте!

1. В чём состоит отличие хромосомы бактерий от хромосомы эукариотической клетки?
2. Чем различаются понятия «хроматин» и «хромосома»?
3. Почему одинаковые хромосомы называют гомологичными?



§ 9. Деление клеток

Вспомните. *Какое строение имеет молекула ДНК? Каково её значение в клетке?*

Как вы думаете. *Что такое митоз? В чём различие понятий «хромосома» и «хроматида»? Как часто происходит деление в жизненном цикле клетки?*

В многоклеточном организме клетки выполняют разные, но строго определённые функции и, в соответствии со своей специализацией, обладают разной продолжительностью жизни. Например, нервные и мышечные клетки после завершения эмбрионального периода развития перестают делиться и функционируют на протяжении всей жизни организма. Клет-

ки костного мозга, эпидермиса, эпителия тонкого кишечника в процессе осуществления своей специфической функции быстро погибают, поэтому в этих тканях оставшиеся клетки непрерывно размножаются.

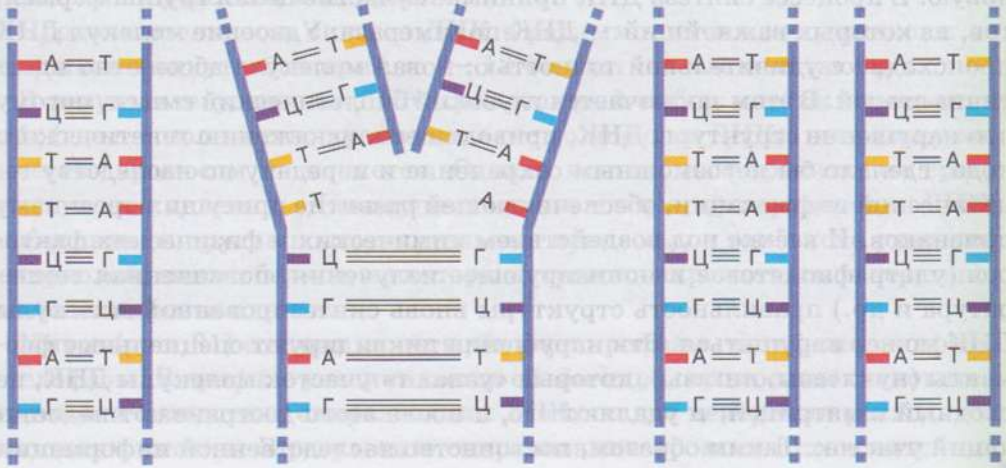
Жизненный цикл — промежуток времени от момента возникновения клетки в результате деления до её гибели или до конца последующего деления.

В это время клетка растёт, специализируется и выполняет свои функции в составе ткани и органов многоклеточного организма. В некоторых тканях (костный мозг, эпителий кишки и др.), где клетки непрерывно делятся, у части из них жизненный цикл совпадает с митотическим циклом.

Митотический цикл — совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов, протекающих в период подготовки клетки к делению, а также на протяжении самого деления (митоза).

После завершения деления клетка вступает в состояние покоя или входит в *интерфазу*. Первым этапом интерфазы является подготовка к синтезу ДНК. В течение этого периода в клетке усиленно образуются РНК и белки, повышается активность ферментов, участвующих в биосинтезе. Затем клетка приступает к синтезу ДНК или её редупликации — удвоению. Две спирали старой молекулы ДНК расходятся, и каждая становится матрицей для воспроизводства новых цепей ДНК (рис. 30). Каждая из

Рис. 30. Удвоение молекулы ДНК



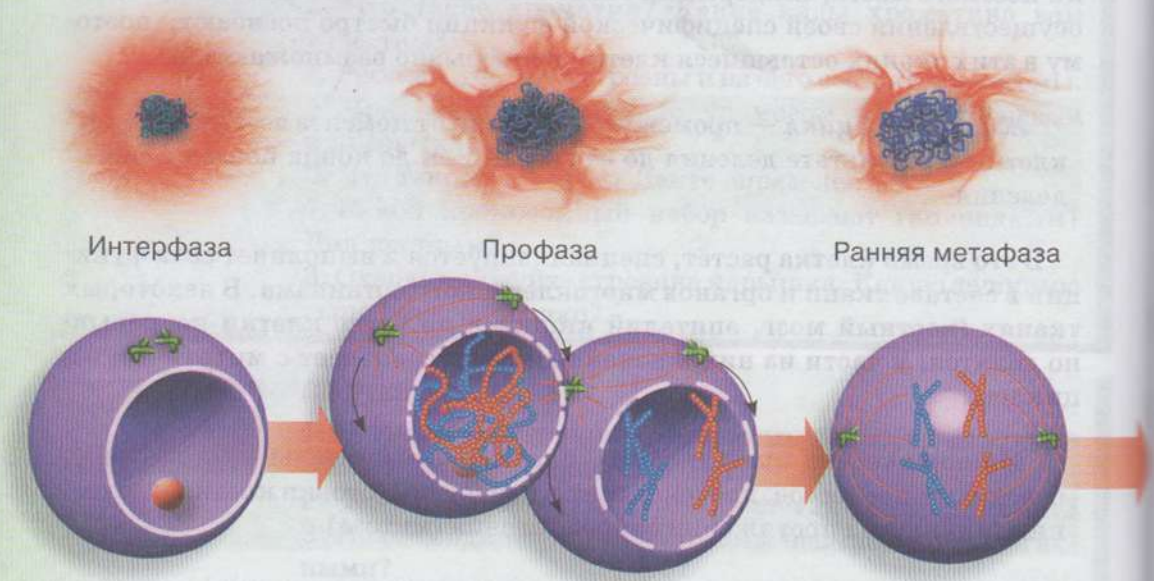
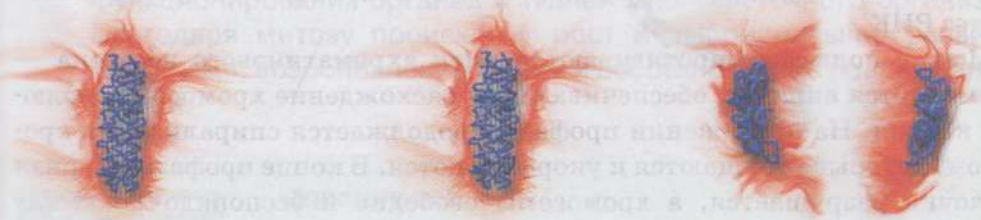
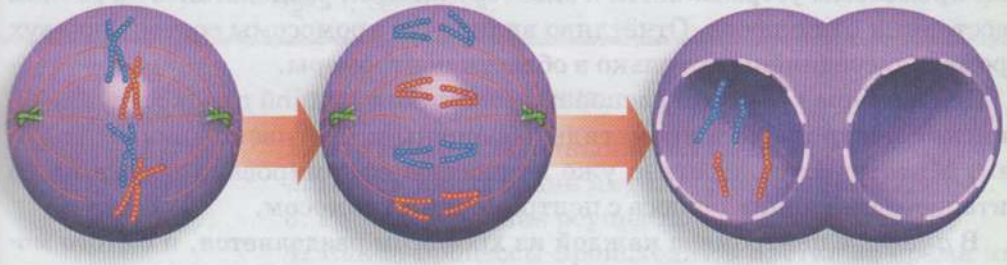


Рис. 31. Митоз

двух дочерних молекул обязательно включает одну старую спираль и одну новую. В процессе синтеза ДНК принимает участие целая группа ферментов, из которых важнейший — ДНК-полимераза. Удвоение молекул ДНК происходит с удивительной точностью: новая молекула абсолютно идентична старой. В этом заключается глубокий биологический смысл, потому что нарушение структуры ДНК, приводящее к искажению генетического кода, сделало бы невозможным сохранение и передачу по наследству генетической информации, обеспечивающей развитие присущих организму признаков. И всё же под воздействием химических и физических факторов (ультрафиолетовое и ионизирующее излучения, повышенная температура и др.) правильность структуры вновь синтезированной молекулы ДНК может нарушаться. Эти нарушения ликвидируют специальные ферменты (нуклеазы, лигазы), которые «узнают» участок молекулы ДНК, не сходный с матрицей, и удаляют его, а после этого достраивают недостающий участок. Таким образом, постоянство наследственной информации



Метафаза Анафаза Телофаза



Нити веретена деления прикрепляются к центромерам удвоенных хромосом

Центромеры разделяются, и хроматиды расходятся к полюсам клетки

Исчезает веретено деления, формируются ядерные оболочки, хромосомы начинают раскручиваться. Делится цитоплазма. В итоге образуются две дочерние клетки, идентичные материнской

обеспечивается матричным синтезом ДНК и системой восстановления повреждённых участков молекулы.

Продолжительность синтеза ДНК в разных клетках не одинакова: от нескольких минут у бактерий до 6—12 ч в клетках млекопитающих.

В результате удвоения ДНК хромосомный набор клетки становится 2n4c (где n – количество хромосом, а c – количество ДНК), поскольку количество хромосом не меняется. Однако клетка, как правило, не сразу приступает к делению. Для осуществления митоза, кроме удвоения ДНК, необходимы и другие подготовительные процессы, в том числе удвоение центриолей, синтез белков, из которых строится ахроматиновое веретено, завершение роста клетки.

Митоз (рис. 31) состоит из четырёх фаз: профазы, метафазы, анафазы и телофазы. В *профазе* увеличивается объём ядра, хромосомы становятся видимыми вследствие спирализации ДНК, по две центриоли расходятся к полюсам клетки. В результате спирализации хромосом становится не-

возможным считывание генетической информации с ДНК и прекращается синтез РНК.

Между полюсами протягиваются нити ахроматинового веретена — формируется аппарат, обеспечивающий расхождение хромосом к полюсам клетки. На протяжении профазы продолжается спирализация хромосом, которые утолщаются и укорачиваются. В конце профазы ядерная оболочка разрушается, а хромосомы свободно и беспорядочно лежат в цитоплазме.

В *метафазе* спирализация хромосом достигает максимума, и укороченные хромосомы устремляются к экватору клетки, располагаясь на равном расстоянии от полюсов. Отчётливо видно, что хромосомы состоят из двух хроматид, соединённых только в области центромеры.

Центромеры хромосом располагаются строго в одной плоскости, а сестринские центромеры и хроматиды обращены к противоположным полюсам. Митотическое веретено уже полностью сформировано и состоит из нитей, соединяющих полюса с центромерами хромосом.

В *анафазе* центромера каждой из хромосом разделяется, и с этого момента хроматиды становятся самостоятельными дочерними хромосомами. Нити веретена, прикреплённые к центромерам, растягивают их к полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два диплоидных набора хромосом.

Завершается митоз *телофазой*. Хромосомы, собравшиеся у полюсов, деспирализуются и становятся плохо видимыми. Из мембранных структур цитоплазмы образуется ядерная оболочка. В клетках животных цитоплазма делится путём перетяжки тела клетки на две меньших размеров, каждая из которых содержит один диплоидный набор хромосом. В клетках растений цитоплазматическая мембрана возникает в середине клетки и распространяется к периферии, разделяя клетку пополам. После образования поперечной цитоплазматической мембраны у растительных клеток появляется целлюлозная стенка.

В митотическом цикле клетки деление — относительно короткая стадия, продолжающаяся обычно от 0,5 до 3 ч. Начиная с первого митотического деления оплодотворённой яйцеклетки — зиготы — все дочерние клетки, образовавшиеся в результате митоза, содержат одинаковый набор хромосом (2n2c) и одни и те же гены, что имеет огромное биологическое значение.

Митоз — это способ деления клеток, заключающийся в точном распределении генетического материала между дочерними клетками, что обеспечивает постоянство строения и правильность

функционирования органов и тканей многоклеточного организма. Благодаря митозу происходит рост и эмбриональное развитие организма, возобновление клеток и восстановление повреждённых тканей.



Запомните!

Жизненный цикл клетки. Митотический цикл клетки. Интерфаза. Фазы митоза: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.



Проверьте свои знания

1. Что такое жизненный цикл клетки?
2. Дайте определение митотического цикла клетки.
3. Расскажите, как осуществляется синтез ДНК.
4. Какие процессы происходят в клетке во время интерфазы? Какова продолжительность интерфазы у организмов разных систематических групп?
5. Под действием каких факторов может произойти нарушение структуры ДНК? Какие механизмы клетки этому препятствуют?
6. Назовите последовательность фаз митоза. Опишите процессы, происходящие в каждой из них.

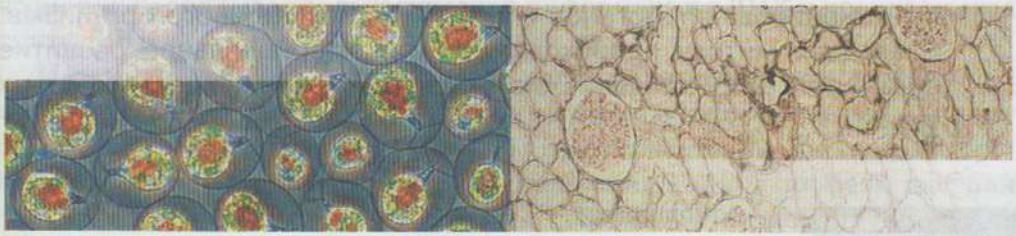


Подумайте!

1. Каково биологическое значение митоза?
2. В чём различие завершающей фазы митоза растительной и животной клеток? С чем оно может быть связано?

ЗАДАНИЕ

Рассмотрите рисунки учебника и составьте таблицу «Фазы митотического цикла и митоза и соответствующие им процессы» (работа в малых группах).



§ 10. Клеточная теория строения организмов

Вспомните. *Что такое клетка? Перечислите главные части клетки. Какие функции выполняют её органоиды?*

Как вы думаете. *Когда учёные узнали о существовании клеток? Как произошло это открытие?*

Из предшествовавшего изложения можно сделать вывод, что все элементарные процессы жизнедеятельности происходят в клетке. Клетка служит основой строения растений и животных. Для бактерий и простейших, низших грибов и некоторых водорослей понятия «клетка» и «организм» совпадают. Можно сказать, что клетка — это элементарная биологическая система, способная к самообновлению, самовоспроизведению и развитию.

Такое представление о клетке установилось в науке не сразу. Сама клетка, точнее клеточная оболочка, была открыта в XVII в. английским физиком Робертом Гуком (1635—1703) (рис. 32). Рассматривая под микроскопом срез пробки, он обнаружил, что она состоит из ячеек, разделённых перегородками. Эти ячейки он назвал клетками. Долгое время главной частью клетки считали её оболочку. Лишь в XIX в. учёные обратили внимание на полужидкое студенистое содержимое, заполняющее её внутреннее пространство.

Рис. 32. Р. Гук



В 1831 г. английский ботаник Роберт Броун (1773—1858) (рис. 33) обнаружил в клетках ядро, и это открытие послужило важной предпосылкой для установления сходства между клетками растений и животных. А несколько позже немецкий ботаник Маттиас Шлейден (1804—1881) (рис. 34) доказал, что ядро есть в любой растительной клетке.

В конце 30-х гг. XIX в. немецкий учёный Теодор Шванн (1810—1882) (рис. 35), тща-



Рис. 33. Р. Броун



Рис. 34. М. Шлейден



Рис. 35. Т. Шванн

тельно исследовав строение живых организмов, обнаружил, что, хотя клетки животных очень разнообразны и отличаются от растительных, их ядра очень сходны. Обобщив имевшиеся в то время данные о строении животных и растений, Шванн пришёл к заключению, что клетка — главная структурная единица всех живых организмов и что образование клеток обусловливает рост и развитие тканей. Клеточная теория строения была сформулирована и опубликована Т. Шванном в 1839 г. и включала в себя два основных положения:

— Клетка — основная единица строения живых организмов.

— Клетки растений и животных сходны.

Она сыграла огромную роль в развитии биологии. Исчезла казавшаяся непроходимой пропасть между царством растений и царством животных. Провозглашая единство живого мира, клеточная теория послужила одной из предпосылок возникновения теории эволюции Чарлза Дарвина.

Позднее клеточная теория развивалась многими учёными. Например, немецкий врач и учёный Рудольф Вирхов (1821—1902) (рис. 36) доказал, что вне клеток нет жизни, что главная составная часть клетки — ядро и что клетки образуются только от других клеток. Дальней-

Рис. 36. Р. Вирхов



шее совершенствование микроскопической техники, создание электронного микроскопа и появление методов молекулярной биологии позволило более подробно изучить тонкие структуры клетки и глубже проникнуть в тайны протекающих в ней биохимических процессов. В настоящее время основные положения клеточной теории формулируются следующим образом:

— **Клетка является структурно-функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов.** Клетка — наименьшая единица живого, которая представляет собой открытую, саморегулирующуюся и самовоспроизводящуюся систему. Вне клетки нет жизни. Развитие организма начинается с оплодотворённой яйцеклетки (зиготы).

— **Все клетки сходны по своему химическому составу и имеют общий план строения.** Для клеток характерен мембранный принцип строения. Главной частью всех клеток эукариот является ядро. Сходство химического состава объясняется необходимостью поддержания собственной жизнедеятельности, а все отличия связаны с выполнением определённых, специфических функций в многоклеточном организме.

— **Клетка происходит только от клетки.** Размножение клеток происходит путём их деления, и каждая новая возникает в результате деления исходной.

— **Клетки многоклеточного организма связаны между собой, образуя целостную систему.** Клетки образуют ткани, а ткани образуют органы. Жизнь организма в целом обусловлена взаимодействием составляющих его клеток.

— **Клеточное строение организма — свидетельство того, что всё живое имеет единое происхождение.**

Клеточная теория — одно из общепризнанных биологических обобщений, утверждающих единство принципа строения и развития мира живых организмов, в котором клетка рассматривается в качестве общего структурного элемента.



Запомните!

Клетка. Клеточная теория.



Проверьте свои знания

1. Расскажите историю открытия клетки.
2. Кем и когда была впервые сформулирована клеточная теория? Назовите её основные положения.
3. Изложите основные положения современной клеточной теории.



Подумайте!

1. В чём заключается значение клеточной теории для биологии?
2. Почему первое положение современной клеточной теории и теории Т. Шванна сходны? Почему оно сформулировано первым?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Положение клеточной теории и иллюстрирующая его особенность строения и жизнедеятельности клетки» (работа в малых группах).



§ 11. Неклеточные формы жизни — вирусы

Вспомните. *Какие структуры клетки обеспечивают хранение и передачу наследственной информации? Какие органоиды клетки осуществляют сборку молекул белка в процессе биосинтеза?*

Как вы думаете. *Какие вирусные заболевания вам известны? Что такое бактериофаг?*

В 1892 г. русский учёный Дмитрий Иосифович Ивановский (1864—1920) (рис. 37) описал необычные свойства возбудителя болезни табака, так называемой табачной мозаики. Этот возбудитель проходил через бактериальные фильтры, следовательно, здоровые растения табака можно было заразить бесклеточным фильтратом сока больного растения. Через несколько лет Ф. Леффлер и П. Фрош обнаружили, что возбудители ящура — болезни, нередко встречающейся у домашнего скота, — также проходят через бактериальные фильтры. Наконец, в 1917 г. Ф. д'Эррель открыл бактери-



Рис. 37. Д.И. Ивановский

офаг — вирус, поражающий бактерии. Так были открыты вирусы растений, животных и микроорганизмов. Эти три события положили начало новой науке — *вирусологии*, изучающей неклеточные формы жизни.

Состав и строение вирусов. Просто организованные вирусы состоят из нуклеиновой кислоты и нескольких белков, образующих вокруг неё оболочку, которая называется *капсидом* (от *лат.* capsa — вместилище). Примером таких вирусов является вирус табачной мозаики (рис. 38). Его капсид содержит всего один белок с небольшой молекулярной массой. Сложно организованные вирусы имеют дополнительную оболочку, белковую или липопротеиновую.

Если у всех клеточных организмов обязательно имеются две нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК, то вирусы содержат только одну из них. На этом основании их делят на две большие группы: ДНК-содержащие и РНК-содержащие. Кроме того, в отличие от клеточных организмов, у вирусов отсутствует собственная система, синтезирующая белки. Они вносят в клетку только свою генетическую информацию. С матрицы — вирусной ДНК или РНК — синтезируется иРНК, которая и служит основой для синтеза вирусных белков рибосомами инфицированной клетки. Молекула ДНК вирусов, или их геном, может встраиваться в геном клетки хозяина и существовать в таком виде неопределённо долгое время. Таким образом, паразитизм вирусов носит особый характер — это паразитизм на генетическом уровне.

Рис. 38. Вирус табачной мозаики



Взаимодействие вируса с клеткой. Вирусы обитают только в клетках и являются паразитами. В свободном, активном состоянии они не встречаются и не способны размножаться вне клетки. Многие из них являются возбудителями ряда опасных заболеваний — оспы, гепатита, энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и др. Циркулирующие в жидкостях организма вирусы могут попадать в клетку при образовании пиноцитозных вакуолей вместе с капельками жидкости. Однако, как правило, проникновению вируса в цитоплазму клетки предшествует

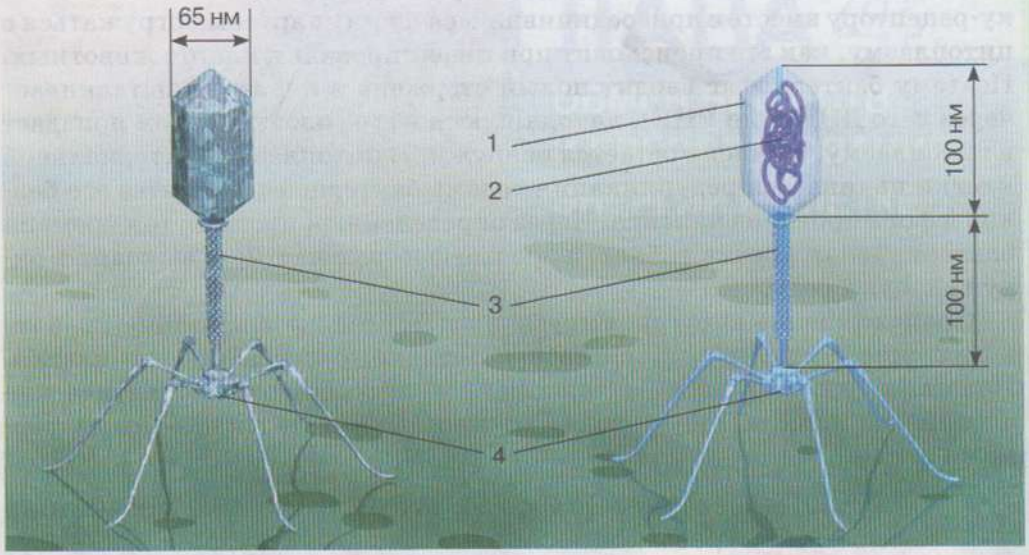


Рис. 39. Бактериофаг: *1* — белковая капсула; *2* — ДНК; *3* — чехол; *4* — базальная пластина

связывание его с особым белком — рецептором, находящимся на клеточной поверхности. Рецепторный механизм проникновения вируса в клетку обеспечивает специфичность инфекционного процесса. Так, вирус гепатита А или В проникает и размножается только в клетках печени, аденовирусы и вирус гриппа — в клетках эпителия слизистой оболочки верхних дыхательных путей, вирус, вызывающий воспаление головного мозга, — в нервных клетках, вирус эпидемического паротита — в клетках околоушных слюнных желёз и т.д.

Инфекционный процесс начинается, когда проникшие в клетку вирусы начинают размножаться, т.е. происходит редупликация вирусного генома и самосборка капсида. Для осуществления редупликации нуклеиновая кислота освобождается от капсида, а после синтеза новой молекулы нуклеиновой кислоты она вновь одевается синтезированными в цитоплазме клетки-хозяина вирусными белками. Накопление вирусных частиц приводит к выходу их из клетки. Для некоторых вирусов это происходит путём «взрыва», в результате чего целостность клетки нарушается и она погибает. Другие вирусы выделяются способом, напоминающим почкование. В этом случае клетки организма могут долго сохранять свою жизнеспособность.

Иной путь проникновения в клетку у вирусов бактерий — *бактериофагов* (рис. 39). Толстые клеточные стенки бактерий не позволяют бел-

ку-рецептору вместе с присоединившимся к нему вирусом погружаться в цитоплазму, как это происходит при инфицировании клеток животных. Поэтому бактериофаг вводит полый стержень в клетку и выталкивает через него ДНК (или РНК), находящуюся в его головке. Геном попадает в цитоплазму, а капсид остаётся снаружи. В цитоплазме бактериальной клетки начинается редупликация генома бактериофага, синтез его белков и формирование капсида. Через определённый промежуток времени бактериальная клетка гибнет, а зрелые фаговые частицы выходят в окружающую среду.

Происхождение вирусов. Вирусы представляют собой автономные генетические структуры, не способные, однако, развиваться вне клетки. Полагают, что вирусы и бактериофаги — обособившиеся генетические элементы клеток, которые эволюционировали вместе с клеточными формами жизни.

Вирусы — неклеточные формы жизни, способные проникать в живые клетки и размножаться только внутри этих клеток, используя их биосинтетические и энергетические системы.



Запомните!

Неклеточные формы жизни: вирусы и бактериофаги. Капсид.



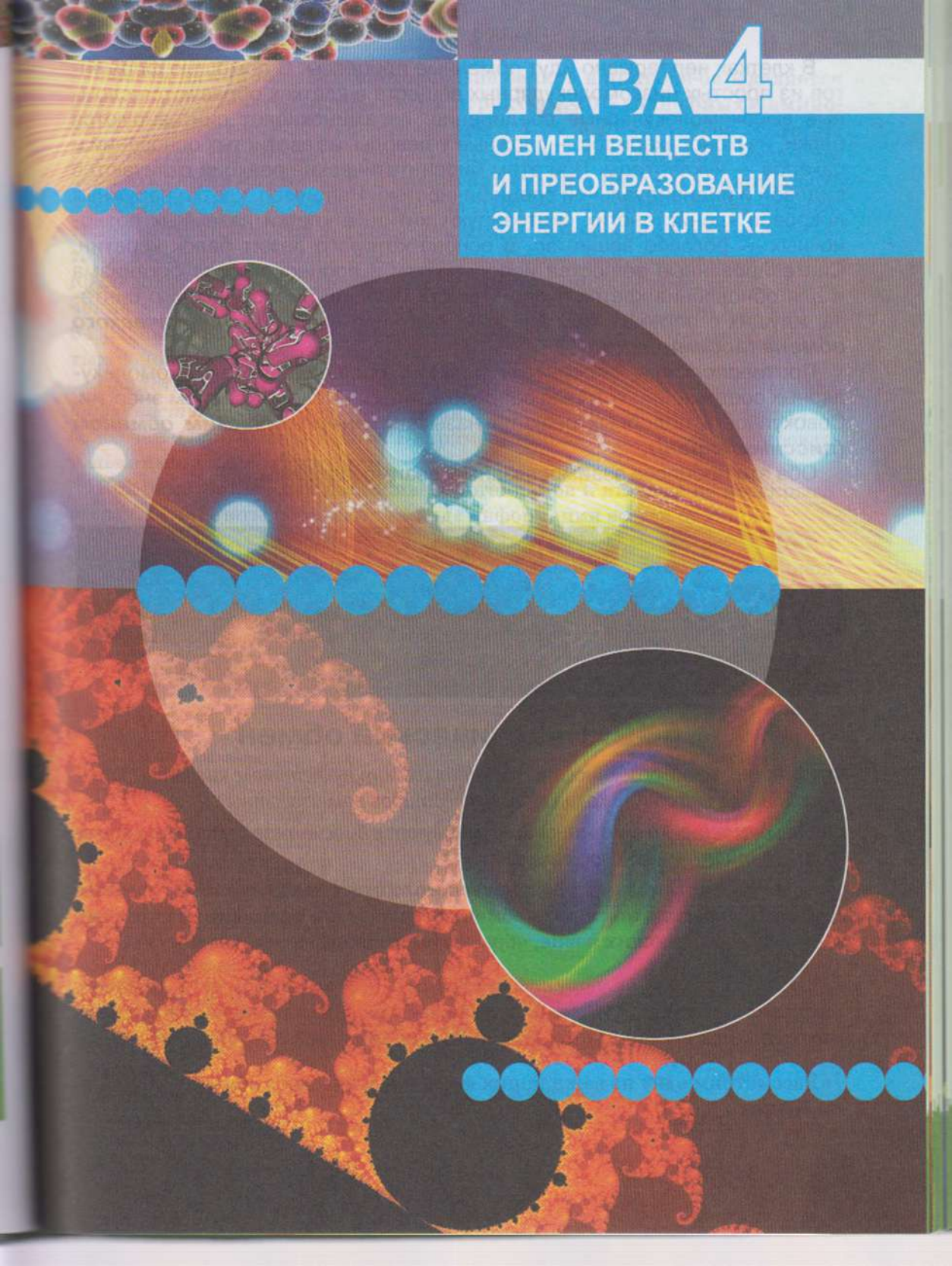
Проверьте свои знания

1. Когда и кем были открыты вирусы?
2. Как устроены вирусы?
3. Чем отличаются простые вирусы от сложных?
4. Как вирус проникает в клетку?
5. Укажите особенности взаимодействия бактериофага с бактериальной клеткой.
6. В чём проявляется действие вирусов на клетку?
7. Какие последствия для клеток человека имеет проникновение вирусов?



Подумайте!

1. Почему в вирусах невозможны даже простейшие реакции метаболизма?
2. Благодаря каким особенностям бактериофагов стало возможно использовать их в медицине?



ГЛАВА 4

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

В клетках непрерывно идут обменные процессы. С помощью ферментов из простых низкомолекулярных веществ в клетках образуются сложные высокомолекулярные соединения: из аминокислот синтезируются белки, из моносахаридов — сложные углеводы, из азотистых оснований и сахаров — нуклеотиды. При этом биосинтетические реакции отличаются видовой и индивидуальной специфичностью. Например, клетки наружных покровов членистоногих синтезируют хитин, а клетки наземных позвоночных — роговое вещество, в основе которого лежит белок кератин. Синтезированные вещества используются в процессе роста организма и для обновления клеток. Совокупность реакций биологического синтеза, идущих с поглощением энергии, получила название ***пластического обмена (ассимиляции)***.

Противоположны биосинтезу реакции расщепления высокомолекулярных соединений, которые сопровождаются высвобождением энергии. Совокупность подобных реакций называют ***энергетическим обменом (диссимиляцией)***.

Оба эти процесса взаимосвязаны и взаимозависимы.



§ 12. Пластический обмен

Вспомните. *Какие особенности строения имеют нуклеиновые кислоты? Какие существуют виды РНК? Какие виды нуклеотидов вам известны?*

Как вы думаете. *Какие органоиды участвуют в биосинтезе белка? Что такое транскрипция? Что такое трансляция?*

Совокупность реакций биологического синтеза называют пластическим обменом. Название этого вида обмена отражает его сущность: из простых веществ, поступающих извне, образуются сложные вещества клетки.

Пластический обмен (ассимиляция) — это совокупность химических реакций в организме, направленных на образование и обновление структурных частей клеток и тканей, идущих с затратой энергии.

Рассмотрим одну из важнейших форм пластического обмена — биосинтез белков.

Генетический код. Всё многообразие белков в природе определяется разной последовательностью в их структуре 20 «волшебных» аминокислот. Известно, что существует всего 4 вида нуклеотидов, которые отличаются друг от друга только азотистыми основаниями. Могут содержать тимин или аденин, цитозин или гуанин. Каждой аминокислоте в белковой цепочке соответствует на ДНК комбинация их трёх нуклеотидов — *триплет*. Эта зависимость между основаниями и аминокислотами называется *генетическим кодом*. Только код, состоящий из трёх последовательно расположенных оснований, может обеспечить включение в белковые молекулы всех 20 аминокислот. В такой код входит 64 разных триплета — возможные сочетания трёх из четырёх азотистых оснований (рис. 40).

Свойства генетического кода. Одно из основных свойств кода — его *специфичность*. Нет случаев, когда один и тот же триплет соответствовал бы более чем одной аминокислоте. Например, триплет ГЦА может кодировать только аминокислоту аргинин.

Код *универсален* для всех живых организмов и никогда не перекрывается, т.е. триплеты передаются в виде информации всегда целиком.

Некоторые аминокислоты кодируются несколькими триплетами. Эта *избыточность* кода имеет большое значение для повышения надёж-

Рис. 40. Генетический код

1-й	2-й: У	2-й: Ц	2-й: А	2-й: Г	3-й
У	УУУ, УУЦ — Фенилаланин	УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ — Серин	УАУ, УАЦ — Терозин	УГУ, УГЦ — Цестеин	У
	УУА, УУГ — Лейцин		УАА, УАГ — *Стоп-кодоны*	УГА — *Стоп-кодон*; УГГ — Триптофан	Ц, А, Г
Ц	ЦУУ, ЦУЦ, ЦУА, ЦУГ — Лейцин	ЦЦУ, ЦЦЦ, ЦЦА, ЦЦГ — Пролин	ЦАУ, ЦАЦ — Гистидин; ЦАА, ЦАГ — Глютамин	ЦГУ, ЦГЦ, ЦГА, ЦГГ — Аргинин	У, Ц, А, Г
А	АУУ, АУЦ — Изолейцин	АЦУ, АЦЦ, АЦА, АЦГ — Треонин	ААУ, ААЦ — Аспарагин; ААА, ААГ — Лизин	АГУ, АГЦ — Серин; АГА, АГГ — Аргинин	У, Ц, А, Г
	АУА — Метионин; АУГ — *старт-кодон*				
Г	ГУУ, ГУЦ, ГУА, ГУГ — Валин	ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ — Аланин	ГАУ, ГАЦ — Аспарагиновая кислота; ГАА, ГАГ — Глутаминовая кислота	ГГУ, ГГЦ, ГГА, ГГГ — Глицин	У, Ц, А, Г

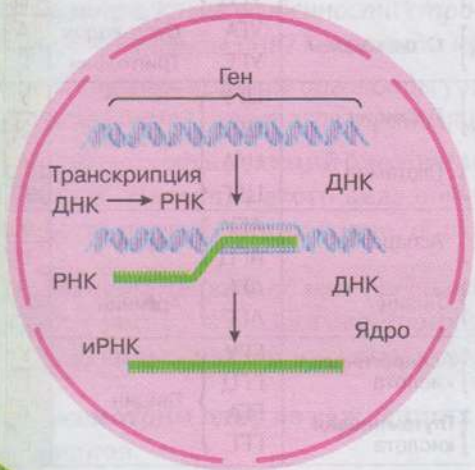
ности передачи генетической информации. Например, аминокислоте аргинину могут соответствовать триплеты ГЦА, ГЦГ, ГЦТ, ГЦЦ и т.д. Понятно, что случайная замена третьего нуклеотида в этих триплетах никак не отразится на структуре синтезируемого белка.

В каждой молекуле ДНК, состоящей из миллионов нуклеотидных пар, записана информация о последовательности аминокислот в сотнях различных белков. Каким образом участок молекулы ДНК, несущий информацию о структуре одного белка, отграничивается от других участков? Существуют триплеты, функцией которых является запуск синтеза полинуклеотидной цепочки, и триплеты, которые прекращают синтез, т.е. служат *«знаками препинания»*.

Транскрипция. Для того чтобы синтезировался белок, информация о последовательности аминокислот в его первичной структуре должна быть доставлена к рибосомам. Этот процесс включает два этапа: транскрипцию и трансляцию. *Транскрипция* (буквально — переписывание) информации происходит путём синтеза на одной из цепей молекулы ДНК одноцепочечной молекулы РНК, последовательность нуклеотидов которой точно соответствует (комплементарна) последовательности нуклеотидов цепи ДНК. Существуют специальные механизмы «узнавания» начальной точки синтеза, выбора цепи ДНК, с которой считывается информация, а также механизмы завершения процесса. Так образуется мРНК (иРНК), несущая информацию о структуре одного белка (рис. 41).

Трансляция — это следующий этап биосинтеза белка — перевод последовательности нуклеотидов в молекуле мРНК в последовательность аминокислот.

Рис. 41. Транскрипция



У прокариотических организмов (бактерий и сине-зелёных водорослей), не имеющих оформленного ядра, рибосомы могут связываться с вновь синтезированной молекулой мРНК сразу же после её отделения от ДНК или даже до полного завершения её синтеза. У ядерных организмов мРНК сначала должна быть доставлена через ядерную оболочку в цитоплазму. Перенос осуществляется специальными белками, которые образуют комплекс с молекулой РНК. Кроме транспорта мРНК к рибосомам, эти белки защищают её от повреждающего действия цитоплазматических ферментов.

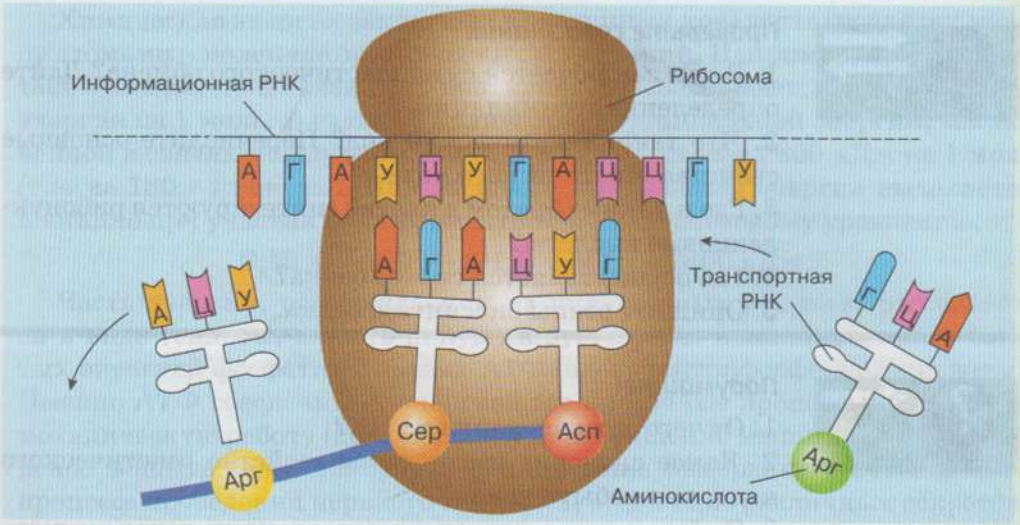


Рис. 42. Трансляция

В цитоплазме на один из концов мРНК вступает рибосома и начинает синтез полипептидной (белковой) цепи. Рибосома двигается по молекуле мРНК не плавно, а прерывисто, триплет за триплетом (рис. 42). По мере перемещения рибосомы по молекуле мРНК к полипептидной цепочке одна за другой пристраиваются аминокислоты, соответствующие триплетам мРНК. Точное соответствие аминокислоты коду триплета мРНК обеспечивается тРНК. Для каждой аминокислоты существует своя тРНК, один из триплетов которой комплементарен строго определённому триплету мРНК. Точно так же каждой аминокислоте соответствует свой фермент, присоединяющий её к тРНК. После завершения синтеза полипептидная цепочка отделяется от матрицы — молекулы мРНК. Молекула мРНК может использоваться для синтеза полипептидов многократно, как и рибосома.

Поразительная сложность системы биосинтеза и её высокая энергоёмкость обеспечивают высокую точность и упорядоченность синтеза полипептидов.

Одна из важнейших форм пластического обмена — биосинтез белка. Процесс включает в себя два этапа: транскрипцию и трансляцию. Информация, записанная в виде триплетов на ДНК, превращается в последовательность аминокислотных звеньев при участии рибосом.



Запомните!

Пластический обмен (ассимиляция). Биосинтез белка. Транскрипция. Трансляция.



Проверьте свои знания

1. В чём заключается суть пластического обмена? Дайте определение ассимиляции.
2. Что такое генетический код? Перечислите основные свойства генетического кода.
3. Где и каким образом в клетке синтезируются рибонуклеиновые кислоты?
4. Где осуществляется синтез белка?
5. Опишите этапы биосинтеза белка.



Подумайте!

1. От чего зависит длина мРНК?
2. Какое значение имеет такое свойство генетического кода, как избыточность?
3. О чём свидетельствует универсальность генетического кода?



§ 13. Энергетический обмен

Вспомните. *Какое строение имеет молекула глюкозы? Какова функция глюкозы в клетке?*

Как вы думаете. *Какую роль выполняет молекула АТФ в клетке? Какова роль кислорода в процессе диссимиляции?*

Процессом, противоположным синтезу, является диссимиляция — совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию называют ещё энергетическим обменом клетки.

Энергетический обмен (катаболизм) — это совокупность химических реакций в организме, направленных на расщепление сложных органических веществ, идущая с высвобождением энергии.

Химическая энергия заключена в различных ковалентных связях между атомами в молекуле органических соединений. Например, при разрыве такой химической связи, как пептидная, высвобождается около 12 кДж энергии на 1 моль. В глюкозе количество потенциальной энергии, заключённой в связях между атомами С, Н и О, составляет 2800 кДж на 1 моль (т.е. на 180 г глюкозы). При расщеплении глюкозы энергия выделяется поэтапно при участии ряда ферментов согласно итоговому уравнению:

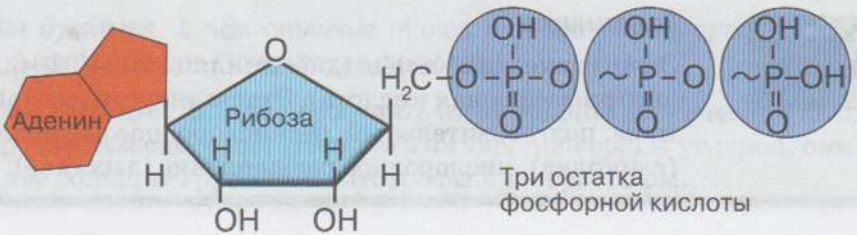
$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6H_2O + 6CO_2 + 2800 \text{ кДж}.$$

Часть энергии, освобождаемой из питательных веществ, рассеивается в виде теплоты, а часть аккумулируется, т.е. накапливается, в богатых энергией фосфатных связях АТФ (аденозинтрифосфорной кислоты). Именно АТФ обеспечивает энергией все клеточные процессы: биосинтез, механическую работу (деление клетки, сокращение мышц), активный перенос веществ через мембраны, поддержание мембранного потенциала в процессе проведения нервного импульса, выделение различных секретов.

Молекула АТФ состоит из азотистого основания аденина, углевода рибозы и трёх остатков фосфорной кислоты (рис. 43). Аденин, рибоза и первый фосфат образуют аденозинмонофосфат (АМФ). Если к первому фосфату присоединяется второй, получается аденозиндифосфат (АДФ). Молекула с тремя остатками фосфорной кислоты (АТФ) наиболее энергоёмка. Отщепление концевого фосфата АТФ сопровождается выделением 40 кДж, а не 12 кДж энергии, как при разрыве обычных химических связей. Благодаря богатым энергией связям в молекулах АТФ клетка может накапливать большое количество энергии в очень маленьком пространстве и расходовать её по мере надобности. Синтез АТФ осуществляется в митохондриях. Отсюда молекулы АТФ поступают в разные участки клетки, обеспечивая энергией процессы жизнедеятельности.

Этапы энергетического обмена. Первый этап — ***подготовительный***. На этом этапе молекулы ди- и полисахаридов, жиров, белков распадаются на мелкие молекулы — глюкозу, глицерин и жирные кислоты, аминокислоты; крупные молекулы нуклеиновых кислот — на нуклеотиды. На этом этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты.

Рис. 43. Схема строения молекулы АТФ (знаком « ~ » обозначена макроэргическая связь)



Второй этап — ***бескислородный***, или неполный, осуществляющийся в цитоплазме клеток. Он называется также ***анаэробным дыханием*** (***гликолизом***), или ***брожением***. Термин «брожение» обычно применяют по отношению к процессам, протекающим в клетках микроорганизмов. Образующиеся на этом этапе вещества при участии ферментов подвергаются дальнейшему расщеплению. Например, в мышцах в результате анаэробного дыхания молекула глюкозы распадается на две молекулы пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), которые затем восстанавливаются в молочную кислоту ($C_3H_6O_3$). В реакциях расщепления глюкозы участвуют фосфорная кислота и АДФ. В суммарном виде это выглядит так:

$$C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2\,АДФ \rightarrow 2C_3H_6O_3 + 2АТФ + 2H_2O.$$

У дрожжевых грибов молекула глюкозы без участия кислорода превращается в этиловый спирт и диоксид углерода (спиртовое брожение). У других микроорганизмов гликолиз может завершаться образованием ацетона, уксусной кислоты и т.д. Во всех случаях распад одной молекулы глюкозы сопровождается образованием двух молекул АТФ. В ходе бескислородного расщепления глюкозы в виде химической связи в молекуле АТФ сохраняется 40% энергии, а остальное рассеивается в виде теплоты.

Третий этап энергетического обмена — ***аэробное дыхание***, или ***кислородное расщепление***. Реакции этой стадии энергетического обмена также катализируются ферментами. При доступе кислорода образовавшиеся во время предыдущего этапа вещества в клетке окисляются до конечных продуктов — H_2O и CO_2. Кислородное дыхание сопровождается выделением большого количества энергии и аккумуляцией (запасанием) её в молекулах АТФ. Суммарное уравнение аэробного дыхания выглядит так:

$$2C_3H_6O_3 + 6O_2 + 36H_3PO_4 + 36АДФ \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 36АТФ + 36H_2O.$$

Таким образом, при окислении двух молекул молочной кислоты образуются 36 молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание.

В результате энергетического обмена происходит расщепление сложных органических веществ и высвобождение заключённой в химических связях энергии, которая необходима для всех процессов жизнедеятельности клетки.



Запомните!

Энергетический обмен (диссимиляция). АТФ (аденозинтрифосфорная кислота). Этапы энергетического обмена: подготовительный, бескислородное расщепление (гликолиз), кислородное расщепление (дыхание).



Проверьте свои знания

1. Дайте определение энергетического обмена.
2. Какова роль АТФ в клетке?
3. Назовите этапы синтеза АТФ. Дайте характеристику подготовительного этапа.
4. Где в клетке протекает процесс гликолиза? Какие вещества являются участниками реакции гликолиза? Какие вещества являются продуктами этой реакции?
5. Какие условия необходимы для протекания процесса дыхания?
6. Дайте характеристику процесса дыхания.
7. Напишите итоговое уравнение синтеза АТФ.
8. Какой этап катаболизма наиболее энергетически выгоден?



Подумайте!

Как связаны между собой пластический и энергетический обмены?



§ 14. Особенности пластического обмена растительной клетки

Вспомните. *Чем отличается питание растений от питания животных? Какие вещества и условия необходимы для протекания процесса фотосинтеза?*

Как вы думаете. *В чём отличие типов питания автотрофных и гетеротрофных организмов? Что такое фотолиз?*

Типы питания. В зависимости от того, в какой химической форме живые организмы способны усваивать из внешней среды углерод, они делятся на две большие группы — автотрофы и гетеротрофы.

Автотрофы — это организмы, осуществляющие питание (т.е. получающие энергию) за счёт неорганических соединений, основной источник углерода для них углекислый газ атмосферы. К ним относятся некоторые бактерии и все зелёные растения. В зависимости от того, какой источник энергии используется автотрофными организмами для синтеза органических соединений, их делят на две группы: фототрофы и хемотрофы. Для ***фототрофных организмов*** источником энергии служит свет, а ***хемотрофы*** используют энергию, освобождающуюся в процессе окислительно-восстановительных реакций.

Организмы, не способные сами синтезировать органические вещества из неорганических, нуждаются в доставке их из окружающей среды. Основной источник углерода для них — разлагаемые органические соединения. Такие организмы называют ***гетеротрофными***. К ним относят большинство бактерий, грибы и животных.

Фотосинтез. Зелёные растения являются фототрофами. При помощи содержащегося в хлоропластах хлорофилла они осуществляют воздушное питание.

Фотосинтез — это процесс преобразования световой энергии в энергию химических связей органических веществ.

Происходит это следующим образом. Фотосинтез состоит из двух фаз: световой и темновой (рис. 44).

Рис. 44. Фотосинтез у высших растений





Световая фаза фотосинтеза. Молекулы хлорофилла поглощают кванты солнечного света определённой длины волны, в результате чего один из электронов каждой молекулы приобретает избыток энергии и переходит в возбуждённое состояние. Он отрывается от молекулы хлорофилла и путешествует по цепи белков-переносчиков, расположенных в мембране тилакоида, постепенно отдавая накопленную энергию. В итоге электроны присоединяются к $НАДФ^+$ (окисленная форма переносчика электронов) и накапливаются на внешней стороне мембраны тилакоида, отчего она приобретает отрицательный заряд.

Молекула хлорофилла, потерявшая электрон, не может поглощать новые кванты света до тех пор, пока не восстановится. Восстановление происходит благодаря разложению молекулы воды (фотолизу). Молекула воды под воздействием кванта солнечного света и при участи ферментов распадается на атомы кислорода (образуют молекулярный кислород, который уходит в окружающую среду), протоны H^+ и электроны, компенсирующие потери хлорофилла. Протоны накапливаются на внутренней стороне мембраны тилакоида, и она приобретает положительный заряд. В итоге возникает разность потенциалов на мембране. Накопившиеся во внутреннем пространстве тилакоида протоны выходят наружу через канал фермента АТФ-синтетазы; энергия протонов запасается в форме АТФ, молекулы которой образуются в пространстве вне тилакоида. Этот процесс называется фотофосфорилированием.

Таким образом, в клетке происходит преобразование энергии света в энергию электронов, в энергию протонного градиента и на выходе — в энергию высокоэнергетических химических связей в молекуле АТФ и НАДФН. Кислород, образующийся в ходе световой фазы фотосинтеза, представляет собой побочный продукт данного процесса.

Темновая фаза фотосинтеза протекает в строме хлоропластов. В результате циклических реакций, идущих с поглощением углекислого газа (CO_2) и использованием вещества и энергии в виде НАДФН и АТФ, происходит синтез органических соединений, в первую очередь — глюкозы ($C_6H_{12}O_6$). Общее уравнение фотосинтеза выглядит следующим образом:

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

Как уже отмечалось выше, побочным продуктом фотосинтеза зелёных растений является молекулярный кислород, выделяемый в атмосферу. Свободный кислород в атмосфере является мощным фактором преобразования веществ. Благодаря его появлению на нашей планете стал возможным аэробный тип обмена веществ.

Хемосинтез. Некоторые бактерии, лишённые хлорофилла, тоже способны к синтезу органических соединений, при этом они используют энергию химических реакций неорганических веществ.

Хемосинтез — это процесс преобразования энергии химических реакций неорганических веществ в химическую энергию синтезируемых органических соединений.

К группе автотрофов — хемосинтетиков (хемотрофов) относятся нитрифицирующие бактерии. Некоторые из них используют энергию окисления аммиака в азотистую кислоту, другие — энергию окисления азотистой кислоты в азотную. Известны хемосинтетики, извлекающие энергию из окисления двухвалентного железа в трёхвалентное или из окисления сероводорода до серной кислоты. Фиксируя атмосферный азот, переводя нерастворимые минералы в форму, пригодную для усвоения растениями, хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в круговороте веществ в природе.

По типу питания все организмы делят на две большие группы: автотрофы и гетеротрофы. Одним из наиболее важных процессов пластического обмена является фотосинтез.



Запомните!

Типы питания: автотрофный (фототрофный, хемотрофный), гетеротрофный. Фотосинтез. Хемосинтез.



Проверьте свои знания

1. Расскажите об известных вам типах питания организмов.
2. На какие группы делятся автотрофные организмы?
3. Какие организмы называют гетеротрофными? Приведите примеры.
4. Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза.
5. Что такое хемосинтез?



Подумайте!

Почему в результате фотосинтеза у зелёных растений в атмосферу выделяется свободный кислород?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Тип автотрофного организма и механизм получения им энергии» (работа в малых группах).



ГЛАВА 5

РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Способность к размножению, или самовоспроизведению, — одна из важнейших характеристик органической природы. Размножение — свойство, присущее всем без исключения живым организмам — от бактерий до млекопитающих.

В основе размножения лежит общее свойство всех живых организмов — наследственность, т.е. способность воспроизводить свойства и признаки родителей. И хотя под терминами «размножение» и «наследственность» имеются в виду разные свойства живых организмов, они, по существу, тесно взаимосвязаны. Это и понятно, так как естественный отбор благоприятствует сохранению любых признаков и свойств, повышающих жизнеспособность потомства на всех этапах его жизни. В борьбе за существование побеждают организмы, которые оставляют больше потомков, доживающих до взрослого состояния и в свою очередь оставляющих потомство. Такая направленность отбора приводит к тому, что многие особенности строения и поведения организмов в первую очередь служат для наиболее успешного размножения.

Известны различные формы размножения, но все они могут быть отнесены к двум типам: бесполому и половому.

Бесполое размножение характеризуется тем, что новая особь развивается из неполовых, соматических (телесных) клеток и генетически не отличается от материнской особи.

Половым размножением называют смену поколений и развитие организмов на основе специализированных — половых — клеток, образующихся в половых железах. В эволюции размножения наиболее прогрессивным оказался способ, благодаря которому новый организм развивался в результате слияния двух половых клеток, образованных разными родителями. Для многих организмов характерна *раздельнополость*. Однако у беспозвоночных животных нередко сперматозоиды и яйцеклетки формируются в теле одного организма. Такое явление — *обоеполость* — называют *гермафродитизмом*. Цветковые растения также бывают обоеполыми.

Рис. 45. К.М. Бэр



Известны случаи, когда новый организм развивается из неоплодотворённой яйцеклетки. Такое размножение называют *девственным*, или *партеногенетическим*.

Независимо от типа размножения начало новому организму даёт одна или несколько клеток, содержащих гены. Развитие заклю-

чается в постепенной реализации наследственной информации, полученной ими от родителей.

Изучением вопросов, связанных с индивидуальным развитием организмов, занимается эмбриология. Основателем современной эмбриологии по праву считается академик Санкт-Петербургской академии наук Карл Максимович Бэр (1792—1876) (рис. 45). В 1828 г. он опубликовал сочинение «История развития животных», в котором положил начало учению о зародышевых листках и сформулировал закон зародышевого сходства.

Онтогенез делится на два периода: эмбриональный — от образования зиготы до рождения или же выхода из яйцевых оболочек; постэмбриональный — от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.



§ 15. Бесполое размножение

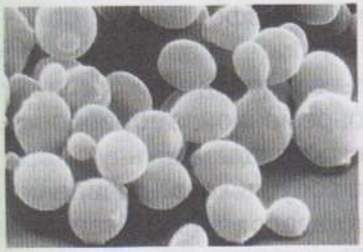
Вспомните. *Что такое митоз? Какова последовательность фаз митоза? Каково биологическое значение митоза?*

Как вы думаете. *Какое размножение называют вегетативным? Какой тип размножения возник раньше в процессе эволюции?*

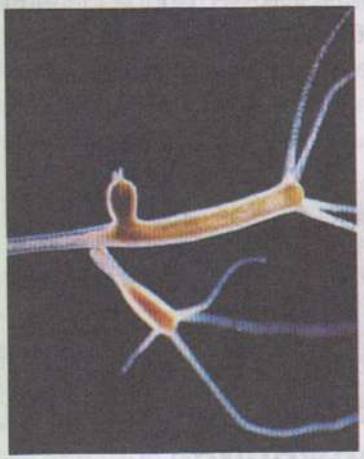
При бесполом размножении новый организм может возникнуть из одной клетки или из нескольких неполовых (соматических) клеток материнской особи.

Многие простейшие (амёбы, эвглена зелёная и др.), одноклеточные водоросли (хламидомонада) размножаются путём ***митотического деления*** клетки. Перед ним происходит удвоение генетического материала, который впоследствии равномерно распределяется между дочерними клетками.

Другим одноклеточным, некоторым низшим грибам (мукор), водорослям (хлорелла) и животным свойственно ***спорообразование***. Оно состоит в том, что клетка распадается на большое число особей, равное количеству ядер, заранее образованных в родительской клетке в результате многократного деления её ядра. Многоклеточные организмы также способны к спорообразованию: это



а



б

Рис. 46. Почкование:
а — дрожжевых грибов,
б — пресноводной гидры

мхи, высшие грибы, многоклеточные водоросли, папоротникообразные и некоторые другие.

Как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов способом бесполого размножения служит также ***почкование*** (рис. 46). Например, у дрожжевых грибов и некоторых инфузорий (сосущие инфузории) почкование заключается в том, что на материнской клетке первоначально образуется небольшой бугорок, содержащий ядро,— почка. Она растёт, достигает размеров, близких к размерам материнского организма, и затем отделяется, переходя к самостоятельному существованию. У многоклеточных (пресноводная гидра) почка состоит из группы клеток обоих слоёв стенки тела. Почка растёт, удлиняется, на переднем её конце появляется ротовое отверстие, окружённое щупальцами. Почкование завершается образованием маленькой гидры, которая затем отделяется от материнского организма.

У растений широко распространено ***вегетативное размножение*** — образование новой особи из многоклеточной части организма родительской особи (рис. 47). Так, у картофеля для размножения служат видоизменённые подземные побеги — *клубни*. У жасмина, ивы легко укореняются побеги — *стеблевые черенки*. С их помощью размножают также виноград и смородину. Длинные ползучие стебли земляники — *усы (столоны)* — образуют почки, которые, укореняясь, дают начало новому растению. Некоторые растения, например бегония, могут размножаться *листовыми черенками* (листовая пластинка и черешок). На нижней стороне листа, в местах разветвления крупных жилок, возникают корни, а на верхней — почки, из которых затем развиваются побеги.

Для вегетативного размножения используют также боковые корни. В садоводстве с помощью *корневых черенков* размножают малину, вишню, сливу, розу и др. С помощью *корневых клубней* размножаются георгины.

Видоизменение подземного побега — *корневище* — также образует новые растения. Например, осот с его помощью может дать до 1800 новых особей на 1 м^2 почвы. К видоизменённым побегам относят также *луковицы*, с помощью которых размножают тюльпаны, лилии, лук, чеснок и некоторые другие растения.



Клубень



Стеблевые черенки



Листовые черенки



Луковицы



Корневые клубни



Усы



Корневище

Рис. 47. Органы вегетативного размножения растений

Бесполое размножение, эволюционно возникшее раньше полового,— весьма эффективный процесс. С его помощью в благоприятных условиях численность вида может быстро увеличиваться. Однако при любых формах бесполого размножения все потомки имеют генотип, идентичный генотипу материнской особи. Поскольку все соматические клетки организма возникли путём митоза, а именно из них и развивается новый организм, становится понятным, почему все особи при бесполом размножении генетически сходны: оно не сопровождается повышением генетического разнообразия. Новые признаки, которые могут оказаться полезными при изменении условий среды, появляются только в результате относительно редких мутаций.

В бесполом размножении принимают участие только соматические клетки, в связи с этим все потомки генетически однородны. Данный тип размножения требует от организмов небольших энергетических затрат и протекает достаточно быстро по сравнению с половым, что имеет большое значение, особенно при размножении в благоприятных условиях.



Запомните!

Бесполое размножение: митотическое деление, спорообразование, почкование, вегетативное размножение (черенками: стеблевыми, листовыми, корневыми; клубнями, усами, корневищами, луковицами, корневыми клубнями).



Проверьте свои знания

1. Какие основные типы размножения вам известны?
2. Что такое половое размножение?
3. Как называются организмы, в теле которых образуются женские и мужские половые клетки?
4. Что такое бесполое размножение?
5. Для каких организмов характерно бесполое размножение?
6. Охарактеризуйте известные вам формы бесполого размножения.



Подумайте!

1. Почему при бесполом размножении потомки генетически сходны между собой и с родительской особью?
2. В каких случаях при бесполом размножении отдельные особи отличаются от родительской?



§ 16. Половое размножение

Вспомните. *Как называются мужские и женские половые клетки? Как устроено яйцо птицы?*

Как вы думаете. *В чём главное отличие половой клетки от соматической? Когда начинается процесс образования гамет у человека? Что такое мейоз?*

Половое размножение происходит с участием половых клеток (гамет) и имеет большие эволюционные преимущества над бесполым. Это обусловлено тем, что генотип потомков возникает путём комбинирования генов, принадлежащих обоим родителям. В связи с этим обеспечивается более успешное и быстрое возникновение приспособлений вида к меняющимся

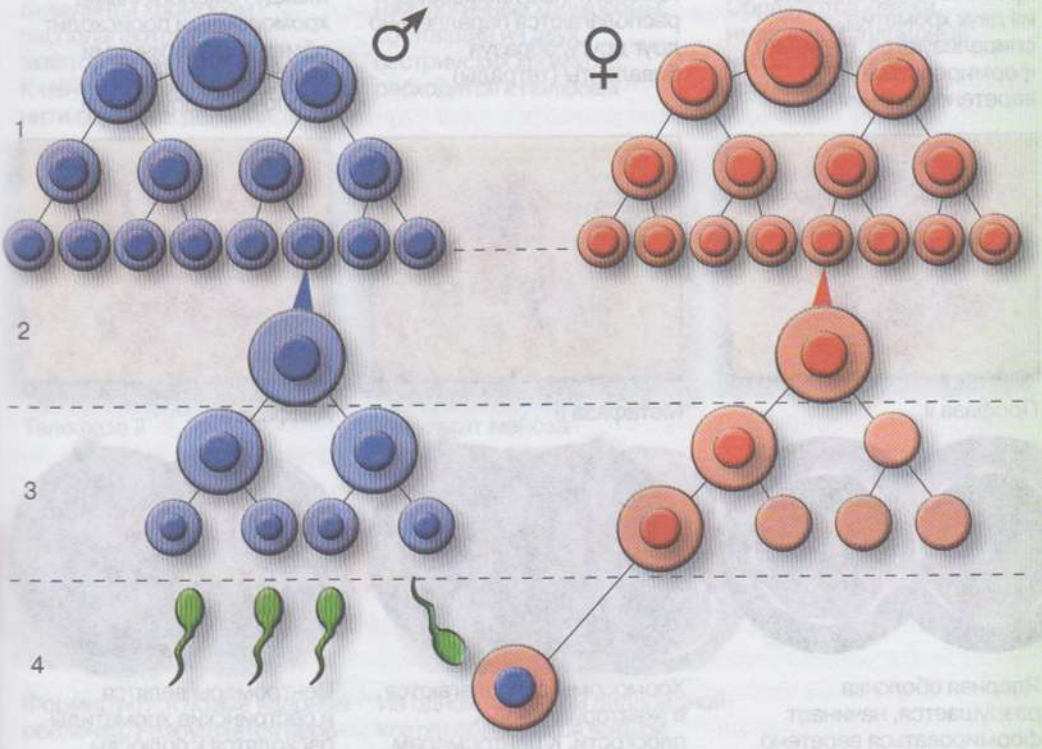
условиям обитания. Так как новые комбинации возникают в каждом поколении, то приспособленным к новым условиям существования может оказаться гораздо большее количество особей, чем при бесполом размножении.

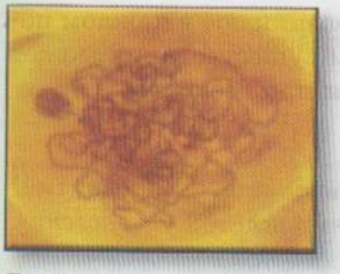
Гаметогенез — это процесс развития половых клеток. Развитие сперматозоидов называют *сперматогенезом*, а яйцеклеток — *овогенезом* (от *лат.* ovo — яйцо).

Выделяют несколько стадий гаметогенеза (рис. 48).

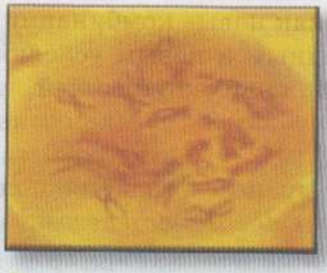
Размножение. Первичные половые клетки делятся путём митоза, в результате чего увеличивается их количество. При сперматогенезе размножение

Рис. 48. Схема гаметогенеза:
периоды — размножения *(1)*, роста *(2)*, созревания *(3)* и формирования *(4)*





Профаза I



Профаза I



Профаза I



Хромосомы, состоящие из двух хроматид, спирализуются. Начинает формироваться веретено деления



Гомологичные хромосомы располагаются параллельно друг другу, образуя биваленты (тетрады)



Между гомологичными хромосомами происходит обмен гомологичными участками. Ядерная оболочка разрушается



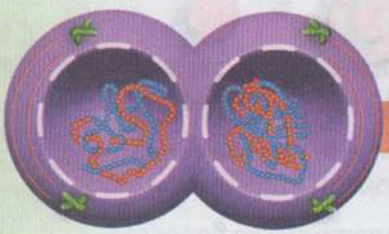
Профаза II



Метафаза II



Анафаза II



Ядерная оболочка разрушается, начинает формироваться веретено деления



Хромосомы располагаются в экваториальной плоскости. К центромерам присоединяются нити веретена деления



Центромеры делятся, и сестринские хроматиды расходятся к полюсам клетки

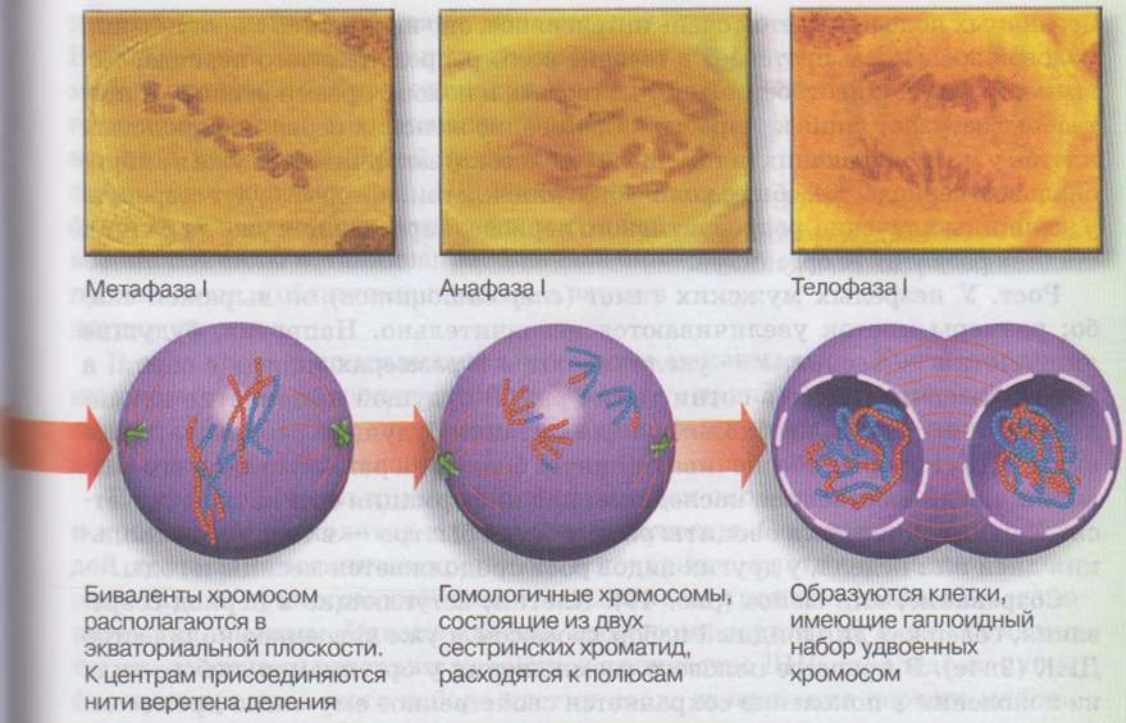


Рис. 49. Фазы мейоза

первичных половых клеток очень интенсивное, оно начинается с наступления половой зрелости и протекает в течение всего репродуктивного периода, т.е. времени, когда животное может участвовать в половом размножении, и постепенно затухает лишь к старости. Образование женских первичных половых клеток у млекопитающих (в том числе у человека) заканчивается уже в эмбриональном периоде, т.е. общее количество яйцеклеток, которые будут созревать у женщины в течение репродуктивного периода, определяется уже на ранних стадиях развития её организма.

Рост. У незрелых мужских гамет (*сперматоцитов*) он выражен слабо; размеры клеток увеличиваются незначительно. Напротив, будущие яйцеклетки — *овоциты* — увеличиваются в размерах иногда в сотни, а чаще в тысячи и даже в сотни тысяч раз. В будущей яйцеклетке накапливаются вещества, необходимые для питания будущего зародыша, и все виды РНК, которые обеспечивают синтез белков на ранней стадии его развития, когда собственная наследственная информация ещё не используется. У одних животных овоциты растут очень быстро — в течение нескольких дней или недель, у других видов рост продолжается месяцы и годы.

Созревание, или мейоз (рис. 49). Клетки, вступающие в период созревания, содержат диплоидный набор хромосом и уже удвоенное количество ДНК (2n4c). В процессе полового размножения у организмов любого вида из поколения в поколение сохраняется свойственное ему число хромосом. Это достигается тем, что перед слиянием половых клеток — *оплодотворением* — в процессе созревания в них уменьшается (редуцируется) число хромосом, т.е. из диплоидного набора (2n) образуется гаплоидный (1n). Сущность мейоза состоит в том, что каждая половая клетка получает одинарный, гаплоидный, набор хромосом. Однако вместе с тем мейоз — это стадия, во время которой создаются новые комбинации генов путём сочетания разных материнских и отцовских хромосом. Перекомбинирование наследственных задатков возникает, кроме того, и в результате обмена участками между гомологичными (парными) хромосомами в процессе мейоза.

Мейоз включает два последовательных, идущих друг за другом практически без перерыва деления. Как и в митозе, в каждом мейотическом делении выделяют четыре стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

Первое (I) мейотическое деление.

Профаза I начинается спирализацией хромосом. В результате в световой микроскоп видны тонкие длинные нити. Уже на этом этапе при большом увеличении можно различить, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединённых между собой в области центромеры. Затем гомологичные хромосомы сближаются, каждая точка каждой хроматиды одной хромосомы совмещается с соответствующей точкой хроматиды другой, гомологичной хромосомы. Этот процесс точного и тесного сближения гомологичных

хромосом в мейозе называют *конъюгацией*. В дальнейшем между такими хромосомами может произойти обмен одинаковыми, или гомологичными, т.е. содержащими одни и те же гены, участками. Такой процесс носит название *кроссинговера* (рис. 50). К концу профазы между гомологичными хромосомами возникают силы отталкивания. Вначале они проявляются в области центромер, а затем в других участках.

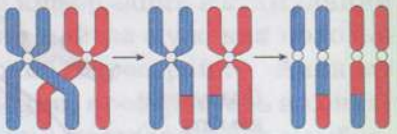


Рис. 50. Перекрёст хромосом и обмен гомологичными участками

В *метафазе I* спирализация хромосом максимальна. Конъюгированные хромосомы располагаются по экватору, причём центромеры гомологичных хромосом обращены к разным полюсам клетки. К ним прикрепляются нити веретена деления.

В *анафазе I* плечи гомологичных хромосом окончательно разделяются, и хромосомы расходятся к различным полюсам. Следовательно, из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку попадает только одна. Число хромосом уменьшается в два раза, хромосомный набор становится гаплоидным. Однако каждая хромосома состоит из двух хроматид, т.е. по-прежнему содержит удвоенное количество ДНК, и, следовательно, формула хромосомного набора клетки после завершения первого мейотического деления 1n2c.

В *телофазе I* на непродолжительное время образуется ядерная оболочка. Поскольку отдельные хромосомы гаплоидных дочерних клеток остаются удвоенными, во время интерфазы между I и II делениями мейоза редупликации ДНК не происходит.

Второе (II) мейотическое деление. Второе деление мейоза протекает так же, как обычное митотическое деление, с той лишь разницей, что делящаяся клетка гаплоидна (1n2c). В анафазе II центромеры, соединяющие сестринские хроматиды в каждой хромосоме, делятся, и хроматиды, как и в митозе, с этого момента становятся самостоятельными хромосомами. С завершением телофазы II заканчивается и весь процесс мейоза: из исходной первичной половой клетки образовались четыре гаплоидные клетки с хромосомным набором 1n1c.

Таким образом, сущность периода созревания состоит в том, что в половых клетках путём двукратного мейотического деления количество хромосом уменьшается вдвое, а количество ДНК — вчетверо. Биологический смысл второго мейотического деления заключается в том, что количество ДНК приводится в соответствие хромосомному набору.

Формирование гамет. У особей мужского пола все четыре гаплоидные клетки, образовавшиеся в результате мейоза, в дальнейшем преобразуются

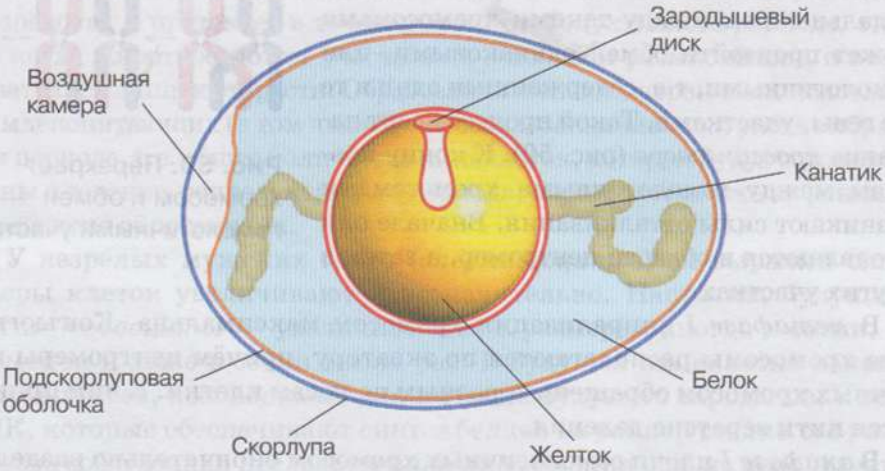


Рис. 51. Строение яйца

в сперматозоиды. У особей женского пола лишь из одной клетки получается жизнеспособное яйцо. Три другие клетки гораздо мельче, они превращаются в так называемые направительные, или редукционные, тельца, вскоре погибающие. Биологический смысл образования только одной яйцеклетки и гибели трёх полноценных (с генетической точки зрения) направительных телец обусловлен необходимостью сохранения в одной клетке всех запасных питательных веществ, которые понадобятся для развития будущего зародыша.

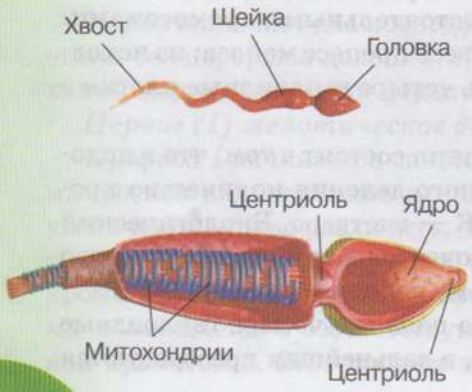


Рис. 52. Схема строения сперматозоида млекопитающего

Формирование состоит в приобретении клетками определённой формы и размеров, соответствующих их специфической функции. Женские половые клетки в процессе созревания покрываются оболочками и готовы к оплодотворению непосредственно после завершения мейоза. Во многих случаях, например у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, за счёт деятельности клеток, окружающих яйцеклетку, вокруг неё возникает ряд дополнительных оболочек (рис. 51). Их функция заключается в защите яйцеклетки и развивающегося зародыша от внешних неблагоприятных воздействий. Функция сперматозоидов (рис. 52)

состоит в доставке в яйцеклетку генетической информации и стимуляции её развития. В связи с этим после завершения мейоза мужская половая клетка подвергается значительной и глубокой перестройке. Аппарат Гольджи располагается на переднем крае головки, преобразуясь в концевое тельце — *акросому*, выделяющую ферменты, растворяющие мембрану яйца. Митохондрии компактно упаковываются вокруг появившегося жгутика, образуя шейку. Сформированный сперматозоид содержит также центриоль.

Половое размножение протекает с участием половых клеток. Каждый новый организм имеет новую комбинацию генов, полученную от обоих родителей, что обеспечивает ему возможность лучше приспосабливаться к меняющимся условиям. Гаметы образуются в течение гаметогенеза и содержат гаплоидный набор хромосом, что позволяет при оплодотворении восстанавливать количество хромосом, характерное для вида.



Запомните!

Гаметогенез (овогенез, сперматогенез). Стадии гаметогенеза: размножение, рост, созревание (мейоз), формирование половых клеток.



Проверьте свои знания

1. Чем половое размножение отличается от бесполого?
2. Что такое гаметогенез?
3. Какие периоды выделяют в развитии половых клеток?
4. Назовите основные отличия в развитии мужских и женских половых клеток.
5. Как протекает период созревания половых клеток?
6. В чём заключается биологический смысл мейоза?



Подумайте!

1. Почему зрелые половые клетки одного организма несут разные комбинации генов? Каково значение этого явления?
2. В чём состоят эволюционные преимущества полового размножения перед бесполым?

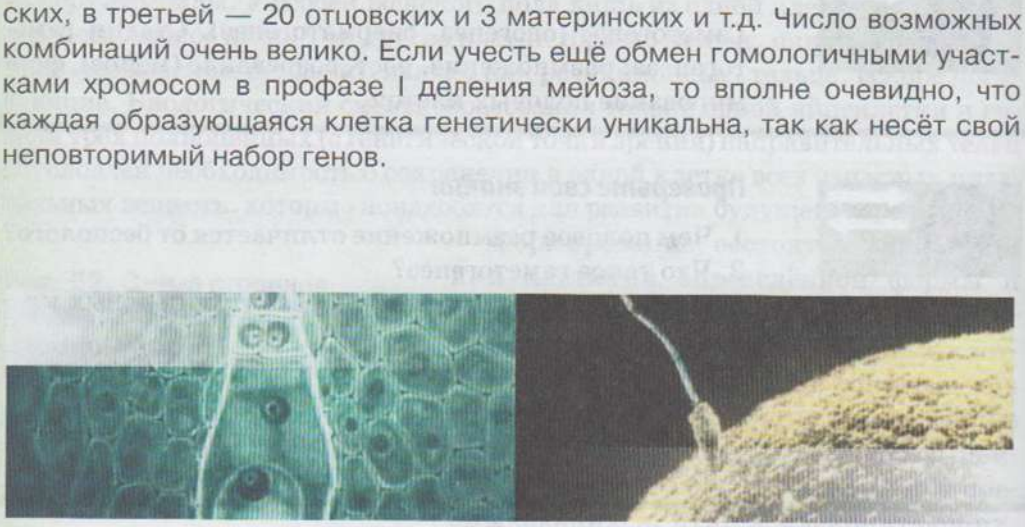
ЗАДАНИЯ

1. Составьте таблицу «Типы размножения и их особенности» (работа в малых группах).

2. Составьте таблицу «Сравнительная характеристика мейоза и митоза» (работа в малых группах).

Это интересно!

Клетки, образовавшиеся в результате I деления созревания (мейоза), отличаются друг от друга по составу отцовских и материнских хромосом и, следовательно, по набору генов. Например, все клетки человека, в том числе первичные половые клетки, содержат 46 хромосом. Из них 23 получены от отца и 23 — от матери. После I мейотического деления в сперматоциты и овоциты также попадает по 23 хромосомы. Однако вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом в анафазе I образующиеся клетки получают самые разнообразные комбинации родительских хромосом. Например, в одной из них может оказаться 3 отцовских и 20 материнских хромосом, в другой — 10 отцовских и 13 материнских, в третьей — 20 отцовских и 3 материнских и т.д. Число возможных комбинаций очень велико. Если учесть ещё обмен гомологичными участками хромосом в профазе I деления мейоза, то вполне очевидно, что каждая образующаяся клетка генетически уникальна, так как несёт свой неповторимый набор генов.



§ 17. Оплодотворение

Вспомните. *Как происходит процесс размножения у рыб? У земноводных? Опишите строение цветка покрытосеменных растений.*

Как вы думаете. *Какое оплодотворение называется двойным? В чём его биологический смысл?*

Для осуществления процесса размножения организмам необходимо, чтобы гаметы особей разного пола встретились. Это нужно для объединения их генетического материала.

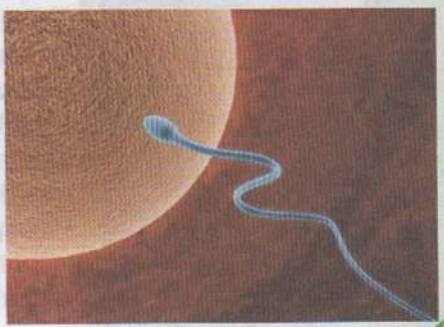
Оплодотворение — это процесс слияния сперматозоида с яйцеклеткой (рис. 53).

В результате оплодотворения образуется диплоидная клетка — *зигота*, развитие которой приводит к появлению нового организма. Существует два основных типа оплодотворения: наружное и внутреннее. При наружном половые клетки сливаются вне организма самки. Данный тип характерен для животных, размножающихся в водной среде: рыбы, земноводные, моллюски. При внутреннем — слияние гамет происходит в половых путях самки, что значительно повышает вероятность оплодотворения. Так происходит у обитателей суши и некоторых водных животных (акулы, морские черепахи).

Очень часто оплодотворение наступает сразу после осеменения. Однако известны случаи, когда между этими событиями проходит значительное время. У летучих мышей при осеннем спаривании яйца не оплодотворяются, и сперматозоиды перезимовывают в половых путях самки. Слияние гамет осуществляется весной, когда созревают яйцеклетки. Иногда после оплодотворения развитие зиготы быстро прекращается и возобновляется лишь через несколько месяцев. Это связано с тем, что период деторождения и воспитания молодых животных приурочен, как правило, к наиболее благоприятному сезону — концу весны и началу лета. Поэтому общая длительность беременности у горностая, например, составляет 300—320 суток, у соболя — 230—280 суток, хотя действительный период развития этих зверей значительно короче.

Разделение полов имеет очевидные эволюционные преимущества. Раздельнополость создаёт возможность специализации родителей по строению и поведению, а возникновение нового эволюционного фактора — полового отбора — способствует развитию различных форм заботы о потомстве. При этом самцы могут играть большую роль в охране семьи, охоте, а также участвовать в конкуренции за самку. Для многих животных характерно явление *полового диморфизма* — внеш-

Рис. 53. Слияние сперматозоида с яйцеклеткой



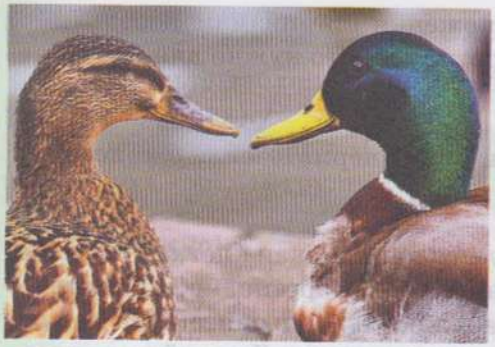




Рис. 54. Половой диморфизм

них различий между особями мужского и женского пола в пределах одного вида (рис. 54).

У обоеполых животных и растений (гермафродитов) существуют приспособления, предотвращающие самооплодотворение. У плоских и кольчатых червей наблюдается обмен половыми клетками между разными особями. У растений самоопыление исключается в случае их однополости. Когда же развиваются обоеполые цветки, тычинки и пестики созревают не одновременно, что и делает возможным только перекрёстное опыление.

У некоторых видов организмов встречается особая форма полового размножения, при которой оплодотворение не происходит — *партеногенез*. Организм развивается из неоплодотворённой яйцеклетки на основе генетического материала одного из родителей. В этом случае образуются особи только одного пола. Партеногенез встречается у пчёл, тлей, некоторых земноводных и пресмыкающихся.



Рис. 55. С.Г. Навашин

Двойное оплодотворение. Для цветковых растений характерен особый тип оплодотворения, который был открыт русским учёным Сергеем Гавриловичем Навашиным (1857—1930) (рис. 55) в конце XIX в. и получил название двойного оплодотворения (рис. 56).

Пыльцевое зерно (мужской гаметофит) созревает в пыльниках тычинок и имеет две клетки: генеративную и вегетативную. Первая содержит два неподвижных спермия, а



Рис. 56. Процесс двойного оплодотворения цветковых растений

вторая прорастает в пестике, образует пыльцевую трубку, по которой они проникают в завязь. В завязи пестика развивается женский гаметофит, который представлен зародышевым мешком, содержащим восемь гаплоидных ядер. Два из них сливаются и образуют центральное диплоидное ядро. Таким образом, в зародышевом мешке содержится одна диплоидная клетка, одна яйцеклетка и пять гаплоидных вспомогательных клеток.

Когда спермии проникают в зародышевый мешок, один из них сливается с яйцеклеткой, а другой — с диплоидной клеткой. В результате в дальнейшем из оплодотворённой яйцеклетки развивается зародыш, а из крупной центральной триплоидной клетки формируется *эндосперм* — запас питательных веществ для него. Таким образом, у цветковых растений в оплодотворении участвуют два спермия, за что процесс получил название двойного оплодотворения.

Значение двойного оплодотворения заключается в том, что обеспечивается активное формирование питательной ткани уже после образования зиготы. Поэтому семяпочка у покрытосеменных не запасает питательных веществ впрок и, следовательно, развивается гораздо быстрее, чем у многих других растений, например у голосеменных.

Оплодотворение — процесс слияния гамет. У животных оно бывает наружное и внутреннее. Первое характерно для обитателей водной среды, а второе возникло в связи с выходом животных на сушу, при нём вероятность слияния гамет выше.

Возникновение двойного оплодотворения у цветковых растений позволило им получить преимущества в процессе эволюции по сравнению с растениями других систематических групп.



Запомните!

Оплодотворение: наружное, внутреннее. Зигота. Двойное оплодотворение цветковых растений. Эндосперм.



Проверьте свои знания

1. Что такое оплодотворение? Какой набор хромосом имеет зигота?
2. Для каких животных характерно наружное оплодотворение?
3. Каковы особенности внутреннего оплодотворения? Какие оно имеет преимущества перед наружным оплодотворением?
4. Что такое партеногенез? Для каких животных он характерен?
5. В чём заключается процесс двойного оплодотворения?



Подумайте!

1. Какие причины могли послужить возникновению внутреннего оплодотворения?
2. В чём преимущество двойного оплодотворения покрытосеменных растений по сравнению с оплодотворением голосеменных?





§ 18. Эмбриональный и постэмбриональный периоды развития

Вспомните. *Какой набор хромосом имеет зигота? Как протекает процесс развития зародыша у пресмыкающихся и плацентарных млекопитающих?*

Как вы думаете. *Почему в развитии организмов выделяют два периода? Что следует понимать под метаморфозом?*

Развитие организма можно рассматривать как процесс постепенной реализации наследственной информации, полученной им от обоих родителей в результате оплодотворения.

Индивидуальное развитие **(*онтогенез*)** — это период, который включает всю совокупность преобразований особи от момента её возникновения до конца жизни.

Выделяют два этапа онтогенеза: эмбриональное и постэмбриональное развитие.

Эмбриональное развитие (эмбриогенез) — это период развития особи от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек.

У большинства многоклеточных животных независимо от сложности их организации стадии эмбрионального развития, в особенности начальные, которые проходит зародыш, едины. В эмбриональном периоде выделяют три основных этапа: дробление, гаструляцию и органогенез.

Дробление. Развитие организма начинается с зиготы, которая, будучи клеткой, в то же время уже является организмом на самой первой стадии своего развития. Возникшее при оплодотворении, путём слияния сперматозоида и яйцеклетки, ядро обычно уже через несколько минут начинает делиться, вместе с ним делится и цитоплазма. Образующиеся клетки ещё сильно отличаются от клеток взрослого организма и называются *бластомерами* (от *греч.* blastos — зародыш, meros — часть). При делении размеры их не увеличиваются, поэтому процесс деления носит название

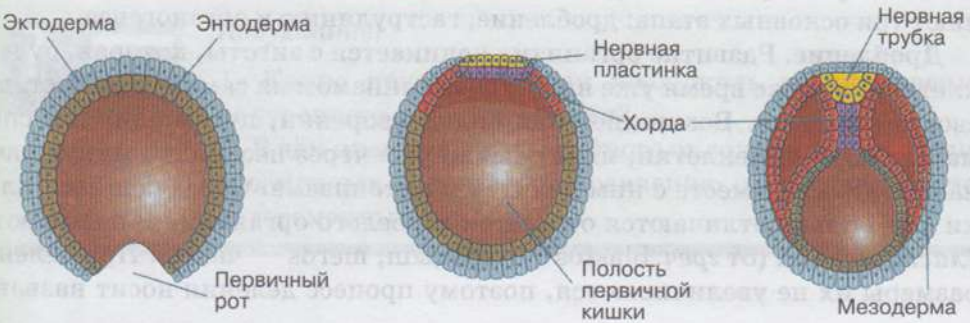
дробления. В период дробления накапливается клеточный материал для дальнейшего развития организма. Рассмотрим, как протекает дробление на примере наиболее просто устроенного хордового животного — ланцетника (рис. 57).

Первая борозда дробления проходит в меридиональной плоскости и делит зиготу на две одинаковые клетки. Это стадия двух бластомеров. Вторая борозда также меридиональная, но перпендикулярна первой. Она разделяет оба бластомера, возникших в результате первого деления, надвое — образуются четыре сходных бластомера. Следующая, третья, борозда дробления — широтная. Она пролегает несколько выше экватора и делит все четыре бластомера сразу на восемь клеток. В дальнейшем борозды дробления чередуются: вслед за широтными идут меридиональные, затем

Рис. 57. Дробление зиготы ланцетника и образование зародышевых листков







вновь широтные и т.д. Бластомеры всё дальше и дальше отходят от центра зародыша, образуя полость. В конце дробления зародыш принимает форму пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток, тесно прилегающих друг к другу. Внутренняя полость зародыша, первоначально сообщавшаяся с внешней средой через щели между бластомерами, в результате их плотного смыкания становится совершенно изолированной. Эта полость носит название первичной полости тела. Завершается дробление образованием однослойного зародыша — *бластулы*.

Общий объём бластомеров на стадии бластулы не превышает объёма зиготы. Другими словами, митотическое деление зиготы и бластомеров не сопровождается ростом образовавшихся дочерних клеток до объёма материнской, и размеры бластомеров в результате последовательных делений прогрессивно уменьшаются. Эта особенность митотического деления бластомеров наблюдается при развитии оплодотворённых яиц у всех животных.

Для дробления характерны и другие черты, свойственные всем видам животных. Например, все клетки в бластуле имеют диплоидный набор хромосом, одинаковы по строению и отличаются друг от друга главным образом по количеству содержащегося в них желтка. Такие клетки, не имеющие признаков специализации для выполнения определённых функций, называют неспециализированными (или недифференцированными) клетками.

Гаструляция. Бластула, как правило состоящая из большого числа бластомеров (например, у ланцетника из 3000 клеток), в процессе развития переходит в новую стадию, которую называют *гаструлой* (от *греч.* gaster — желудок). Зародыш на этой стадии состоит из явно разделённых пластов клеток, так называемых зародышевых листков: наружного, или *эктодермы* (от *греч.* ectos — находящийся снаружи), и внутреннего, или *энтодермы* (от *греч.* entos — находящийся внутри). Совокупность процессов, приводящих к образованию гаструлы, называют гаструляцией. У ланцетника гаструляция осуществляется путём впячивания части стенки бластулы в первичную полость тела.

У многоклеточных животных, кроме кишечнополостных, возникает и третий зародышевый листок — *мезодерма* (от *греч.* mesos — находящийся посередине), которая представляет собой совокупность клеточных элементов, расположенных между экто- и энтодермой в первичной полости тела. Вследствие появления мезодермы зародыш становится трёхслойным.

Таким образом, сущность процесса гаструляции заключается в перемещении клеточных масс. Клетки зародыша практически не делятся и не растут. Однако на этой стадии начинается использование генетической информации клеток зародыша, появляются первые признаки дифференцировки.

Дифференцировка — это процесс возникновения и нарастания структурных и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша.

Со структурной точки зрения дифференцирование выражается в том, что образуются несколько десятков типов клеток специфического строения, отличающихся друг от друга. С биохимической точки зрения специализация клеток заключается в способности синтезировать определённые белки, свойственные только данному типу клеток. Например, в клетках эпителия кожи синтезируется кератин, в эритроцитах крови — гемоглобин, в клетках островковой ткани поджелудочной железы — инсулин и т.д. Биохимическая специализация клеток обеспечивается избирательной активностью генов, т.е. в клетках разных зародышевых листков — зачатков определённых органов и систем — начинают функционировать разные группы генов.

При дальнейшей дифференцировке клеток, входящих в состав зародышевых листков, из эктодермы образуются нервная система, органы чувств, эпителий кожи, эмаль зубов. Из энтодермы — эпителий средней кишки, пищеварительные железы — печень и поджелудочная железа, эпителий жабр и лёгких. Из мезодермы — мышечная ткань, соединительная ткань, кровеносная система, почки, половые железы и др.

У разных видов животных одни и те же зародышевые листки дают начало одним и тем же органам и тканям. Это значит, что они гомологичны. Гомология зародышевых листков подавляющего большинства животных — одно из доказательств единства животного мира.

Органогенез. После завершения гаструляции у зародыша образуется комплекс осевых органов: нервная трубка, хорда, кишечная трубка. У ланцетника осевые органы формируются следующим образом. Эктодерма спинной стороной зародыша прогибается по средней линии, превращаясь в желобок, а эктодерма, расположенная справа и слева от него, начинает нарастать на его края. Желобок — зачаток нервной системы — погружается под эктодерму, и края его смыкаются. Образуется нервная трубка. Вся остальная эктодерма — зачаток кожного эпителия.

Спинная часть энтодермы, располагающаяся непосредственно под нервным зачатком, обособляется от остальной энтодермы и сворачивается в плотный тяж — хорду. Из оставшейся части энтодермы развиваются мезодерма и эпителий кишечника. Дальнейшая дифференцировка клеток зародыша приводит к возникновению многочисленных производных зародышевых листков — органов и тканей.

Регуляция эмбрионального развития. Наблюдения за оплодотворённой яйцеклеткой лягушки позволили проследить путь развития клеток, входящих в состав того или иного участка зародыша. Оказалось, что определённые

клетки, занимающие соответствующее место в бластуле, дают начало строго определённым зачаткам органов. Известно, из каких клеток развиваются нервная трубка, хорда, кожный эпителий и другие органы.

Было замечено, что между частями развивающегося зародыша существует тесное взаимодействие: зачаток одного органа определяет (индуцирует) местоположение и время образования другого органа или системы органов.

Постэмбриональное развитие — это период в индивидуальном развитии организма, который начинается в момент рождения или выхода из яйцевых оболочек и заканчивается старением и смертью.

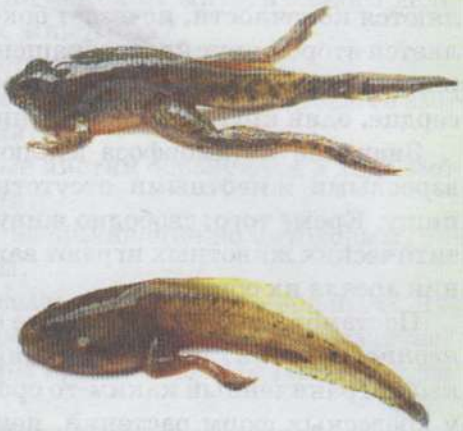




Рис. 58. Стадии метаморфоза лягушки (снизу вверх)

Постэмбриональное развитие может быть прямым или сопровождается превращением (метаморфозом). При *прямом развитии* из яйцевых оболочек или из тела матери выходит организм небольших размеров, но в нём заложены все основные органы, свойственные взрослому животному данного вида. Такое развитие характерно для пресмыкающихся, птиц, млекопитающих. Постэмбриональное развитие у этих животных сводится в основном к росту и половому созреванию.

При *непрямом развитии*, т.е. *развитии с метаморфозом*, из яйца выходит личинка, обычно устроенная проще взрослого животного, со специальными органами, отсутствующими у половозрелых особей. Она самостоятельно питается, растёт, и со временем в процессе метаморфоза (превращения) её личиночные органы заменяются структурами, которые свойственны взрослым животным.

Например, личиночная форма амфибий — головастик, для него характерны жаберные щели, боковая линия, двухкамерное сердце и один круг кровообращения (рис. 58). В процессе метаморфоза, происходящего под

влиянием гормона щитовидной железы, у него рассасывается хвост, появляются конечности, исчезает боковая линия, развиваются лёгкие и появляется второй круг кровообращения. Обращает на себя внимание сходство ряда черт строения головастиков и рыб: боковая линия, двухкамерное сердце, один круг кровообращения, жаберные щели.

Значение метаморфоза заключается в том, что между личинками и взрослыми животными отсутствует конкуренция за места обитания и пищу. Кроме того, свободно живущие личинки прикреплённых или паразитических животных играют важную роль в расселении вида, в расширении ареала их обитания.

Постэмбриональное развитие сопровождается ростом. Различают рост *неопределённый*, продолжающийся в течение всей жизни, и *определённый*, ограниченный каким-то сроком. Неопределённый рост наблюдается у древесных форм растений, некоторых моллюсков, из позвоночных — у рыб и крыс. У многих животных рост прекращается вскоре после достижения ими полового созревания. У человека рост заканчивается к 20—25 годам.

Эмбриональный период развития организма начинается с момента образования зиготы и заканчивается рождением или выходом из яйцевых оболочек. Он протекает в несколько этапов: дробление, гаструляция и органогенез.

Постэмбриональный период начинается после рождения организма или выхода его из яйцевых оболочек и заканчивается его смертью. Различают прямое и непрямое (с метаморфозом) развитие.



Запомните!

Этапы эмбрионального развития: дробление, гаструляция, органогенез. Бластомеры. Стадии развития зародыша: бластула, гаструла, нейрула. Зародышевые листки: эктодерма, энтодерма, мезодерма. Типы постэмбрионального развития: прямое, непрямое (с метаморфозом). Типы роста: определённый, неопределённый.



Проверьте свои знания

1. Какой период индивидуального развития называется эмбриональным?
2. Назовите стадии эмбрионального развития многоклеточных животных. Охарактеризуйте период дробления.

3. Чем дробление отличается от митотического деления клеток взрослых животных?
4. Как образуется гаструла?
5. Что такое дифференцировка клеток в процессе эмбрионального развития?
6. Какие зародышевые листки образуются в ходе эмбрионального развития?
7. Назовите органы, возникающие из эктодермы, энтодермы и мезодермы.
8. Какое развитие называют постэмбриональным? Что такое прямое и непрямое постэмбриональное развитие?
9. Приведите примеры организмов с различными типами роста.



Подумайте!

1. О чём свидетельствует гомология зародышевых листков?
2. Как можно доказать, что зачаток одного органа индуцирует развитие другого органа?
3. В чём заключается биологическое значение личиночной стадии развития?

Это интересно!

В 1920—1930-х гг. выдающийся немецкий исследователь, один из основателей экспериментальной эмбриологии, Ханс Шпеман провёл эксперимент. На стадии ранней гаструлы он вырезал зачаток хорды вместе с участком зачатка мезодермы у одного зародыша амфибии и пересадил его под эктодерму, из которой должна была развиться кожа, другому зародышу. В месте контакта пересаженного участка с эктодермой из зачатка кожного эпителия у второго зародыша возникла дополнительная нервная трубка, а из чужого зачатка развились хорда и мезодерма. Всё это образуется помимо нормально развивающихся тех же самых собственных образований зародыша. Такое влияние одного зачатка на другой получило название *эмбриональной индукции*.

Заслуга создания эволюционной эмбриологии принадлежит замечательным русским учёным Александру Онуфриевичу Ковалевскому и Илье Ильичу Мечникову. Современными представлениями о зародышевых листках наука обязана Ковалевскому, обнаружившему эктодерму, энтодерму и мезодерму у всех групп хордовых. Благодаря работам Мечникова и Ковалевского, а также других учёных второй половины XIX в. установлены принципы развития беспозвоночных и позвоночных животных.

Постэмбриональный период развития имеет разную продолжительность. Например, личинки подёнок живут в личиночном состоянии 2—3 года, а в половозрелом — от 2—3 ч до 2—3 суток в зависимости от видовой принадлежности.



§ 19. Развитие организмов и окружающая среда

Вспомните. *Какие экологические факторы оказывают влияние на организмы? Как образ жизни матери во время беременности влияет на здоровье её ребёнка? Что такое гомеостаз?*

Как вы думаете. *Как возникают врождённые заболевания? Что такое стресс? В каких случаях стресс имеет отрицательное воздействие на организм, а в каких — положительное?*

Влияние среды на развитие организмов. Факторы окружающей среды оказывают непосредственное влияние на процесс развития организма. Например, хорошо известно, что куриное яйцо может развиваться только при определённой температуре, и если она будет ниже оптимальной, то процесс остановится. Не менее важна такая характеристика окружающей среды, как ионный состав воды, особенно для водных организмов. Все виды живых существ чувствительны также к концентрации кислорода, количеству диоксида углерода в составе воздуха или воды. Можно говорить о минимальных, максимальных и оптимальных параметрах условий, необходимых для жизни. При этом для эмбрионов разных видов эти параметры далеко не одинаковы. Каждый организм предъявляет к условиям, в которых он будет развиваться, определённые требования, и если они не соблюдаются, то развитие его эмбриона может нарушаться или останавливаться совсем.

В развитии зародыша существуют критические периоды, когда он более чувствителен к внешним воздействиям, в том числе к воздействию повреждающих факторов. Особенно уязвимым будущий организм становится в момент формирования его основных систем органов, т.е. на ранних



Рис. 59. Последствия недостатка витамина D

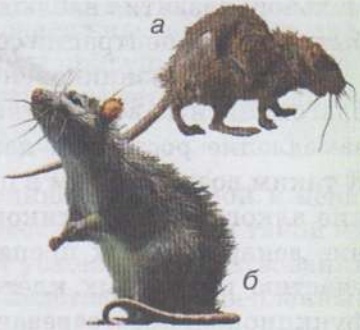
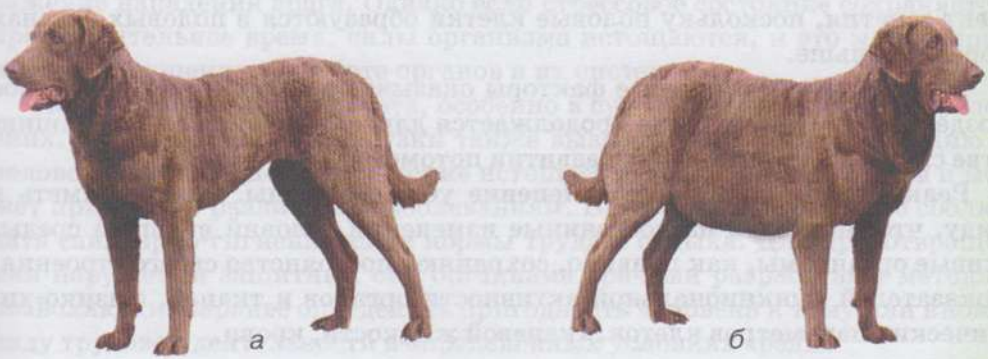


Рис. 60. Последствия недостатка аминокислот: *а* — валина, *б* — лизина

стадиях эмбрионального развития, но и в дальнейшем, и на ранних этапах постэмбрионального развития, организм продолжает испытывать воздействие факторов среды. Например, птицы и млекопитающие нуждаются в витамине D, который образуется в коже под действием ультрафиолетовых лучей солнца или же должен поступать в организм с пищей. Недостаток этого витамина служит причиной нарушения процесса окостенения скелета и отставания в развитии (рис. 59). Большую роль в регуляции процессов жизнедеятельности играют железы внутренней секреции. Например, питание продуктами, не содержащими незаменимых аминокислот, также приводит к задержке роста (рис. 60). Недостаток гормона щитовидной железы влечёт за собой замедление роста и недоразвитие других органов эндокринной системы (рис. 61). Многочисленные отклонения в ходе нор-

Рис. 61. Последствия удаления щитовидной железы у собаки: *а* — до операции, *б* — после операции



мального развития наблюдаются у эмбрионов, подвергнутых действию избыточной концентрации солей, ионизирующему облучению и т.д.

Причины возникновения врождённых заболеваний. У человека неблагоприятные воздействия среды в ряде случаев также обусловливают замедление роста или даже возникновение врождённых заболеваний. К таким воздействиям в первую очередь необходимо отнести употребление алкоголя, наркотиков, курение, а также бесконтрольное применение лекарственных препаратов. Алкоголь препятствует полноценному участию различных клеток в процессе развития и особенно тормозит функциональное созревание нервных клеток. Употребление алкоголя во время беременности может вызвать у ребёнка алкогольный синдром, при котором наблюдаются задержка умственного развития, повышенная возбудимость, замедление роста и слабость мускулатуры. Курение приводит к возникновению вредных мутаций и замедляет развитие зародыша, так как снижает поступление к тканям кислорода. У курящих женщин ребёнок при рождении весит в среднем на 300—350 г меньше нормы. Содержащийся в табачном дыме никотин отравляет нервные клетки и служит причиной возникновения различного рода функциональных расстройств.

Очень чувствителен зародыш к воздействию наркотических веществ, которые в первую очередь влияют на развитие нервной системы плода. Если будущая мать имеет зависимость от наркотиков, то ребёнок ещё в её утробе приобретает ту же зависимость, а после рождения у него возникает синдром отмены (ломка).

Необходимо помнить, что на развитие будущего организма влияет состояние здоровья его родителей. В юношеском и молодом организме употребление алкоголя и курение могут оказать крайне неблагоприятное воздействие на гаметы. У лиц, склонных к алкоголю, гораздо чаще, чем у людей, ведущих трезвый образ жизни, рождаются дети с врождёнными заболеваниями. Не следует думать, что трезвость необходима только в момент зачатия, поскольку половые клетки образуются в половых органах гораздо раньше.

Многие неблагоприятные факторы оказывают на организм не разовое воздействие — их влияние продолжается длительное время и в большинстве случаев сказывается на развитии потомства.

Реакция организмов на изменение условий среды. Следует иметь в виду, что, несмотря на постоянные изменения условий внешней среды, живые организмы, как правило, сохраняют постоянство своего строения, показателей функциональной активности органов и тканей, физико-химических параметров клеток, тканевой жидкости, крови.



Гомеостаз — это свойство живых систем поддерживать постоянство своей внутренней среды, а также основные черты присущей им организации, несмотря на непрерывную изменчивость параметров окружающей среды.

Деятельность регуляторных систем: эндокринной, иммунной и нервной — обеспечивает согласованность биохимических реакций и такой их уровень, который наиболее полно соответствует условиям существования организма. Основу гомеостаза составляют наследственно закреплённые механизмы, сложившиеся в процессе эволюции. Их эффективность во многом определяется совокупностью наследственных задатков — генов каждого конкретного организма, т.е. генотипом. Разнообразие генотипов в пределах вида объясняет индивидуальные различия реакции особей на одни и те же воздействия окружающей среды.

Примером общей реакции организма на необычные по силе или продолжительности влияния со стороны среды служит состояние стресса (напряжения).

Стресс — это реакция организма, развивающаяся при возникновении угрозы нарушения гомеостаза из-за воздействия неблагоприятных условий.

При этом усиливается деятельность большинства систем организма (нервной, мышечной, дыхательной, сердечно-сосудистой, эндокринной). Функциональные изменения указанных систем направлены на повышение сопротивляемости особи по отношению к неблагоприятным факторам. Мобилизация всех защитных сил организма, усиление обменных процессов, перераспределение энергии для обеспечения наиболее неотложных нужд — все эти реакции, сопровождающие состояние стресса, способствуют решению таких жизненно важных задач, как спасение бегством или отражение нападения врага. Однако если стрессовое состояние сохраняется продолжительное время, силы организма истощаются, и это может привести к нарушениям в работе органов и их систем.

Тяжёлая физическая работа, особенно в суровых климатических условиях, и психические перегрузки также вызывают стрессовую реакцию у человека. Длительное напряжение истощает регуляторные системы и может привести к различным заболеваниям. Вот почему необходимо соблюдать санитарно-гигиенические нормы труда и отдыха. Для предотвращения нарушения защитных сил организма врачами разработаны методы, позволяющие заранее определить пригодность человека к тому или иному виду трудовой деятельности в определённых условиях среды.

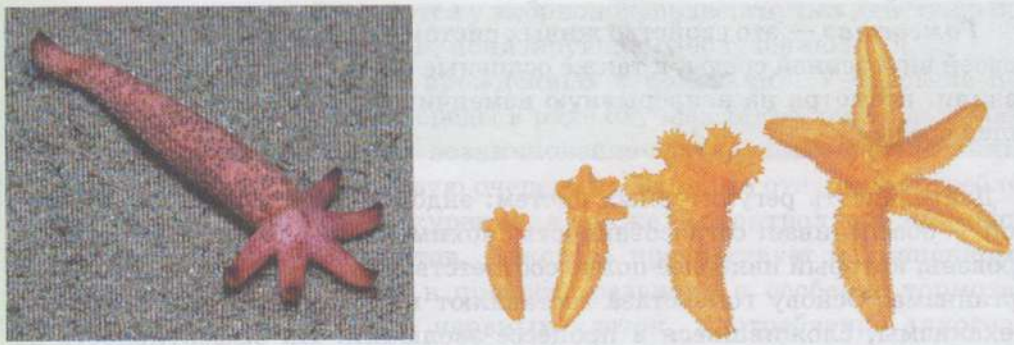


Рис. 62. Регенерация морской звезды

Механизмы, обеспечивающие регуляцию структурного гомеостаза, поддерживают постоянство строения клеток, тканей и органов.

Регенерация (от *лат.* regeneration — восстановление) — это совокупность процессов, направленных на восстановление изношенных или разрушенных частей организма.

Различают регенерацию физиологическую и репаративную. *Физиологическая регенерация* обеспечивает восстановление клеток или их частей, утраченных в результате выполнения ими своей функции. Например, у ракообразных и личинок насекомых в период линьки сбрасывается наружный скелет — хитиновый покров, ставший тесным, а затем, после кратковременного роста, образуется вновь. У млекопитающих и человека постоянно слущивается кожный эпителий, целиком обновляющийся в течение нескольких дней. Клетки кишечного эпителия полностью заменяются в течение 1,5—2 суток. Быстро происходит смена эритроцитов, продолжительность жизни которых не превышает четырёх месяцев.

Восстановление клеточных потерь или целостности организма, нарушенной в результате травмы, называют *репаративной регенерацией* (от *лат.* reparatio — возмещение). У относительно просто устроенных животных — кишечнополостных, червей и некоторых других — способность восстанавливать утраченное очень высока. Например, у гидры целостный организм формируется из 1/200 её части. У морской звезды (тип Иглокожие) не только восстанавливаются повреждённые фрагменты тела, но и может вырасти полноценный организм из отдельного луча (рис. 62). Восстановление целых органов после их утраты известно и у позвоночных. Ящерица, преследуемая врагом, сбрасывает хвост, вместо которого вскоре вырастает новый. У хвостатых амфибий — тритонов — на месте ампути-

рованной конечности развивается новая, в значительной мере сходная с прежней.

Высокоорганизованные животные — млекопитающие, и в том числе человек, — утратили способность к новообразованию наружных органов. Регенерация после травмы у них протекает главным образом путём заживления ран. Во внутренних органах — печени, почках, лёгких — при повреждении усиливается клеточное размножение, благодаря чему восстанавливается их масса.

На развитие организма оказывают влияние факторы окружающей среды. Воздействия некоторых из них являются неблагоприятными. Особенно уязвимы организмы во время эмбрионального и на ранних этапах постэмбрионального развития.

Несмотря на постоянные изменения условий внешней среды, живые организмы, как правило, сохраняют постоянство своего строения, показателей функциональной активности органов и тканей, физико-химических параметров внутренней среды.



Запомните!

Факторы среды. Гомеостаз. Стресс. Регенерация: физиологическая, репаративная.



Проверьте свои знания

1. Охарактеризуйте факторы среды, оказывающие влияние на организм.
2. Какие факторы среды следует считать неблагоприятными и почему?
3. К каким последствиям может привести недостаток витамина Д и неполноценное питание?
4. Расскажите о воздействии на организм алкоголя.
5. Как на развитие плода влияет курение будущей матери?
6. Объясните понятие «синдром отмены».
7. Деятельность каких систем организма обеспечивает постоянство его внутренней среды?
8. Охарактеризуйте изменения в деятельности органов и их систем, возникающих в результате воздействия на организм неблагоприятных факторов внешней среды.
9. Что такое регенерация? Какие формы регенерации вам известны?

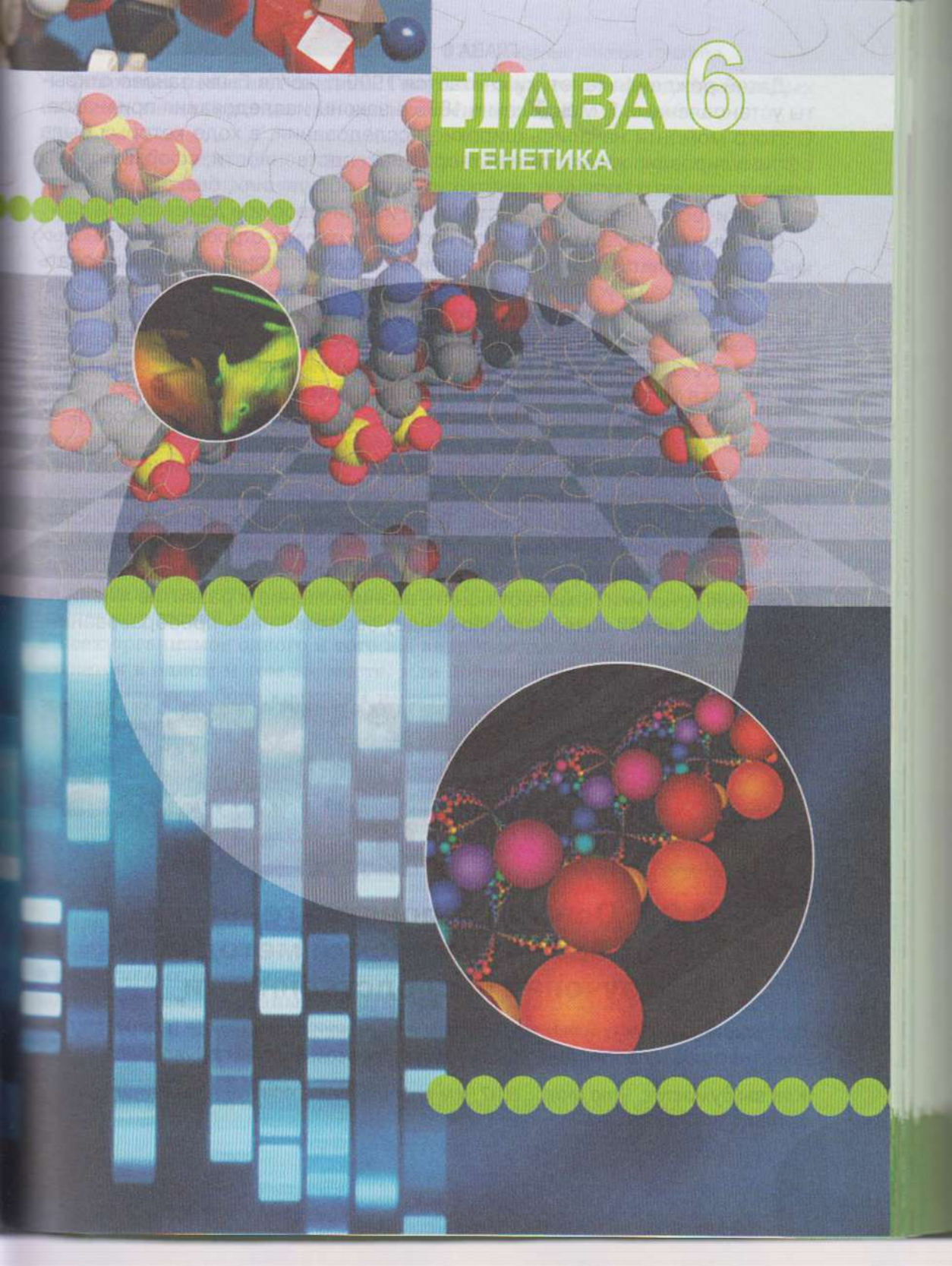


Подумайте!

1. Чем объясняется неодинаковая реакция разных организмов на один и тот же фактор внешней среды?
2. В каких случаях один и тот же фактор среды может оказывать положительное воздействие на организм, а в каких — отрицательное?

Это интересно!

Повреждения у человека и животных могут возникать не только в результате механических травм, но и вследствие отравления химическими веществами или при различных заболеваниях. Вирус гепатита А (инфекционной желтухи, или болезни Боткина) разрушает клетки печени. Гибель клеток печени вызывает и алкоголь. Длительное употребление алкоголя приводит к развитию на месте разрушенных печёночных клеток соединительной ткани. Функция печени нарушается, возникает тяжёлое заболевание — цирроз печени. Во время выздоровления протекают репаративные процессы, направленные на возмещение погибших клеток.



ГЛАВА 6

ГЕНЕТИКА

Датой рождения генетики считается 1900 г., когда были заново открыты установленные Г. Менделем в 1865 г. законы наследования признаков. С этого момента начались широкие исследования, в ходе которых была сформулирована хромосомная теория наследственности, сформированы представления о мутациях, чистых линиях, популяциях, был открыт закон гомологических рядов наследственной изменчивости и др.

Сложные современные приборы позволили изучить строение нуклеиновых кислот, определить их значение в явлениях наследственности, расшифровать генетический код и установить последовательность этапов биосинтеза белка. Без учёта достижений генетики в настоящее время немыслима полноценная деятельность человека во многих сферах науки и производства: биологии, медицине, сельском хозяйстве. На знаниях генетики основана вся селекционная работа в сельском хозяйстве, биотехнология и генная инженерия.

Открытие связи между строением генов и белков привело к созданию молекулярной генетики. Интенсивно развивается иммуногенетика, изучающая генетические основы иммунных реакций организма. Расшифровка генома человека позволила выявить генетическую основу многих его заболеваний или предрасположенности к ним. Такие сведения помогают специалистам в области медицинской генетики устанавливать точную причину болезни и согласно этому разрабатывать меры профилактики и лечения людей.

Знания генетики помогают понять возникновение и развитие жизни на Земле, открывают материальную основу эволюционных преобразований.



§ 20. Основные понятия генетики. Гибридологический метод изучения наследственности

Вспомните. *Какие структуры клетки отвечают за хранение и передачу наследственной информации? Каков набор хромосом половых клеток?*

Как вы думаете. *Что такое ген? Чем различаются понятия «генотип» и «фенотип»?*



Основные понятия генетики. Генетика изучает два фундаментальных свойства живых организмов: наследственность и изменчивость.

Наследственность — это общее свойство живых организмов сохранять и передавать из поколения в поколение особенности своего строения и развития.

Благодаря этому свойству каждый вид животных или растений сохраняет на протяжении поколений характерные для него черты.

Клетки, через которые осуществляется преемственность поколений— специализированные половые при половом размножении и клетки тела (соматические) при бесполом, — несут в себе не сами признаки и свойства будущих организмов, а только задатки их развития — гены.

Ген — это участок молекулы ДНК, определяющий возможность развития отдельного элементарного признака или синтез одной белковой молекулы.

Признак, определяемый каким-либо геном, может и не развиться. Возможность проявления признаков в значительной степени зависит от присутствия других генов, а также от условий внешней среды. Следовательно, изучение условий проявления генов также составляет предмет генетики. У всех организмов одного и того же вида каждый конкретный ген располагается в одном и том же месте, или *локусе*, определённой хромосомы. В гаплоидном наборе хромосом имеется только один ген, ответственный за развитие данного признака. В диплоидном наборе хромосом — в соматических клетках — содержатся две гомологичные хромосомы и соответственно два гена, определяющих развитие одного какого-то признака.

Аллели гена — это различные формы одного и того же гена, расположенные в одинаковых участках (локусах) гомологичных хромосом, определяющие альтернативные варианты развития одного и того же признака.

Для генов приняты буквенные обозначения. *Доминантные* (подавляющие) гены обозначаются прописными латинскими буквами (**A**, **B**), а *рецессивные* (подавляемые) — строчными (**a**, **b**). Если две аллели гена полностью тождественны по структуре, т.е. имеют одинаковую последовательность нуклеотидов, их можно обозначить так: **AA** или **aa** (**BB** или **bb**), а если разную: **Aa** (**Bb**).

Генотип — это совокупность всех генов одного организма.



Однако генотип — это не просто сумма генов. Возможность и форма их проявления зависят от условий среды. В понятие среды входят не только условия, в которых живёт данный организм, но и присутствие других, неаллельных генов. Взаимодействуя в одном генотипе, они могут сильно влиять на проявления друг друга. Таким образом, для каждого отдельно взятого гена существует генотипическая среда, и в связи с этим генотип определяют сейчас как систему взаимодействующих генов.

В рамках одного вида организмы проявляют различия. Это хорошо видно, например, в пределах вида *Homo sapiens* (человек разумный), каждый представитель которого имеет свои индивидуальные особенности. Подобная индивидуальная изменчивость существует у организмов любого вида животных и растений.

Изменчивость — это общее свойство живых организмов приобретать в процессе индивидуального развития признаки и свойства, отличные от качеств других особей того же вида.

Она заключается в изменении наследственных задатков — генов — и, как следствие, в изменении их проявления в процессе онтогенеза. Существуют разные типы изменчивости. Изучением причин, форм изменчивости и её значения для индивидуального развития и эволюции жизни на Земле также занимается генетика. При этом исследователи имеют дело в первую очередь не непосредственно с генами, а с результатами их проявления — признаками, или свойствами. Поэтому законы наследственности и изменчивости начинают изучать, наблюдая за поколениями организмов.

Признак — это любая особенность строения организма, за исключением последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК.

Свойство — это любая функциональная особенность организма, в основе которой лежит определённый структурный признак.

Фенотип — это совокупность всех признаков и свойств организма.

Сюда относятся не только внешние, видимые признаки (цвет глаз, волос, форма уха или носа, окраска цветков), но и биохимические (струк-

туры белка, активность фермента, концентрация глюкозы или мочевины в крови), гистологические (форма и размеры клеток, строение тканей и органов), анатомические (строение тела и взаимное расположение органов) и т.д.

Следует помнить, что подавляющее большинство «простых» признаков есть не что иное, как условное обозначение отличительных черт организма: карие или голубые глаза, высокий или низкий рост, прямые или курчавые волосы и т.д. Признаки, какими бы простыми они ни казались внешне, определяются многочисленными и сложными биохимическими процессами, каждый из которых обусловлен белком-ферментом — элементарным (т.е. по существу простым) признаком.



Рис. 63. Г. Мендель

Гибридологический метод изучения наследственности. Честь открытия количественных закономерностей наследования признаков принадлежит чешскому ботанику Грегору Менделю (1822—1884) (рис. 63). В своих опытах учёный как объект исследования использовал посевной горох. Он руководствовался тем, что эти растения относятся к самоопыляющимся, относительно неприхотливы и имеют короткий период развития. Кроме того, в распоряжении Менделя были сорта, чётко отличающиеся друг от друга по целому ряду признаков. Одним из самых существенных моментов во всей работе было определение числа признаков, по которым должны различаться скрещиваемые растения. Мендель первым осознал, что, начав с самого простого случая — различия родителей по одному-единственному признаку — и постепенно усложняя задачу, можно надеяться распутать весь клубок закономерностей наследования признаков. Именно такой подход к постановке опытов позволил учёному чётко планировать дальнейшее усложнение экспериментов. Менделю посчастливилось выбрать для экспериментов растения, относящиеся к чистым линиям, т.е. такие, в ряду поколений которых при самоопылении не наблюдалось расщепления по изучаемому признаку. Надо отметить также, что он наблюдал за наследованием альтернативных, т.е. взаимоисключающих, контрастных признаков (табл. 2). Например, цветки у одного растения были пурпурными, у другого — белыми, рост растения высокий или низкий и т.д.

Табл. 2

Признаки гороха, наследование которых изучено Г. Менделем

Признак	Вариант проявления	
	Доминантный	Рецессивный
Форма семян	Гладкие	Морщинистые
Окраска семян	Жёлтая	Зелёная
Окраска цветка	Красная	Белая
Положение цветков	Пазушные (одиночные)	Верхушечные (полузонтичные)
Длина стебля	Длинный	Короткий
Форма плода	Простые бобы	Членистые бобы
Окраска незрелых бобов	Зелёная	Жёлтая

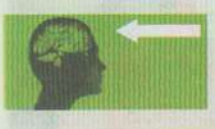
Сравнивая результаты опытов и теоретические расчёты, Мендель особенно подчёркивал среднестатистический характер открытых им закономерностей, вёл строгий математический учёт фенотипов всех растений и полученных от них семян.

Перечисленные и некоторые другие приёмы явились новым методом изучения наследственности, открывшим целую эпоху в биологии.

Гибридологический метод — это система скрещиваний в ряду поколений, дающая возможность анализировать наследование отдельных признаков и свойств организмов, а также обнаруживать возникновение наследственных изменений.

Закономерности наследования признаков, выявленные Менделем, в настоящее время принято формулировать в виде законов, носящих всеобщий характер.

Генетика — это наука о закономерностях наследственности и изменчивости — неразрывно связанных между собой процессов, свойственных всему живому на Земле. Все признаки и свойства организма основаны на его генотипе, но развиваются под действием факторов окружающей среды. Гибридологический метод изучения наследственности был разработан Грегором Менделем в 1865 г.



Запомните!

Генетика. Наследственность. Изменчивость. Гены (доминантные, рецессивные). Аллели гена. Генотип. Фенотип. Признак. Свойство. Гибридологический метод изучения наследственности.



Проверьте свои знания

1. Что изучает генетика?
2. Дайте определения понятий «наследственность» и «изменчивость».
3. Дайте определение понятия «ген». Что такое аллели гена?
4. Дайте определение понятия «генотип».
5. В чём отличие свойства от признака?
6. Дайте определение понятия «фенотип». Какое значение имеет разнообразие фенотипов в пределах вида?
7. Кто первым открыл закономерности наследования признаков?
8. Чем обусловлен выбор Г. Менделем посевного гороха как объекта исследования?
9. В чём суть гибридологического метода изучения наследственности?



Подумайте!

1. В результате какого процесса возникают аллели гена?
2. Какие варианты одного и того же признака встречаются у человека?
3. Почему попытки многих учёных, пытавшихся определить закономерности наследования признаков до Г. Менделя, терпели неудачу?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Признаки организма на разных уровнях организации и определяемые ими свойства» (работа в малых группах).



§ 21. Моногибридное скрещивание. Законы Менделя

Вспомните. *Как осуществляется искусственное опыление у самоопыляемых растений? Какой ген называют доминантным?*

Как вы думаете. *Какой организм можно назвать гибридом? Как объяснить название закона «Закон расщепления признаков»? Что такое чистота гамет?*

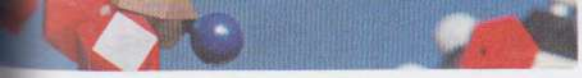
Моногибридное скрещивание. Скрещивание двух организмов называют ***гибридизацией***: потомство от скрещивания двух особей с различной наследственностью называют *гибридным*, а отдельную особь — *гибридом*.

Моногибридным называют скрещивание двух организмов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков.

При таком скрещивании прослеживаются закономерности наследования только двух вариантов признака, развитие которого обусловлено парой аллельных генов. Например, признак — цвет семян, взаимоисключающие варианты — жёлтый или зелёный. Все остальные признаки, свойственные данным организмам, во внимание не принимаются.

Закон единообразия гибридов первого поколения. Для иллюстрации первого закона Менделя воспроизведём его опыты по моногибридному скрещиванию растений гороха (рис. 64).

На растениях, выросших из зелёных семян, всегда созревают зелёные семена, а на выросших из жёлтых семян — жёлтые. Поскольку горох является самоопыляющимся растением, изменчивости по конкретному признаку в пределах одного сорта не существует. Если скрестить растения гороха с разным цветом семян, то у всех полученных в результате этого скрещивания потомков — гибридов — семена будут жёлтыми. При скрещивании растений, имеющих гладкую и морщинистую форму семян, у гибридов семена будут гладкими. Следовательно, у гибрида первого поколения из каждой пары альтернативных признаков



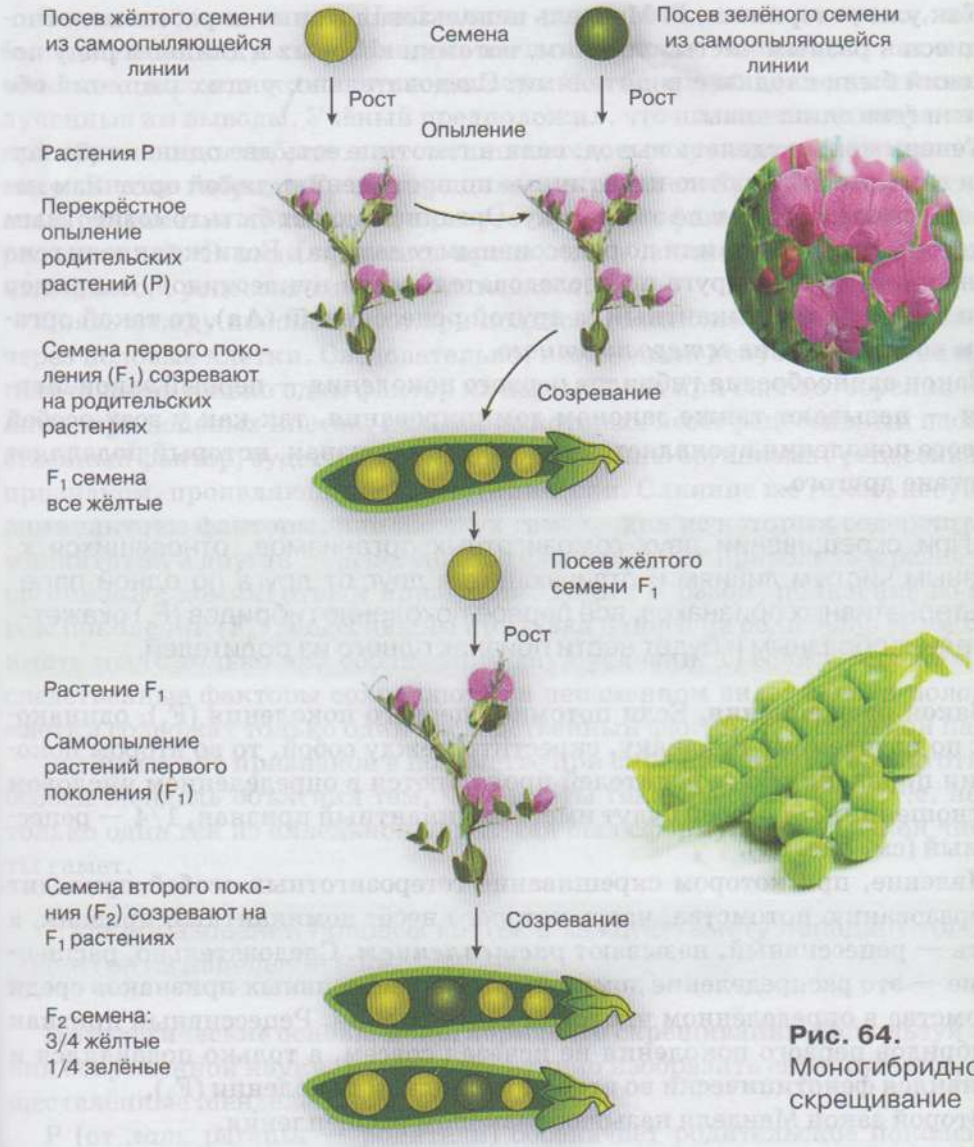


Рис. 64. Моногибридное скрещивание

проявляется только один. Второй признак как бы исчезает, не развивается. Преобладание у гибрида признака одного из родителей Г. Мендель назвал *доминированием*. Признак, проявляющийся у гибрида первого поколения и подавляющий развитие другого признака, был назван доминантным (от *лат.* dominantis — господствующий), противоположный, т.е. подавляемый, признак — рецессивным (от *лат.* recessive — отступление, удаление).

Как уже говорилось, Г. Мендель использовал в опытах растения, относящиеся к разным чистым линиям, потомки которых в длинном ряду поколений были сходны с родителями. Следовательно, у этих растений обе аллели гена одинаковы.

Теперь можно сделать вывод: если в генотипе есть две одинаковых аллели гена, т.е. абсолютно идентичные по проявлению, такой организм называют *гомозиготным* по этому гену. Организм может быть гомозиготным по доминантным (**АА**) или по рецессивным генам (**аа**). Если же аллели гена отличаются друг от друга по последовательности нуклеотидов, например один ген из них доминантный, а другой рецессивный (**Аа**), то такой организм носит название *гетерозиготного.*

Закон единообразия гибридов первого поколения — первый закон Менделя — называют также законом доминирования, так как у всех особей первого поколения проявляется только один признак, который подавляет действие другого.

При скрещивании двух гомозиготных организмов, относящихся к разным чистым линиям и отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, всё первое поколение гибридов (F_1) окажется единообразным и будет нести признак одного из родителей.

Закон расщепления. Если потомков первого поколения (F_1), одинаковых по изучаемому признаку, скрестить между собой, то во втором поколении признаки обоих родителей проявляются в определённом числовом соотношении: 3/4 особей будут иметь доминантный признак, 1/4 — рецессивный (см. рис. 64).

Явление, при котором скрещивание гетерозиготных особей приводит к образованию потомства, часть которого несёт доминантный признак, а часть — рецессивный, называют ***расщеплением***. Следовательно, расщепление — это распределение доминантных и рецессивных признаков среди потомства в определённом числовом соотношении. Рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчезал совсем, а только подавлялся и проявился фенотипически во втором гибридном поколении (F_2).

Второй закон Менделя называют законом расщепления.

При скрещивании двух потомков первого поколения между собой (двух гетерозиготных особей) во втором поколении наблюдается расщепление признаков в определённом числовом соотношении: по фенотипу 3:1, по генотипу 1:2:1.

При неполном доминировании в потомстве гибридов (F_2) расщепление по генотипу и фенотипу совпадает (1:2:1).

Закон чистоты гамет. Необходимо учитывать, что в то время, когда были сделаны открытия, Мендель ничего не знал о мейозе, о генах и хромосомах, гаплоидности и диплоидности. Тем бóльшую ценность имели полученные им выводы. Учёный предположил, что наследственные факторы при образовании гибридов не смешиваются, а сохраняются в неизменном виде. В теле гибрида F_1 от скрещивания родителей, различающихся по альтернативным признакам, присутствуют оба фактора: доминантный и рецессивный. В виде признака проявляется доминантный наследственный фактор, рецессивный же подавляется.

Связь между поколениями при половом размножении осуществляется через половые клетки. Следовательно, необходимо допустить, что каждая гамета несёт только один фактор из пары. Тогда при оплодотворении слияние двух половых клеток, каждая из которых несёт рецессивный наследственный фактор, будет приводить к образованию организма с рецессивным признаком, проявляющимся фенотипически. Слияние же гамет, несущих доминантные факторы, или же двух гамет, одна из которых содержит доминантный, а другая — рецессивный фактор, будет приводить к развитию организма с доминантным признаком. Таким образом, появление во втором поколении (F_2) рецессивного признака одного из родителей (P) может иметь место только при соблюдении двух условий: 1) если у гибридов наследственные факторы сохраняются в неизменном виде; 2) если половые клетки содержат только один наследственный фактор из аллельной пары.

Расщепление признаков в потомстве при скрещивании гетерозиготных особей Мендель объяснил тем, что гаметы генетически чисты, т.е. несут только один ген из аллельной пары. Так был сформулирован закон чистоты гамет.

При образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из аллельной пары.

Цитологические основы моногибридного скрещивания. Используя знания современной науки, можно схематично изобразить скрещивания, осуществлённые Менделем (рис. 65).

P (от *лат.* parenta — родители) обозначает родительское поколение, F_1 — гибриды первого поколения, F_2 — гибриды второго поколения, символ ♀ — женскую особь, символ ♂ — мужскую, **x** — знак скрещивания. Доминантный ген обозначается **A**, рецессивный — **a**.

При слиянии мужских и женских гамет образуется гибрид F_1, имеющий диплоидный набор хромосом. Как видно из схемы, половину хромосом зигота получает от отцовского организма, половину — от материнского. В процессе образования гамет у гибрида F_1 гомологичные хромосомы во

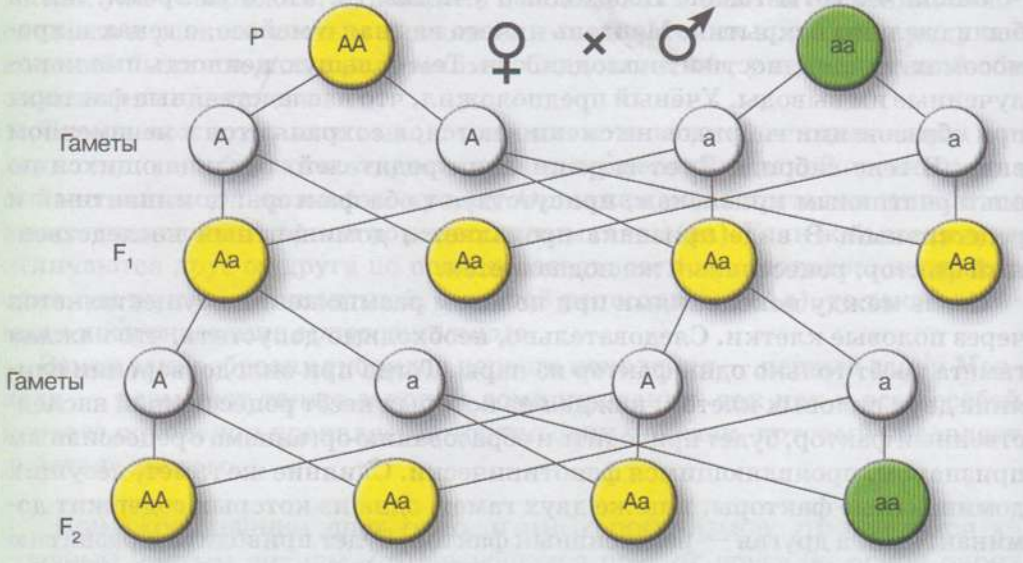


Рис. 65. Цитологические основы моногибридного скрещивания

время первого мейотического деления также попадают в разные клетки. Образуются два сорта гамет по данной аллельной паре. При оплодотворении гаметы, несущие одинаковые или разные аллели, случайно встречаются друг с другом. В силу статистической вероятности при достаточно большом количестве гамет в потомстве 25% генотипов будут гомозиготными доминантными, 50% — гетерозиготными, 25% — гомозиготными рецессивными, т.е. устанавливается отношение AA:2Aa:aa.

Соответственно по фенотипу потомство второго поколения при моногибридном скрещивании распределяется в отношении 3/4 особей с доминантным признаком, 1/4 особей с рецессивным признаком (3:1).

Таким образом, цитологической основой расщепления признаков у потомства при моногибридном скрещивании является расхождение гомологичных хромосом и образование гаплоидных половых клеток в мейозе.

Моногибридным называется скрещивание организмов, отличающихся друг от друга по одной паре признаков. При скрещивании особей, относящихся к различным чистым линиям, все гибриды первого поколения являются единообразными и проявляют доминантный признак. При дальнейшем их размножении во втором поколении происходит расщепление, т.е. вновь появляются особи с рецессивными признаками.



Запомните!

Гибридизация. Гибрид. Моногибридное скрещивание. Гомозиготность. Гетерозиготность. Закон доминирования. Закон расщепления. Закон чистоты гамет.



Проверьте свои знания

1. Что такое гибридизация?
2. Какое скрещивание называют моногибридным?
3. Какое явление носит название доминирования? Какой признак называют доминантным и какой — рецессивным?
4. Какой организм называют гомозиготным? Гетерозиготным?
5. Сформулируйте первый закон Менделя.
6. Сформулируйте второй закон Менделя.
7. Расскажите об опытах Менделя по моногибридному скрещиванию растений гороха.
8. В чём суть закона чистоты гамет?



Подумайте!

На каком явлении основан закон чистоты гамет?

ЗАДАНИЕ

Решите задачи

1. У крупного рогатого скота ген, обусловливающий чёрную окраску шерсти, доминирует над геном, определяющим красную окраску. Какое потомство можно ожидать от скрещивания гомозиготного чёрного быка и красной коровы?

2. Известно, что ген, отвечающий за чёрный цвет шерсти у кроликов является доминантным. В потомстве, полученном от скрещивания чёрного и белого кроликов, 50% крольчат имели чёрную шёрстку и 50% — белую. Определите генотипы родителей и потомства.



§ 22. Дигибридное и полигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

Вспомните. *Какой организм называют гомозиготным? Гетерозиготным?*

Как вы думаете. *Какое скрещивание называется анализирующим? С какой целью проводят анализирующее скрещивание?*

Изучение наследования одной пары аллелей позволило Менделю установить ряд важных генетических закономерностей, однако организмы отличаются друг от друга по многим признакам.

Дигибридным называется скрещивание, при котором прослеживается наследование двух пар альтернативных признаков.

Полигибридным называется скрещивание особей, отличающихся по многим признакам.

Закон независимого наследования. Для дигибридного скрещивания Мендель взял гомозиготные растения гороха, отличающиеся по двум признакам: окраске (жёлтые и зелёные) и форме семян (гладкие и морщинистые). Доминантные признаки — жёлтая окраска (**A**) и гладкая форма семян (**B**). Каждое растение образует один сорт гамет по изучаемым аллелям. При слиянии этих гамет всё потомство будет единообразным (рис. 66).

При образовании гамет у гибрида из каждой пары аллельных генов в гамету попадает только один, при этом вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом в первом делении мейоза ген **A** может попасть в одну гамету с геном **B** или с геном **b**, точно так же, как ген **a** может объединиться в одной гамете с геном **B** или с геном **b**. Поскольку в каждом организме образуется много половых клеток, в силу статистических закономерностей у гибрида возникают четыре сорта гамет в одинаковом количестве (по 25%): **AB, Ab, aB, ab**. Во время оплодотворения каждая из четырёх типов гамет одного организма случайно встречается с любой из гамет другого. Все возможные сочетания мужских и женских гамет можно легко установить с помощью решётки

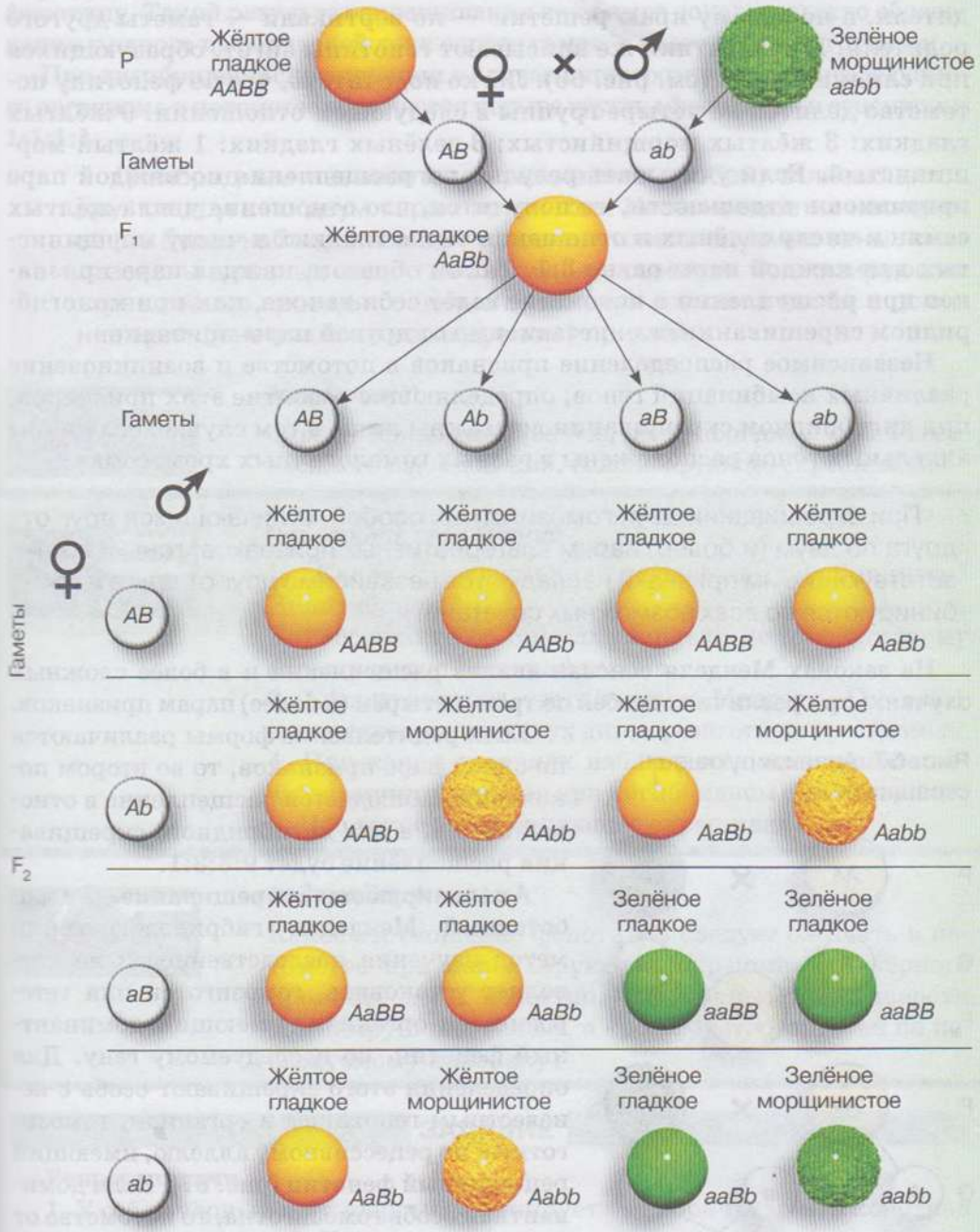


Рис. 66. Наследование признаков при дигибридном скрещивании

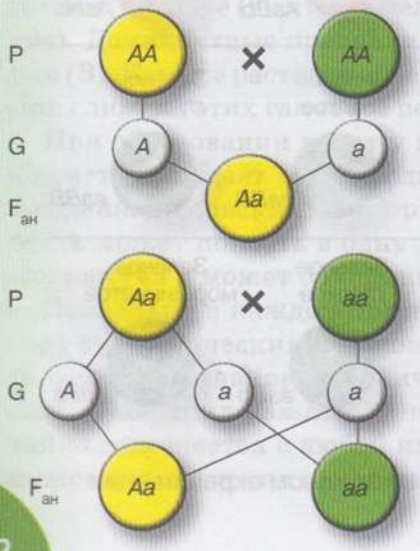
Пеннета. Над решёткой по горизонтали выписывают гаметы одного родителя, а по левому краю решётки — по вертикали — гаметы другого родителя. В квадратики же вписывают генотипы зигот, образующихся при слиянии гамет (см. рис. 66). Легко подсчитать, что по фенотипу потомство делится на четыре группы в следующем отношении: 9 жёлтых гладких: 3 жёлтых морщинистых: 3 зелёных гладких: 1 жёлтый морщинистый. Если учитывать результаты расщепления по каждой паре признаков в отдельности, то получится, что отношение числа жёлтых семян к числу зелёных и отношение числа гладких к числу морщинистых для каждой пары равно 3:1. Таким образом, каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведёт себя так же, как при моногибридном скрещивании, т.е. независимо от другой пары признаков.

Независимое распределение признаков в потомстве и возникновение различных комбинаций генов, определяющие развитие этих признаков, при дигибридном скрещивании возможны лишь в том случае, если пары аллельных генов расположены в разных гомологичных хромосомах.

При скрещивании двух гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по двум (и более) парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях.

На законах Менделя основан анализ расщепления и в более сложных случаях: при различиях особей по трём, четырём (и более) парам признаков.

Рис. 67. Анализирующее скрещивание



Если родительские формы различаются по одной паре признаков, то во втором поколении наблюдается расщепление в отношении 3:1, а для дигибридного скрещивания расщепление будет 9:3:3:1.

Анализирующее скрещивание. Разработанный Менделем гибридологический метод изучения наследственности не позволяет установить, гомозиготен или гетерозиготен организм, имеющий доминантный фенотип, по исследуемому гену. Для определения этого скрещивают особь с неизвестным генотипом и организм, гомозиготный по рецессивному аллелю, имеющий рецессивный фенотип (рис. 67). Если доминантная особь гомозиготна, то потомство от такого скрещивания будет единообразным и расщепления не произойдёт, а если она

гетерозиготна, то в потомстве мы получим расщепление признаков 1:1 по фенотипу. Такой результат скрещивания — прямое доказательство образования у одного из родителей двух сортов гамет, т.е. его гетерозиготности.

При дигибридном скрещивании в случае дигетерозиготности исследуемого организма в потомстве образуются четыре группы фенотипов в отношении 1:1:1:1.

Дигибридным называется скрещивание особей, отличающихся друг от друга по двум парам признаков. Независимое их наследование будет наблюдаться при условии, что исследуемые гены локализованы в разных парах гомологичных хромосом. Анализирующее скрещивание проводят с целью выяснения генотипа особи с доминантным фенотипом по исследуемому признаку.



Запомните!

Скрещивание: дигибридное, полигибридное. Закон независимого наследования. Анализирующее скрещивание.



Проверьте свои знания

1. Какое скрещивание называют дигибридным? Полигибридным?
2. Расскажите об опытах Менделя по дигибридному скрещиванию растений гороха.
3. Сформулируйте третий закон Менделя. Составьте схему скрещивания двух дигетерозиготных организмов.
4. При каких условиях наблюдается независимое наследование признаков при дигибридном скрещивании?
5. Что такое анализирующее скрещивание?



Подумайте!

Какое соотношение фенотипов следует ожидать в потомстве при анализирующем скрещивании чёрного кролика, если известно, что чёрный цвет шерсти доминирует над белым, а кролик гетерозиготен по исследуемому признаку?

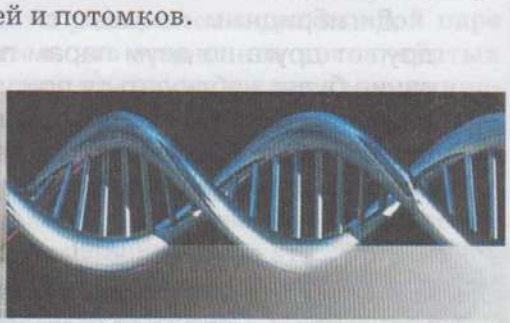
ЗАДАНИЕ

Решите задачи

1. У собак чёрный цвет шерсти доминирует над коричневым, а короткая шерсть — над длинной. Какое потомство следует ожидать от скрещивания дигетерозиготных особей?

2. У тыквы белая окраска плодов (А) полностью доминирует над жёлтой (а), а дисковидная форма плодов (В) — над шаровидной (в). Растение с белыми дисковидными плодами было скрещено с растением, имеющим белые шаровидные плоды. В потомстве получилось 4/8 растений с белыми дисковидными плодами, 2/8 — с белыми шаровидными плодами, 1/8 — с жёлтыми дисковидными плодами и 1/8 — с жёлтыми шаровидными плодами. Определите генотипы родителей и потомков.



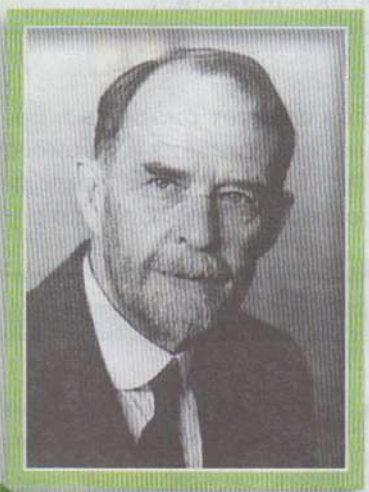


§ 23. Сцепленное наследование генов. Взаимодействие генов

Вспомните. *Какие события происходят в профазе I мейотического деления? Что такое аллели гена?*

Как вы думаете. *Что такое группа сцепления? Какие гены могут её образовывать?*

Рис. 68. Т. Морган



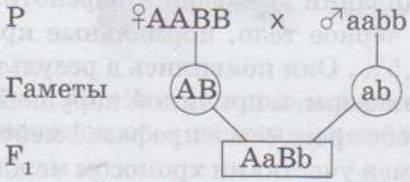
Со временем стало ясно, что принцип независимого распределения в потомстве и свободного комбинирования распространяется не на все гены. В самом деле, у любого организма признаков очень много, а число хромосом невелико. Следовательно, в каждой хромосоме должно находиться много генов. Каковы же закономерности наследования генов, локализованных в одной хромосоме? Этот вопрос был изучен выдающимся американским генетиком Томасом Морганом (1866—1945) (рис. 68). Совместно с группой учёных он провёл огромную исследовательскую работу по изучению наследования генов на примере плодовой мушки дрозофилы (рис. 69).

Закон сцепленного наследования. Если скрестить мушку дрозофилу, имеющую серое

тело и нормальные крылья, с мушкой, обладающей тёмной окраской тела и зачаточными крыльями, то в первом поколении гибридов все мухи будут серыми с нормальными крыльями. Это гетерозиготные организмы по двум парам аллельных генов, причём ген, определяющий серую окраску брюшка, доминирует над тёмной окраской, а ген, обусловливающий развитие нормальных крыльев, — над геном недоразвитых крыльев.



Рис. 69. Плодовая муха дрозофила



При анализирующем скрещивании гибрида F_1 с гомозиготной рецессивной дрозофилой (тёмное тело, зачаточные крылья) в потомстве, исходя из второго закона Менделя, должно получиться расщепление 1:1:1:1, т.е. по 25% особей каждого из четырёх возможных фенотипов.

P ♀AaBb x ♂aabb

♂ \ ♀	AB	Ab	aB	ab
ab	AaBb  Серое тело, нормальные крылья	Aabb  Серое тело, редуцированные крылья	aaBb  Чёрное тело, нормальные крылья	Aabb  Чёрное тело, редуцированные крылья

Но когда был произведён точный количественный учёт особей каждого фенотипа, обнаружилось, что дрозофил с нормальными крыльями, серым телом и мушек с зачаточными крыльями, чёрным телом больше всего, по 41,5 %. Это позволило предположить, что гены, отвечающие за данные признаки, локализованы в одной хромосоме.

Гены, находящиеся в одной хромосоме, наследуются совместно, т.е. сцепленно.

Все гены, входящие в одну хромосому, передаются по наследству совместно и составляют *группу сцепления*. Поскольку в гомологичных хромосомах находятся одинаковые гены, группу сцепления образуют две гомологичные хромосомы. Число групп сцепления соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе. Так, у человека 46 хромосом — 23 группы сцепления, у дрозофилы 8 хромосом — 4 группы сцепления, у гороха 14 хромосом — 7 групп сцепления.

Нарушение сцепления. Сцепление иногда нарушается и в результате в потомстве появляются особи с перекомбинированными признаками. При анализирующем скрещивании дрозофил это фенотипы: серое тело, редуцированные крылья и чёрное тело, нормальные крылья, которых в потомстве оказалось по 8,5%. Они появились в результате перекомбинации признаков родительских форм, а причиной нарушения сцепления явился *кроссинговер* — перекрёст хромосом в профазе I мейотического деления.

Когда происходит обмен участками хромосом между генами **A** и **B**, то появляются гаметы **Ab** и **aB** и в потомстве образуются четыре группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Отличие заключается в том, что числовое отношение фенотипов не соответствует отношению 1:1:1:1, установленному для дигибридного анализирующего скрещивания.

Таким образом, сцепление генов может быть полным и неполным. Чем дальше друг от друга расположены гены в хромосоме, тем выше вероятность перекрёста между ними и тем больше процент гамет с перекомбинированными генами, а следовательно, и больший процент особей, отличных от родителей.

В генетике принято расстояние между генами, расположенными в одной хромосоме, определять в процентах гамет, при образовании которых в результате кроссинговера произошла перекомбинация генов в гомологичных хромосомах. За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1% кроссинговера. Такая единица в честь Т. Моргана получила название *морганиды*.

Взаимодействие генов. Гены представляют собой структурные и функциональные единицы наследственности. В перечисленных примерах гены ведут себя действительно как отдельные единицы, т.е. каждый из них определяет развитие одного какого-то признака, не зависящего от других. Поэтому может сложиться впечатление, что генотип — механическая совокупность генов, а фенотип — мозаика отдельных признаков. На самом деле это не так. Если и отдельная клетка, и организм являются целостными системами, где все биохимические и физиологические процессы строго согласованы и взаимосвязаны, то прежде всего потому, что генотип — это система взаимодействующих генов.

Взаимодействие аллельных генов строится на основе принципа доминантности — рецессивности. Различают *полное* (например, ген жёлтого цвета семян гороха полностью подавляет ген зелёного) и *неполное доми-*

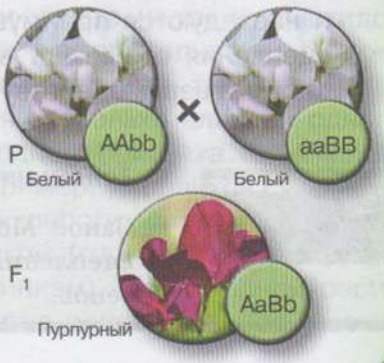


Рис. 70. Неполное доминирование (наследование окраски цветков у ночной красавицы)

нирование. Во втором случае доминантный ген не полностью подавляет проявление рецессивного, и наследование носит *промежуточный характер*, т.е. гибриды первого поколения F_1 не воспроизводят ни один из родительских признаков, хотя все особи проявляют единообразие. Так, при скрещивании ночной красавицы, имеющей цветки красной окраски (**AA**), с растением, цветки которого окрашены в белый цвет (**aa**), в F_1 образуется промежуточная, розовая, окраска цветка (**Aa**) (рис.70). Неполное доминирование — широко распространённое явление. Оно обнаружено при изучении наследования окраски цветка у львиного зева, строения перьев у птиц, окраски шерсти у крупного рогатого скота и овец и т.д.

Взаимодействие неаллельных генов. Известно много случаев, когда неаллельные гены могут усиливать или подавлять действие друг друга. Например, у душистого горошка пурпурная окраска венчика зависит от действия двух генов, и, если хотя бы один из них находится в рецессивном состоянии, окраска лепестков будет белая (рис. 71).

Рис. 71. Наследование окраски венчика цветков душистого горошка



Количественные признаки (масса, рост животных, яйценоскость кур, жирность молока, его количество у скота) не являются альтернативными. Они определяются только неаллельными генами, действующими на один и тот же признак или свойство. Чем больше в генотипе доминантных генов, обусловливающих какой-либо признак, тем ярче он выражается. У пшеницы красный цвет зёрен определяется двумя генами: A_1, A_2.

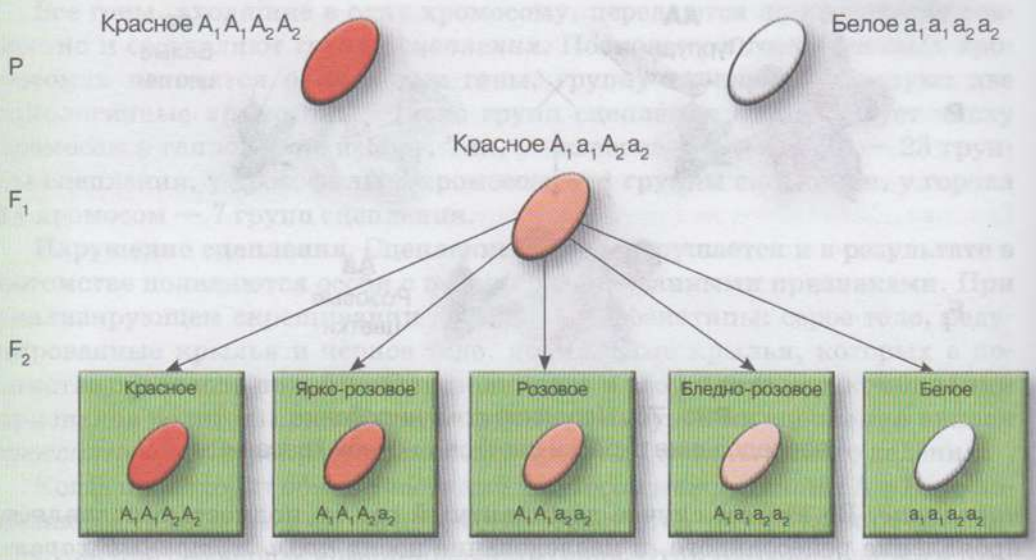


Рис. 72. Наследование окраски зерна пшеницы при взаимодействии двух пар генов

Неаллельные гены обозначены здесь одной буквой потому, что определяют развитие одного признака. При генотипе $\mathbf{A_1A_1A_2A_2}$ окраска зёрен наиболее интенсивная, при генотипе $\mathbf{a_1a_1a_2a_2}$ они имеют белый цвет. В зависимости от числа доминантных генов в генотипе можно получить все переходы между интенсивно-красной и белой окраской (рис. 72).

Существуют и другие формы взаимодействия генов.

Закон независимого наследования соблюдается при условии локализации генов, отвечающих за исследуемые признаки, в разных парах гомологичных хромосом. В случае, когда гены локализованы в одной паре гомологичных хромосом, они образуют группу сцепления и наследуются преимущественно вместе (сцепленно). Нарушения сцепления возникают в результате кроссинговера. Генотип — это система взаимодействующих генов.



Запомните!

Закон Моргана (сцепленного наследования). Группа сцепления. Кроссинговер. Морганида. Взаимодействие генов.



Проверьте свои знания

1. Что такое сцепление генов?
2. Что такое группы сцепления?
3. Какие процессы могут нарушать сцепление генов?
4. Расскажите об опытах Моргана по скрещиванию плодовой мушки дрозофилы.
5. Какие из исследованных Г. Менделем признаков гороха наследуются как доминантные?
6. В каком случае наследование носит промежуточный характер?
7. Приведите примеры влияния генов на проявление других, неаллельных генов.



Подумайте!

Каково биологическое значение кроссинговера?

ЗАДАНИЯ

1. Составьте схему сцепленного наследования признаков при расстоянии между генами, их определяющими, в 20 морганид.

2. **Решите задачу**

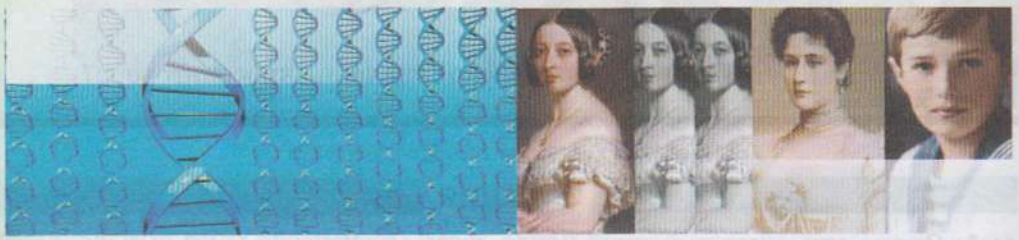
При скрещивании красноплодной земляники с земляникой, дающей белые плоды, получили растение с розовыми плодами. Какое потомство получится при опылении красноплодной земляники пыльцой растения с розовыми плодами?

Это интересно!

Доминантное и рецессивное состояния гена возникают в процессе мутирования. Однако мутация (замена или утрата части нуклеотидов в молекуле ДНК) может возникать в разных участках одного и того же гена — как в разных половых клетках одного организма, так и в гаметах различных особей. Таким путём образуются несколько аллелей одного гена и соответственно несколько вариантов одного признака. Ген **A** может мутировать в состояние a_1, a_2, a_3 ... a_n. Например, у кроликов существует серия множественных аллелей по окраске шерсти. Это обусловливает развитие сплошной (шиншилла), гималайской (горностаевой) окраски или отсутствие пигментации шерсти (альбинизм). Члены одной серии аллелей могут находиться в разных доминантно-рецессивных отношени-

ях друг с другом. Так, ген сплошной окраски является доминантным по отношению ко всем членам серии. Ген гималайской окраски доминантен по отношению к гену белой, но рецессивен по отношению к гену шиншилловой окраски. Развитие всех этих трёх типов окраски обусловлено тремя разными аллелями, локализованными в одном и том же локусе.

Следует помнить, что в генотипе диплоидных организмов могут находиться только два гена из серии аллелей. Остальные аллели данного гена в разных сочетаниях попарно входят в генотипы других особей данного вида. Таким образом, *множественный аллелизм* характеризует разнообразие генофонда целого вида, т.е. является видовым, а не индивидуальным признаком.

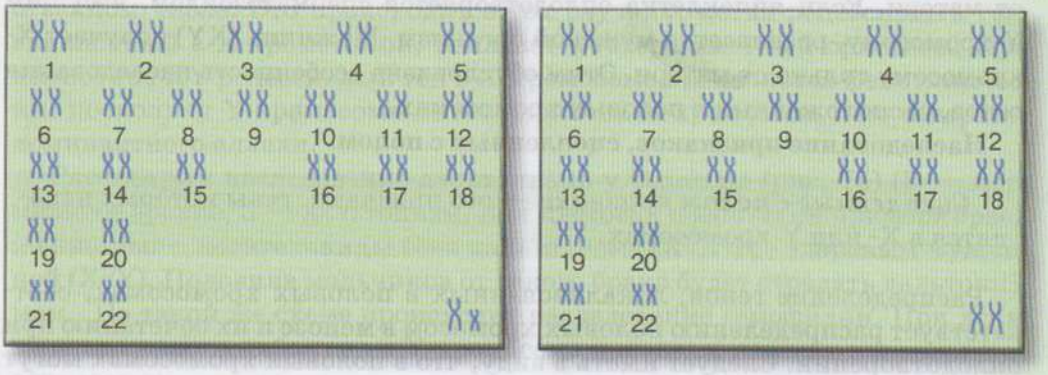


§ 24. Генетика пола. Наследование признаков, сцепленных с полом

Вспомните. *Какие хромосомы называются гомологичными? Что такое кариотип?*

Как вы думаете. *Чем отличаются хромосомные наборы женского и мужского организма? От чего зависит пол будущего организма?*

Хромосомное определение пола. В природе соотношение мужских и женских особей приблизительно 1:1. Пол у животных чаще всего определяется в момент оплодотворения и зависит от хромосомного набора зиготы. В наборе хромосом оплодотворённой яйцеклетки содержатся парные — гомологичные — хромосомы, одинаковые по форме, размерам и содержащие одинаковые гены (рис. 73). В женском кариотипе все хромосомы парные, а в мужском кариотипе имеются одна крупная равноплечая непарная хромосома, не имеющая гомолога, и маленькая палочковидная хромосома. Таким образом, кариотип человека содержит 22 пары хромосом, одинаковых у мужского и женского организма, и одну пару, по которой различаются оба пола. Хромосомы, одинаковые у обоих по-



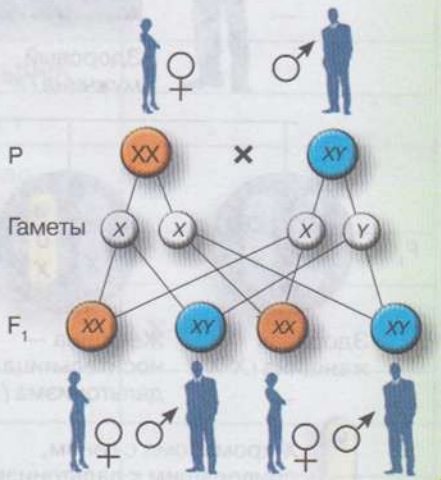
а *б*

Рис. 73. Кариотипы человека: *а* — мужской, *б* — женский

лов, называют ***аутосомами***. Хромосомы, по которым мужской и женский пол отличаются друг от друга, называют ***половыми***. У женщин они одинаковы, их называют Х-хромосомами, а у мужчин имеется Х-хромосома и Y-хромосома.

При созревании в результате мейоза половые клетки получают гаплоидный набор хромосом. При их слиянии набор восстанавливается до диплоидного. Если организм содержит в зиготе одинаковые половые хромосомы, его пол называют гомогаметным и обозначают как XX. Пол, который формирует гаметы, не одинаковые по половой хромосоме, называют гетерогаметным и обозначают как XY. У человека, плодовой мушки дрозофилы и ряда других организмов гомогаметен женский пол, а у бабочек, пресмыкающихся и птиц — мужской. Например, кариотип петуха обозначается как XX, а кариотип курицы — XY.

Рис. 74. Расщепление по признаку пола у человека



У человека решающую роль в определении пола играет Y-хромосома (рис. 74). Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим Х-хромосому, развивается женский организм (XX). Следовательно, женщины имеют одну Х-хромосому от отца и одну Х-хромосому

от матери. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим Y-хромосому, развивается мужской организм. Мужчина (XY) получает X-хромосому только от матери. Этим обусловлена особенность наследования генов, расположенных в половых хромосомах.

Наследование признаков, сцепленных с полом.

Сцепленные с полом признаки — это признаки, гены которых находятся в X- или Y-хромосомах.

Распределение генов, локализованных в половых хромосомах, соответствует распределению половых хромосом в мейозе и их сочетанию при оплодотворении. Следует иметь в виду, что в половых хромосомах могут находиться и гены, не участвующие в развитии половых признаков. Так, X-хромосома дрозофилы включает ген, от которого зависит окраска глаз. X-хромосома человека содержит ген, определяющий свёртываемость крови (H), рецессивный аллель (h) которого вызывает тяжёлое заболевание, характеризующееся пониженной свёртываемостью крови, — гемофилию.

В отличие от генов, локализованных в аутосомах, при сцеплении с полом может проявиться и рецессивный ген, имеющийся в генотипе в един-

Рис. 75. Наследование дальтонизма





ственном числе. Это происходит в тех случаях, когда рецессивный ген, сцепленный с Х-хромосомой, попадает в гетерогаметный организм. При кариотипе XY рецессивный ген в Х-хромосоме проявляется фенотипически, поскольку Y-хромосома не гомологична Х-хромосоме и не содержит доминантного аллеля.

Рассмотрим наследование дальтонизма у человека (рис. 75) (D — нормальное зрение, d — дальтонизм, или цветовая слепота) на примере брака женщины — носительницы гена дальтонизма (X^DX^d) со здоровым мужчиной (X^DY). Половина мальчиков от такого брака будет страдать дальтонизмом. По такой же схеме происходит наследование гемофилии. При локализации какого-либо гена в Y-хромосоме признаки передаются только от отца к сыну.

В настоящее время изучено наследование многих нормальных и патологических (от *греч.* pathos — болезнь) признаков у человека (табл. 3).

Табл. 3

Наследование признаков у человека

Признаки		
Доминантные	**Рецессивные**	**Сцепленные с полом**
Глаза большие	Глаза маленькие	—
Курчавые волосы	Прямые волосы	—
Раннее облысение	Норма	—
Нерыжие волосы	Рыжие волосы	—
Карие глаза	Голубые или серые глаза	—
Веснушки	Отсутствие веснушек	—
Карликовость	Нормальный рост	—
Полидактилия (лишние пальцы)	Нормальное число пальцев	—
Отсутствие зубов	Норма	—
Нормальная свёртываемость крови	Гемофилия	Х-хромосома
Отсутствие ногтей	Норма	—
Близорукость	Норма	—

Окончание табл. 3

Признаки		
Доминантные	**Рецессивные**	**Сцепленные с полом**
Ресницы длинные	Ресницы короткие	—
Куриная слепота	Нормальное зрение	—
Нормальное цветовое зрение	Цветовая слепота	Х-хромосома
Подбородок длинный	Подбородок короткий	—
Бас (у мужчин)	Тенор	—
Сопрано (у женщин)	Альт	—

Мужские и женские особи отличаются друг от друга половыми хромосомами в кариотипе. Пол организма чаще всего определяется в момент оплодотворения. Половые хромосомы, как и аутосомы, содержат гены, определяющие развитие некоторых признаков организма, их наследование оказывается сцепленным с полом.



Запомните!

Клетки: соматические, половые. Хромосомы: аутосомы, половые. Наследование, сцепленное с полом. Дальтонизм. Гемофилия.



Проверьте свои знания

1. Какие хромосомы называют половыми?
2. Какие хромосомы называются аутосомами? Сколько аутосом у человека?
3. Какой пол называют гомогаметным? Гетерогаметным? Приведите примеры.
4. Опишите механизм определения пола.
5. Что такое сцепление генов с полом? Приведите примеры наследования гена, сцепленного с полом.
6. Приведите примеры доминантных и рецессивных признаков у человека.



Подумайте!

Почему рецессивные гены, локализованные в Х-хромосоме мужчины, проявляются в виде признака?

ЗАДАНИЕ

Решите задачу

Ген, отвечающий за нормальную свёртываемость крови у человека, является доминантным и сцеплен с Х-хромосомой. Рецессивная мутация этого гена (а) приводит к гемофилии – несвёртываемости крови. Определите вероятность рождения здоровых детей в семье, где женщина имеет нормальную свёртываемость крови, хотя её отец страдал гемофилией, а мужчина здоров.

Это интересно!

Термин «геном» был введён немецким учёным Гансом Винклером в 1920 г. В отличие от генотипа, геном является характеристикой вида, а не отдельной особи. Геном — это совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом данного вида организмов.





§ 25. Изменчивость

Вспомните. *Каково строение хромосом? Что такое ген?*

Как вы думаете. *Какие признаки организмов могут изменяться под действием факторов внешней среды? Что такое норма реакции признака? Что такое мутация?*

Изменчивость — это общее свойство живых организмов приобретать новые признаки и свойства в процессе индивидуального развития.



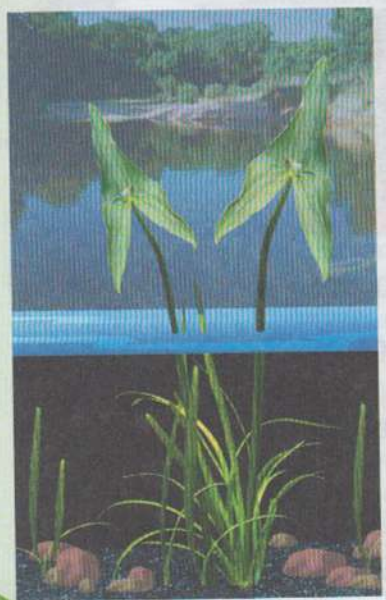
Рис. 76. Изменение окраски шерсти гималайского кролика под влиянием различных температур

Различают ненаследственную (модификационную) и наследственную (генотипическую) изменчивость.

Ненаследственная изменчивость. Каждый организм обитает в определённых условиях, испытывая на себе действие факторов внешней среды — колебаний температуры, освещённости, влажности, количества и качества пищи, а также он вступает во взаимоотношения с другими организмами. В результате могут изменяться морфологические и физиологические свойства организмов, т.е. их фенотип.

Если у гималайского кролика на спине выщипать белую шерсть и наложить холод, на этом месте вырастет чёрная шерсть (рис. 76). Если чёрную шерсть удалить и наложить тёплую повязку, вырастет белая шерсть. При выращивании гималайского кролика при температуре 30 °С вся шерсть у него будет белая. У потомства двух таких белых кроликов, выращенного в нормальных условиях, будет обычное распределение пигмента. Следовательно, изменения признаков, вызванные действием факторов внешней среды, не наследуются.

Рис. 77. Стрелолист



Отметим ещё одну особенность изменчивости, вызванной факторами внешней среды. Листья одного и того же растения стрелолиста (рис. 77) имеют разную форму в зависимости от того, находятся они в воде или в воздушной среде. В воде листья у всех растений данного вида будут длинные и тонкие, а над водой — обычные. Точно так же под действием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, возни-

кает загар — накопление в коже гранул пигмента меланина, хотя и не в одинаковой степени. Таким образом, под воздействием какого-либо фактора внешней среды изменение признака оказывается сходным у всех особей данного вида. Это обстоятельство позволило Ч. Дарвину назвать ненаследственную изменчивость групповой или определённой.

Однако изменчивость признака под влиянием условий внешней среды небезгранична. Степень варьирования признака, или пределы модификационной изменчивости, называют ***нормой реакции***. Широта нормы реакции обусловлена генотипом и зависит от важности признака в жизнедеятельности организма. Узкая норма реакции свойственна таким признакам, как размеры сердца или головного мозга. В то же время количество жира в организме изменяется в широких пределах. Мало варьируется строение цветка у растений, опыляемых насекомыми, и очень сильно изменчивы размеры листьев.

Таким образом, модификационная изменчивость характеризуется следующими основными свойствами: 1) ненаследуемостью; 2) групповым характером изменений; 3) соотнесением изменений действию определённого фактора среды (всегда носит приспособительный характер); 4) обусловленностью пределов изменчивости генотипом (это означает, что, хотя направленность изменений одинакова, степень изменений у разных организмов различна).

Наследственная изменчивость. Этот вид изменчивости связан с генотипом, все изменения признаков организма сохраняются в ряду поколений. Различают комбинативную и мутационную наследственную изменчивость.

Бесконечное разнообразие живых организмов, уникальность каждого генотипа обусловлены ***комбинативной изменчивостью*** — перегруппировкой хромосом в процессе полового размножения и участков хромосом в процессе кроссинговера. При этом типе изменчивости структура самих генов и хромосом остаётся той же, но меняются сочетания наследственных задатков и характер их взаимодействия в генотипе.

Мутационная изменчивость выражается в появлении новых свойств и признаков организма в результате возникновения мутаций. Иногда это крупные, хорошо заметные изменения, например коротконогость овец анконской породы (рис. 78), отсутствие оперения у кур, отсутствие пигмента (альбинизм) у крыс, короткопалость у человека, но чаще же это мелкие, едва заметные отклонения от нормы.

Рис. 78. Овца анконской породы



Чарлз Дарвин называл наследственную изменчивость неопределённой, индивидуальной изменчивостью, подчёркивая тем самым её случайный, ненаправленный характер и относительную редкость возникновения. Мутации возникают вследствие изменения структуры гена (т.е. последовательности нуклеотидов в ДНК) или хромосом и служат единственным источником генетического разнообразия внутри вида. Благодаря постоянному мутационному процессу возникают различные варианты генов, составляющие резерв наследственной изменчивости.

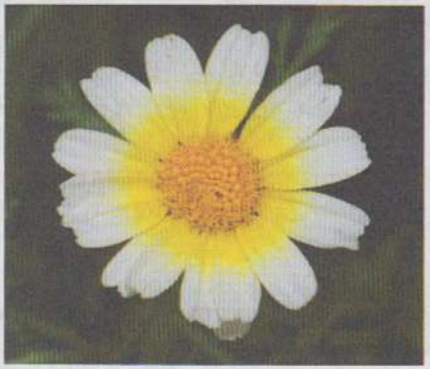
Изменения, обусловленные заменой одного или нескольких нуклеотидов в пределах одного гена, называют *генными* или *точковыми мутациями*. Они влекут за собой изменение строения белков, заключающееся в появлении новой последовательности аминокислот в полипептидной цепи.

Изменения структуры хромосом называют *хромосомными мутациями*. Эти мутации могут возникать вследствие утраты части хромосомы. Если в утраченный участок входят жизненно важные гены, то такая мутация может привести органы к гибели. Например, потеря небольшой части 21-й хромосомы у человека служит причиной развития у детей тяжёлого заболевания — острого лейкоза.

К *геномным мутациям* относятся изменения кариотипа, кратные или некратные гаплоидному числу хромосом. Вследствие нарушения расхождения какой-либо пары гомологичных хромосом в мейозе одна из образовавшихся гамет может содержать на одну хромосому меньше, а другая на одну хромосому больше, чем в нормальном гаплоидном наборе. Слияние с нормальной гаплоидной гаметой при оплодотворении приводит к образованию зиготы с меньшим или большим числом хромосом по сравнению с диплоидным набором, характерным для данного вида. В таких случаях нарушение генного баланса сопровождается нарушением развития. Известный пример — болезнь Дауна у человека, причина которой — присутствие в кариотипе трёх хромосом 21-й пары.

У простейших и у растений часто наблюдается увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору. Такое изменение хромосомного набора носит название *полиплоидии*. Она нередко повышает жизнеспособность, плодовитость и другие жизненные свойства организмов. В растениеводстве этим пользуются, искусственно получая полиплоидные сорта культурных растений, которые отличаются высокой продуктивностью (рис. 79). У высших животных, например у млекопитающих, полиплоидия встречается лишь в некоторых тканях, например в клетках печени.

Генеративные мутации возникают в половых клетках и не оказывают влияния на признаки данного организма, а проявляются только в следующем поколении. *Соматические мутации* возникают в клетках тела и проявляются у данного организма, а потомству при половом размножении не передаются. Но при бесполом размножении, если организм развивается из клетки



а



б

Рис. 79. Полиплоидия. Цветки хризантемы: *а* — диплоидная форма (2n), *б* — полиплоидная форма

или группы клеток, имеющих изменившийся — мутировавший — ген, мутации могут передаваться потомству. В растениеводстве соматические мутации используются для выведения новых сортов культурных растений. Пример соматической мутации у млекопитающих — изредка встречающееся чёрное пятно на фоне коричневой окраски шерсти у каракулевых овец.

Таким образом, мутационная изменчивость характеризуется следующими основными свойствами: 1) наследуемостью; 2) индивидуальным характером изменений; 3) случайностью, ненаправленностью действия (мутации могут быть полезными, вредными или нейтральными); 4) скачкообразностью (мутации появляются внезапно и могут затрагивать любые признаки и свойства организма).

Факторы окружающей среды, которые ведут к увеличению числа мутаций, называют мутагенами. Это могут быть и все виды ионизирующего излучения, и различные химические вещества, и даже некоторые вирусы.

Изменчивость позволяет организмам существовать в различных формах, приобретать новые признаки и свойства. Модификационная изменчивость не затрагивает структуру гена и поэтому является ненаследственной. Мутации закрепляются в генотипе и передаются по наследству. Они повышают генетическое разнообразие в популяциях и предоставляют материал для естественного отбора.



Запомните!

Изменчивость: ненаследственная (модификационная), наследственная (комбинативная и мутационная). Норма реакции. Мутагены.



Проверьте свои знания

1. Какие формы изменчивости вам известны?
2. Приведите примеры влияния среды на проявление признака.
3. Приведите примеры, доказывающие ненаследуемость изменений признака, вызванных действием условий внешней среды.
4. Что такое норма реакции?
5. Что такое мутация? Какие структуры клетки перестраиваются при мутационной изменчивости?
6. Дайте классификацию мутаций.
7. Что такое полиплоидия? Какое значение она имеет для растениеводства?
8. С помощью каких воздействий можно вызвать увеличение частоты мутаций?



Подумайте!

1. Почему ненаследственная изменчивость называется групповой или определённой?
2. Какое значение для жизни человека имеет широта нормы реакции его признаков и свойств?
3. Может ли комбинативная изменчивость проявиться при бесполом размножении?
4. Какое значение имеет для человека искусственное получение мутаций у сельскохозяйственных животных?

ЗАДАНИЕ

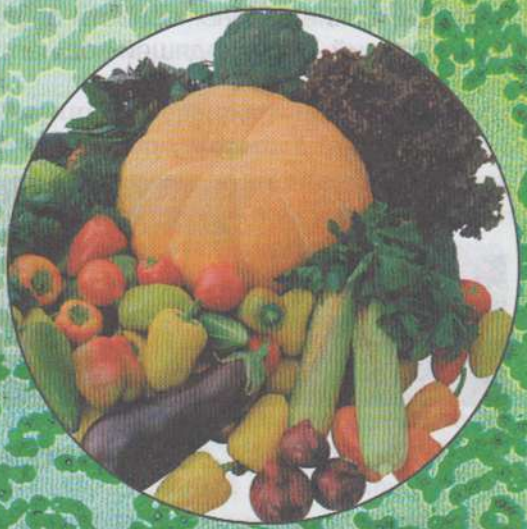
Составьте таблицу «Сравнительная характеристика мутаций и модификаций».

ГЛАВА 7

СЕЛЕКЦИЯ







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

Возникновение разнообразных пород животных и сортов растений стало возможным вследствие существования у диких видов комбинативной наследственной изменчивости как результата полового размножения и отбора, применяемого человеком. Животные и растения, выведенные человеком, имеют черты, резко отличающие их от диких видов. У культурных форм сильно развиты отдельные признаки, бесполезные или вредные для существования в естественных условиях, но полезные для человека. Например, способность некоторых пород кур давать 300 яиц в год и более лишена биологического смысла, поскольку такое количество яиц курица не может насиживать. Размеры и продуктивность культурных растений выше, чем у родственных диких видов, но вместе с тем они лишены средств защиты от поедания животными: горьких или ядовитых веществ, шипов и колючек.

Для более полного удовлетворения пищевых и технических потребностей человека создаются всё новые сорта растений и породы животных с заранее заданными свойствами. Разработка теории и методов получения новых и совершенствования уже существующих пород животных и сортов растений представляет предмет особой науки — селекции. Селекционеры исследуют специфические закономерности эволюции домашних животных и культурных растений, происходящей под направляющим влиянием человека.



§ 26. Методы селекции

Вспомните. *Что такое вид и популяция? Что изучает генетика?*

Как вы думаете. *Какие сорта культурных растений вам известны? Возможно ли скрещивание организмов, относящихся к разным видам?*

Селекция — это наука о создании новых и улучшении уже существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов.

Теоретической основой селекции является генетика. Основная задача селекции — создание высокопродуктивных пород и сортов, наилучшим образом удовлетворяющих пищевые и технические потребности человека.

Порода, сорт или ***штамм*** — это совокупность особей одного вида, искусственно созданная человеком и характеризующаяся определёнными наследственными свойствами.

Каждой породе или сорту свойственна присущая ему норма реакции. Так, кур породы белый леггорн разводят в основном ради яиц. Улучшение условий их содержания и кормления сопровождается повышением яйценоскости, а масса тела при этом практически не меняется. Фенотип (в том числе продуктивность) наиболее полно проявляется лишь при определённых условиях, поэтому для каждого района с теми или иными климатическими условиями, агротехническими приёмами и т.д. необходимо иметь свои сорта и породы. Это необходимо учитывать при интенсивном сельскохозяйственном производстве, цель которого — максимальное производство продуктов питания при минимальных затратах средств на единицу продукции. Интенсификация сельского хозяйства стала актуальной задачей нашего времени в связи с острой нехваткой продуктов питания в некоторых регионах мира.

Основные методы селекции.

Отбор. В растениеводстве по отношению к перекрёстноопыляющимся растениям нередко применяется *массовый отбор*, который проводится по внешним, фенотипическим признакам. Сохраняют растения только с желательными качествами. При повторном посеве снова отбирают растения с определёнными признаками. Так были выведены сорта ржи (например, сорт Вятка). Сорта, получаемые этим способом, не являются генетически однородными, и отбор время от времени приходится повторять. *Индивидуальный отбор* сводится к выделению отдельных особей и получению от них потомства. Индивидуальный отбор приводит к выделению чистой линии — группы генетически однородных (гомозиготных) организмов. Путём отбора были выведены многие ценные сорта культурных растений (рис. 80). В животноводстве широко используется индивидуальный отбор, потому что трудно получить массовый материал из-за малого числа потомков (рис. 81).

Гибридизация. Для получения оптимальных комбинаций признаков применяют гибридизацию (скрещивание).



Виноград сорта изабелла



Яблоки сорта антоновка



Капуста сорта кольраби

Рис. 80. Сорта культурных растений

В основе *внутривидовой гибридизации* лежит скрещивание особей одного вида, обладающих определёнными свойствами, с целью получения потомства, у которого максимально будут выражены эти качества. Например, одна порода животных обладает высокой продуктивностью, а другая — повышенной устойчивостью к болезням. Селекционер, используя гибридизацию и отбор, получает породу, в которой будут сочетаться эти качества.

У сельскохозяйственных животных и культурных растений часто проводят *отдалённую гибридизацию*, которая заключается в скрещивании организмов, принадлежащих к разным видам. В первом поколении у гибридов повышается жизнеспособность и наблюдается мощное развитие. Это явление получило название *гибридной силы*, или *гетерозиса*. Оно объясняется переходом многих генов в гетерозиготное состояние, а поскольку большинство мутаций рецессивные, то они не проявляются, взаимодействуя с доминантными аллелями. Наиболее известным примером межвидовых гибридов в животноводстве является мул (рис. 82), гибрид

Рис. 81. Породы крупного рогатого скота

Холмогорская порода



Костромская порода



Калмыцкая порода



осла и кобылицы, который значительно превосходит своих родителей по силе и выносливости. Однако существуют определённые сложности при получении межвидовых гибридов, потому что очень часто они оказываются бесплодными.



Рис. 82. Мул

Одно из выдающихся достижений современной селекции — разработка способов преодоления бесплодия межвидовых гибридов. Впервые это удалось осуществить в начале 1920-х гг. советскому генетику Георгию Дмитриевичу Карпеченко (1899—1941) (рис. 83) при скрещивании редьки и капусты, путём создания полиплоидных организмов. Это вновь созданное человеком растение не было похоже ни на редьку, ни на капусту. Стручки занимали как бы промежуточное положение и состояли из двух половинок, из которых одна напоминала стручок капусты, другая — редьки (рис. 84).

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

Рис. 83. Г.Д. Карпеченко



Рис. 84. Капустно-редечный гибрид



В качестве примеров можно привести полученные путём искусственного мутагенеза высокопродуктивные сорта ярового и озимого ячменя — важнейшей зернофуражной культуры в нашей стране — и сорт яровой пшеницы Новосибирская-67. Таким путём удалось вывести также штаммы бактерий и грибов, активно синтезирующих необходимые человеку продукты — витамины, антибиотики.

Путём воздействия мутагенами в растениеводстве получают и полиплоидные растения, отличающиеся более крупными размерами, высокой урожайностью и более активным синтезом органических веществ. Широко распространены полиплоидные сорта клевера, сахарной свёклы, турнепса, ржи, гречихи, масличных растений.

Основные задачи современной селекции — получение новых пород и сортов и улучшение уже существующих. Сорт, порода, штамм — это искусственно созданная популяция организмов. Основные методы селекции — гибридизация и отбор.



Запомните!

Селекция. Порода. Сорт. Штамм. Методы селекции: отбор (массовый, индивидуальный), гибридизация (внутривидовая, отдалённая). Гетерозис (гибридная сила). Искусственный мутагенез.



Проверьте свои знания

1. Какая наука называется селекцией? Каковы её основные задачи?
2. Что называют породой? Сортом?
3. Какие основные методы селекции вы знаете?
4. Что такое массовый отбор? Индивидуальный отбор?
5. С какой целью в селекционной работе производится скрещивание?
6. Какие межвидовые гибриды вам известны?
7. Какие сложности возникают при отдалённой гибридизации?
8. С какой целью в селекции применяются мутагены? Назовите мутагенные факторы.
9. Какими особенностями отличаются полиплоидные сорта культурных растений?



Подумайте!

Каков механизм явления гетерозиса?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Методы селекции и их результаты» (работа в малых группах).

Это интересно!

Николаю Васильевичу Цицину удалось скрестить пшеницу с пыреем. На основе этого гибрида был выведен новый сорт пшеницы — зернокормовой, который даёт за три укоса в сезон до 300—450 ц/га зелёной массы. Методами отдалённой гибридизации была также получена новая зерновая и кормовая культура — гибрид пшеницы с рожью, названный тритикале. Он удачно сочетает ценные признаки пшеницы и ржи, давая высокие урожаи зерна и зелёной массы с высокими питательными качествами.





§ 27. Центры многообразия и происхождения культурных растений. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова

Вспомните. *Что такое селекция? Какие породы домашних животных вам известны?*

Как вы думаете. *Какое значение для селекционной работы имеет знание центров происхождения культурных растений?*

Центры происхождения культурных растений. Успех селекционной работы зависит главным образом от генетического разнообразия исходной группы растений или животных. Между тем генофонд существующих по-



Рис. 85. Н.И. Вавилов

род животных или сортов растений, естественно, менее разнообразен по сравнению с генофондом исходного дикого вида. Поэтому при выведении новых сортов растений и пород животных очень важны поиски и выявление полезных признаков у диких предков. Большой вклад в изучение происхождения культурных растений внёс русский учёный Николай Иванович Вавилов (1887—1943) (рис. 85). Он организовал более 60 экспедиций как по территории нашей страны, так и во многих зарубежных странах. Был собран огромный семенной материал, который в дальнейшем использовали для селекционной работы. Н.И. Вавилов выделил 7 центров происхождения культурных растений (табл. 4, рис. 86). Им были сделаны важные обобщения, послужившие крупным вкладом в теорию селекции.

Табл. 4

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

Название центра	Географическое положение	Культурные растения
Южно-азиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, о-ва Юго-Восточной Азии	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажан, чёрный перец и др. (50% культурных растений)
Восточно-азиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры — слива, вишня, редька и др. (20% культурных растений)
Юго-Западно-азиатский	Малая Азия, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лён, конопля, репа, морковь, чеснок, виноград, абрикос, груша и др. (14% культурных растений)

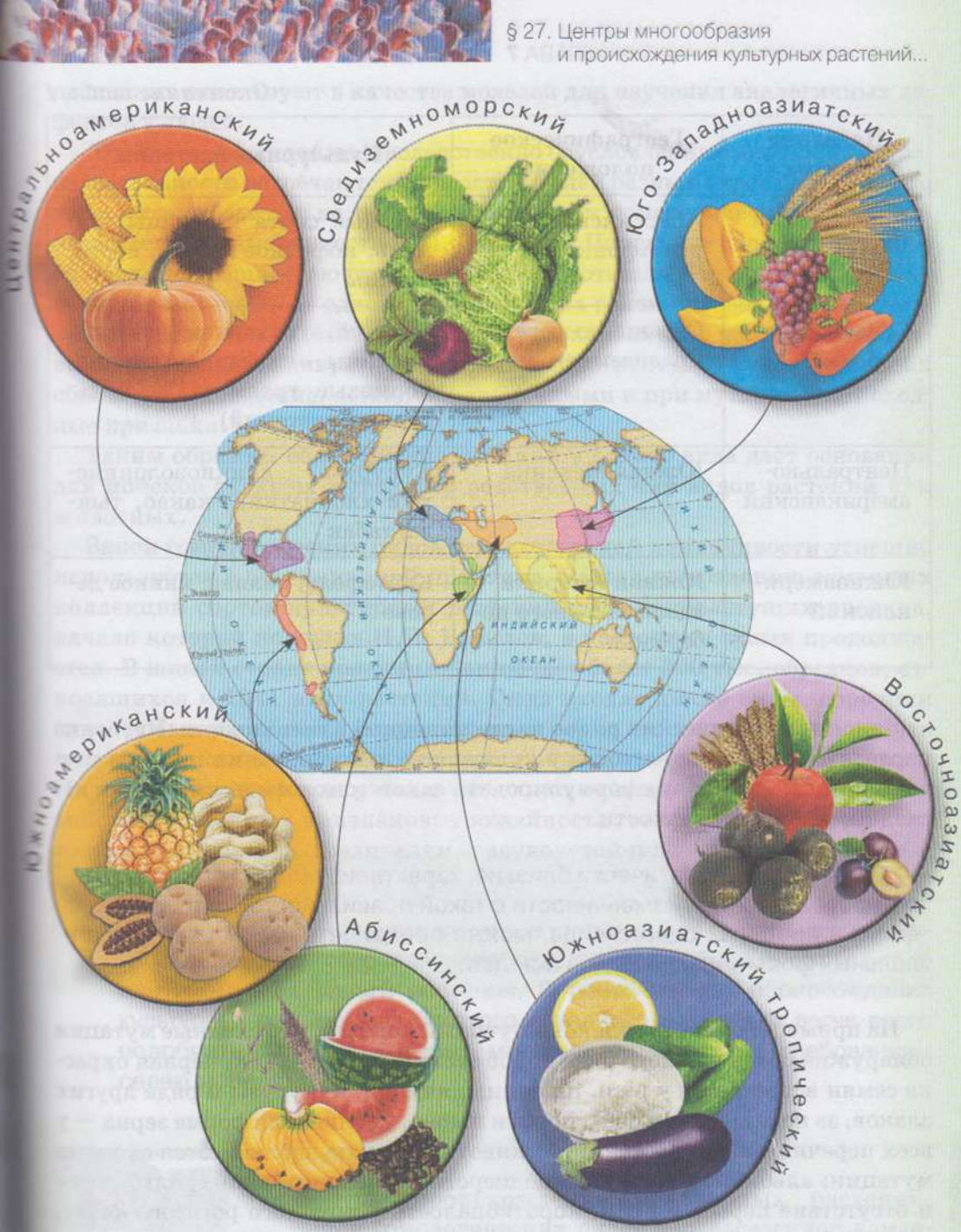


Рис. 86. Центры происхождения культурных растений (по Н.И. Вавилову)

Окончание табл. 4

Название центра	Географическое положение	Культурные растения
Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки	Твёрдые сорта пшеницы, ячмень, кофейное дерево, сорго, бананы
Средиземноморский	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свёкла, маслины, клевер, чечевица, кормовые травы (11% культурных растений)
Центральноамериканский	Южная Мексика	Кукуруза, длинноволокнистый хлопчатник, какао, тыква, табак
Южноамериканский	Южная Америка вдоль западного побережья	Картофель, ананас, хинное дерево

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Изучение наследственной изменчивости у культурных растений и их предков позволило Н.И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости.

Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов.

На примере семейства злаковых учёный показал, что сходные мутации обнаруживаются у целого ряда видов этого семейства. Так, чёрная окраска семян встречается у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и ряда других злаков, за исключением овса, проса и пырея, удлинённая форма зерна — у всех перечисленных растений. У животных также наблюдаются сходные мутации: альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Некоторые наследственные заболевания и уродства, встречающиеся у человека, отмечены и у некоторых животных, поэтому

последних используют в качестве моделей для изучения аналогичных дефектов у людей.

Тот факт, что сходные, наследственно обусловленные нарушения жизнедеятельности встречаются у представителей разных видов одного и того же класса, убедительно подтверждает закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова. Появление сходных мутаций объясняется общностью происхождения генотипов. В процессе возникновения новых видов от одного общего предка различия между ними устанавливаются только по части генов, обусловливающих успешное существование в данных конкретных условиях. Многие гены у видов, имеющих общее происхождение, остаются неизменными и при мутации дают сходные признаки.

Таким образом, обнаружение мутаций у одного вида даёт основания для поисков сходных мутаций у родственных ему видов растений или животных.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости успешно используется в селекционной практике. Работа по созданию семенных коллекций сортов культурных растений и их дикорастущих предков, начало которой положил Н.И. Вавилов, в настоящее время продолжается. В нашей стране коллекция включает более 320 тыс. образцов, относящихся к 1041 виду растений. Сюда входят дикие виды, сородичи культурных растений, старые местные сорта, всё лучшее и новое, что создано за последнее время усилиями селекционеров всех стран мира. Из мирового генофонда учёные выделяют генетические источники хозяйственно ценных признаков: урожайности, скороспелости, устойчивости к болезням и вредителям, засухоустойчивости, устойчивости к полеганию и др.

Н.И. Вавилов обнаружил, что в определённых районах земного шара сконцентрировано наибольшее разнообразие сортов того или иного культурного растения. В таких центрах происхождения культурных растений из богатого исходного материала легче всего подобрать образцы, которые максимально отвечают требованиям селекционера.



Запомните!

Центры происхождения культурных растений. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости.



Проверьте свои знания

1. Чем отличаются одомашненные животные и культурные растения от диких?
2. Какие центры происхождения культурных растений вы знаете?
3. Изложите сущность закона гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова.



Подумайте!

1. Какое значение для селекции имеет знание центров происхождения культурных растений?
2. Почему у близкородственных видов обнаруживаются сходные мутации?





§ 28. Селекция микроорганизмов

Вспомните. *Каково строение бактериальной клетки?*

Как вы думаете. *Что такое биотехнология? Какое значение для промышленности имеет селекция микроорганизмов?*

К микроорганизмам относятся все виды бактерий, а также одноклеточные растения, животные и грибы. Селекция этих организмов имеет свои особенности. Большое значение имеет их способность к быстрому размножению в благоприятных условиях и простая организация генома. Их гены легко мутируют, и организм сразу проявляет новые свойства, что



позволяет учёным быстро находить в разнообразном материале интересующие их качества.

Продукты жизнедеятельности микроорганизмов с каждым годом все более широко применяют в разных отраслях народного хозяйства, там, где используется их ферментативная деятельность: в хлебопечении, пивоварении, виноделии, приготовлении кисломолочных продуктов. В связи с этим развивается промышленная микробиология и ведётся интенсивная селекция новых штаммов микроорганизмов с повышенной продуктивностью веществ, необходимых человеку. Такие штаммы имеют большое значение для производства кормового белка, ферментных и витаминных препаратов, используемых в пищевой промышленности, медицине, животноводстве. Например, микроорганизмы применяют для получения витаминов B_2, B_{12}. Применение высокобелковых концентратов дрожжей, используемых в качестве добавок к кормам сельскохозяйственных животных, позволяет дополнительно получать до 1 млн т мяса в год. Большое значение в народном хозяйстве имеет производство с помощью микроорганизмов незаменимых аминокислот, недостаток в пище которых резко тормозит рост. В традиционных для животных кормах аминокислот мало, и для нормального питания скота приходится увеличивать рационы. Добавление же 1 т полученной путём микробиологического синтеза аминокислоты — лизина — позволяет сэкономить десятки тонн фуража.

Биотехнология — это производство необходимых человеку продуктов и материалов из живых клеток или с их помощью.

Биотехнология развивается чрезвычайно быстро. За последние 50 лет возник ряд совершенно новых производств, основанных на использовании различных бактерий и грибов.

Биотехнология металлов основана на способности бактерий окислять их и переводить в растворимые соединения. При окислении бактериями сульфидов большинство цветных металлов и редких элементов переходит в раствор. Таким путём во всём мире только медь получают в количестве сотен тысяч тонн в год, причём стоимость её в 2—3 раза ниже, чем стоимость меди, добываемой традиционным способом. С помощью бактерий извлекают из руды уран, золото, серебро и удаляют такую вредную примесь, как мышьяк.

Учёные разработали способы внедрения в бактериальную клетку определённых генов, в том числе генов человека. Такие способы получили



Рис. 87. Этапы клонирования растений (на примере моркови)

название *генной инженерии*. Бактериальная клетка синтезирует белок, кодируемый чужим для неё геном, в больших количествах. Так получают сейчас интерферон — белок, подавляющий размножение вирусов, и инсулин, регулирующий уровень глюкозы в крови.

Генетически перестроенные организмы называются трансгенными, или генетически модифицированными (ГМО). В настоящее время существуют растения и животные, в геном которых встроен ген других организмов. Например, успешно прошёл эксперимент по введению мышам гена крыс, отвечающего за рост. Подопытные животные растут гораздо быстрее и крупнее своих сородичей в 2 раза.

Методы *клеточной инженерии* позволяют получить новые сорта растений, используя не взрослые организмы, а их клетки (рис. 87). Будучи помещёнными в специальные условия, соматические, уже специализированные клетки растений способны дать начало целому организму.

Биотехнология — это использование живых организмов и биологических систем в производстве. Микроорганизмы — объекты биотехнологии, так как просто организованы, имеют короткий жизненный цикл и обладают большим разнообразием свойств.



Запомните!

Биотехнология. Генная инженерия. Клеточная инженерия.



Проверьте свои знания

1. Чем селекция микроорганизмов отличается от селекции животных и растений?
2. Какое значение для народного хозяйства имеет селекция микроорганизмов?
3. Приведите примеры промышленного получения и использования продуктов жизнедеятельности микроорганизмов.
4. Что такое биотехнология?
5. Что такое генная инженерия? Какие организмы называют трансгенными?
6. Что такое клеточная инженерия?



Подумайте!

1. В чём преимущества клеточной инженерии по сравнению с обычными методами селекции?
2. Какие перспективы открывает использование генной инженерии в народном хозяйстве?



§ 29. Основные направления современной селекции

Вспомните. *Что такое привой и подвой?*

Как вы думаете. *В чём суть метода ментора? Какое значение для хозяйства страны имеет получение высокопродуктивных пород животных и сортов растений?*



Рис. 88. И.В. Мичурин

В нашей стране достигнуты большие успехи в области селекции.

Селекция растений. В настоящее время на полях выращивается более 7 тыс. сортов сельскохозяйственных культур. В большинстве случаев это высокоурожайные и ценные растения, хорошо приспособленные к возделыванию в местных почвенно-климатических условиях различных зон России.

В практике улучшения плодово-ягодных культур, возможности выращивать теплолюбивые сорта в холодном климате особое место занимает селекционная работа Ивана Владимировича Мичурина (1855—1935) (рис. 88). Учёный подбирал родительские растения из отдалённых друг от друга географических областей и скрещивал их между собой. Подобным методом выведены такие ценные сорта растений, как груша Бере зимняя Мичурина (рис. 89) (от скрещивания южного сорта груши Бере Рояль и дикой уссурийской груши) и яблоня Бельфлёр-китайка (рис. 90) (от американской яблони Бельфлёр жёлтый и китайской яблони, растущей в Сибири).

Важным этапом в работе И.В. Мичурина было целенаправленное ***воспитание гибридных сеянцев***. Оно заключалось в том, что в определённый период их развития создавались условия для доминирования признаков одного и подавления признаков другого родителя. Эффективное управление доминированием осуществлялось различными методами. Это и различные способы обработки почвы (например, внесение удобрений в определённый период развития растения), и «спартанское» воспитание на малоплодородных почвах в условиях холодных зим. Применял-

Рис. 89. Груша Бере зимняя Мичурина



Рис. 90. Яблоня Бельфлёр-китайка



Рис. 91. Церападус



ся и метод ментора — воспитание на подвое, т.е. на растении, в крону которого привит черенок.

И.В. Мичурин применял также отдалённую гибридизацию. Им получен гибрид вишни и черёмухи — церападус (рис. 91), а также гибриды тёрна и сливы, яблони и груши, персика и абрикоса. Все мичуринские сорта воспроизводятся путём вегетативного размножения.

Селекция животных. Для животных возможно только половое размножение, они достаточно долго растут до половозрелого состояния и дают сравнительно мало потомства. Для получения новой породы требуются большие временные и материальные затраты. Однако и в селекции животных также достигнуты значительные успехи.



Рис. 92. М.Ф. Иванов

Создавая украинскую степную породу свиней, русский учёный Михаил Федорович Иванов (1871—1935) (рис. 92) в качестве исходных форм для скрещивания выбрал высокопродуктивного хряка и неприхотливую к условиям содержания плодовитую украинскую свинью (матку). Затем он провёл возвратное скрещивание полученных гибридов с тем же хряком. Путём дальнейшего скрещивания между собой потомков и последующего многократного индивидуального отбора была получена порода степной белой украинской свиньи (рис. 93). Эта порода сочетала плодовитость с высокой мясной продуктивностью и устойчивостью к неблагоприятным воздействиям окружающей среды.

Выведены ценные высокопродуктивные породы крупного рогатого скота — Костромская, Казахская белоголовая, овец — Асканийская, Казахский архаромеринос и многие другие породы, отличающиеся повышенной жизнестойкостью в разнообразных условиях нашей огромной страны. Благодаря селекции получены каракульские овцы, дающие шкурки различной окраски

Рис. 93. Степная белая украинская свинья





Рис. 94. Каракульские овцы

(рис. 94). В птицеводстве созданы линии, используемые для получения гибридов мясного (бройлеры) и яичного направлений.

Создание большого числа сортов сельскохозяйственных культур и многочисленных пород домашних животных тем не менее не решает всех проблем, стоящих перед сельским хозяйством. В условиях постоянного прироста населения, непосредственно не занятого в сфере производства сельскохозяйственных продуктов, остаётся актуальной задача повышения продуктивности существующих и создания новых сортов культурных растений и пород домашних животных.

В современных условиях развития общества важное значение имеет интенсификация сельского хозяйства, т. е. получение максимального количества продукции при минимальных затратах. С этой целью создаются высокопродуктивные породы животных и сорта растений, устойчивые к болезням, вредителям и экстремальным условиям среды.



Запомните!

Воспитание гибридов. Метод ментора. Отдалённая гибридизация.



Проверьте свои знания

1. Приведите примеры достижений отечественных селекционеров в области растениеводства.
2. Расскажите о методах селекционной работы И.В. Мичурина.
3. Приведите примеры достижений селекционеров нашей страны в области животноводства.
4. Чем селекция растений отличается от селекции животных?



Подумайте!

Почему при выведении новой породы животных или сорта растений селекционеры используют в качестве исходного материала местные сорта и породы?

ГЛАВА 8

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА





В настоящее время на нашей планете обитает несколько миллионов видов живых существ. Каждый из них обладает уникальным набором признаков и свойств. Среди них есть довольно примитивные организмы, например бактерии, одноклеточные грибы и водоросли, а также простейшие животные и высокоорганизованные существа, такие, как птицы и млекопитающие. Каждый вид животных и растений оптимально приспособлен к своей среде обитания и выполняет определённую роль в природных сообществах. Каким образом сформировалось многообразие представителей органического мира? Под влиянием каких сил сформировались особенности их строения? Как и когда на Земле появился человек? На эти и многие другие вопросы отвечает учение об эволюции, которое было создано английским учёным Чарлзом Дарвином.

Биологическая эволюция — это необратимое историческое развитие живой природы, сопровождающееся приобретением приспособлений и направленное от простого к сложному, от более низких уровней организации к более высоким.

Эволюционному учению принадлежит роль объединяющей теории, которая образует фундамент для всей биологической науки.



§ 30. Развитие биологии в додарвиновский период

Вспомните. *Что такое систематика? Назовите основные группы организмов царства Животные и царства Растения. Что лежит в основе современной классификации животных и растений?*

Как вы думаете. *Какие взгляды на происхождение жизни существовали в Средневековье? Какие принципы современной систематики не мог учитывать К. Линней, создавая систему органического мира?*

Систематика в Древнем мире и Средневековье. Изучением живых существ занимался ещё Аристотель в IV в. до н.э., расположивший их в определённом порядке: от просто устроенных ко всё более сложным, от неживых

тел к растениям, от растений к животным и далее до человека (рис. 95). Он и его ученики описали более 500 животных, изучали они и строение растений. На протяжении долгого времени труды Аристотеля были основой представлений о живой природе.

В Средневековье распространяется идеалистическое мировоззрение, основанное на догматах Церкви, по которому всё живое создано Богом, является воплощением замысла Творца и неизменно во времени. Такое метафизическое направление в развитии биологии называют *креационизмом* (от *лат.* creatio — создание, творение). Учёные того времени создавали классификации растений и животных, которые не отражали родство между организмами и имели формальный характер.

Интерес к биологии возрос в эпоху Великих географических открытий (XV в.) и развития товарного производства. Интенсивная торговля и освоение новых земель расширяли сведения о мире живой природы. Ботаники и зоологи описывали новые невиданные ранее растения и неизвестных животных. Потребность в упорядочении быстро накапливающихся знаний привела к необходимости их систематизации. Исследователями создаются практические системы, в которых растения и животные объединяют в группы в зависимости от их пользы для человека или приносимого ими вреда. Например, выделяли лекарственные растения, садовые или огородные культуры, а понятия «домашний скот» или «ядовитые животные» служили для обозначения самых разных по своему строению и происхождению животных. Вследствие удобства практическая классификация видов применяется до сих пор.

Рис. 95. «Лестница существ» Аристотеля





Рис. 96. К. Линней

Система органической природы Карла Линнея. Однако учёных классификация живых организмов по признаку полезности удовлетворить не могла. На протяжении XVI—XVIII вв. в биологии продолжал накапливаться описательный материал и совершались неоднократные попытки его систематизации. Большой вклад в создание системы природы внёс выдающийся шведский естествоиспытатель Карл Линней (1707—1778) (рис. 96). Учёный описал более 8 тыс. видов растений, установил единообразную терминологию и порядок описания видов. Он объединил сходные виды в роды, сходные роды — в отряды, а отряды — в классы. Таким образом, в основу классификации был положен принцип иерархичности, т.е. соподчинённости групп. Линней закрепил использование в науке бинарной, т.е. двойной, номенклатуры для обозначения видов. С тех пор каждый вид называется двумя словами: первое слово означает род и является общим для всех входящих в него видов, второе слово — собственно видовое название. Например, вид берёза карликовая (Betula nana). С развитием науки в систему были введены некоторые дополнительные категории: семейство, подкласс и др., а высшим таксоном у животных стал тип. Но принцип построения системы остался неизменным до наших дней. Например, современное систематическое положение домашней кошки можно описать следующим образом. Кошка домашняя (ливийская) входит в род Мелкие кошки семейства Кошачьи, отряда Хищные, класса Млекопитающие, подтипа Позвоночные, типа Хордовые. Наряду с домашней кошкой род Мелкие кошки включает европейскую дикую лесную кошку, амурского лесного кота, камышового кота, рысь и некоторых других.

Линней создал самую совершенную для того времени систему органического мира, включив в неё всех известных тогда животных и все известные растения. Во многих случаях он правильно объединил виды организмов по сходству строения. Однако произвольность в выборе признаков для классификации привела учёного к ряду ошибок. Например, в одну группу он поместил такие растения, как рис и тюльпан, только потому, что они имеют одинаковое количество тычинок.

Линней сознавал искусственность своей системы и указывал на необходимость разработки естественной. Как теперь известно, естественная

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

Представления об изменяемости видов возникли ещё многие тысячи лет назад, но в период Средневековья были распространены идеалистические взгляды на происхождение всего живого на планете. Благодаря работе шведского биолога Карла Линнея описание видов было приведено в систему.



Запомните!

Креационизм. Систематика. Система живой природы.



Проверьте свои знания

1. Что было известно о живой природе в Древнем мире?
2. Какие принципы были положены в основу систематики в Древнем мире и в Средние века?
3. Что собой представляет практическая система классификации живых организмов?
4. Охарактеризуйте вклад К. Линнея в биологию.



Подумайте!

1. Почему система Линнея называется искусственной?
2. Чем можно объяснить господство представлений о неизменности видов в XVIII в.?



§ 31. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка

Вспомните. *Что такое эволюция?*

Как вы думаете. *Каковы причины возникновения различных приспособлений организмов к окружающей среде?*

Несмотря на господство взглядов о неизменности живой природы, биологи продолжали накапливать фактический материал, который противоречил этим представлениям. Создание микроскопа в XVII в. и его применение в биологических исследованиях сильно расширили их кругозор. Оформилась как наука эмбриология, возникла палеонтология. Учёным, создавшим первую эволюционную теорию, был выдающийся французский естествоиспытатель Жан Батист Ламарк (1744—1829) (рис. 97).

В отличие от многих предшествующих теорий теория эволюции Ламарка опиралась на факты. Мысль о непостоянстве видов возникла у учёного в результате глубокого изучения строения растений и животных. Занимаясь классификацией животных, Ламарк обратил внимание на сходство существенных черт строения у животных, не относящихся к одному виду. На основе этого сходства Ламарк выделил 10 классов беспозвоночных животных вместо двух классов Линнея (Насекомые и Черви). Среди них такие группы, как Ракообразные, Паукообразные, Насекомые, сохранились до наших дней, а другие — Моллюски, Кольчатые черви — возведены в ранг типа (рис. 98). Впервые учёный осмеливается заявить, что не Бог создавал организмы разной степени сложности, а природа на основе естественных законов. Ламарк приходит к эволюционной идее. Величайшая его заслуга заключается в том, что она тщательно разработана, подкреплена многочисленными

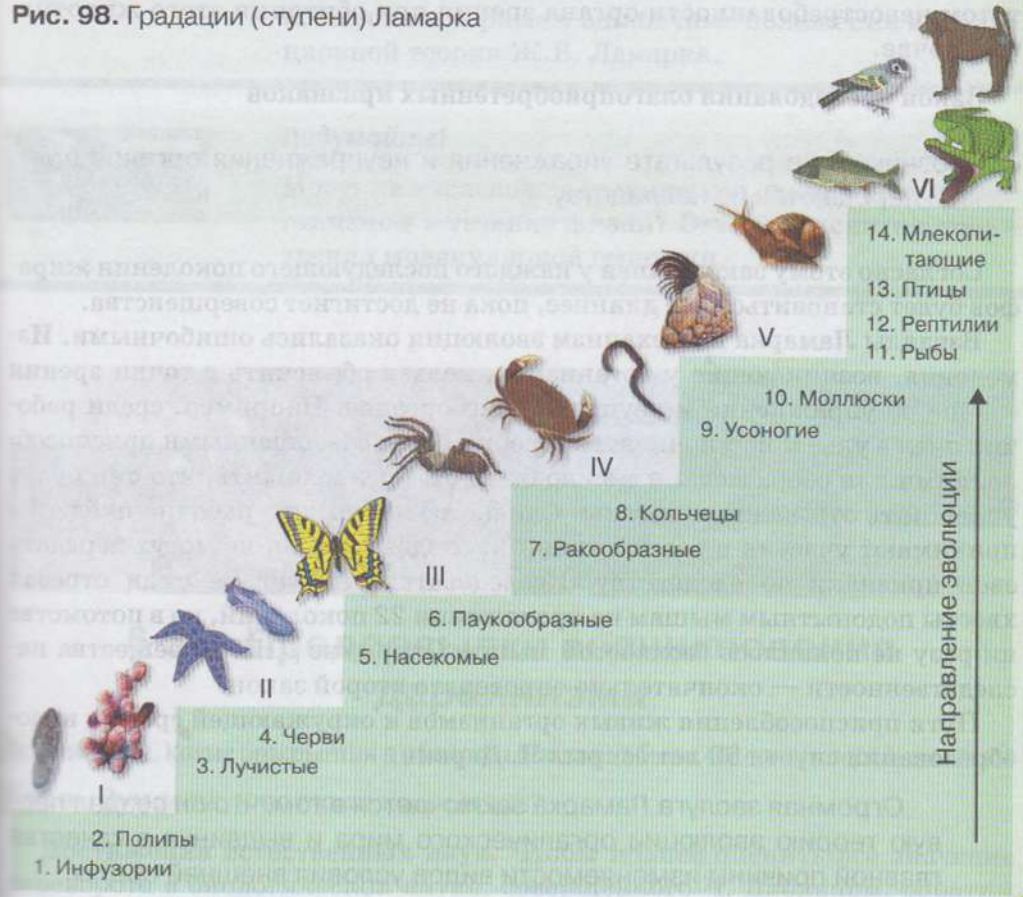


Рис. 97. Ж.Б. Ламарк

фактами и поэтому превратилась в теорию. В основу её положено представление о развитии, постепенном и медленном, от простого к сложному, и о роли внешней среды в преобразовании организмов.

В своём основном труде «Философия зоологии», опубликованном в 1809 г., Ламарк приводил многочисленные доказательства изменяемости видов. К числу таких доказательств учёный относил изменения животных и растений под влиянием одомашнивания и окультуривания, при их переселении в другие места обитания с иными условиями существования. Важную роль в возникновении новых видов Ламарк отводил постепенным изменениям климатических условий на поверхности Земли. Он считал, что механизмов изменчивости организмов и образования новых видов два: во-первых, тенденция организмов к совершенствованию (внутреннее стремление к совершенствованию, заложенное в них Богом) и, во-вторых,

Рис. 98. Градации (ступени) Ламарка



прямое влияние внешней среды и наследование признаков, приобретённых в течение жизни организма.

Ламарк сформулировал два закона, для того чтобы объяснить механизм возникновения новых признаков.

Закон упражнения и неупражнения органов

Постоянное использование органа ведёт к его развитию, а неиспользование — к ослаблению или исчезновению.

Согласно этому закону, шея у жирафа стала длинной в результате постоянного вытягивания, ведь животному приходится питаться листьями, растущими высоко на деревьях. Язык у муравьеда стал тонким и длинным в результате постоянного упражнения — добывания муравьёв из глубины муравейника, а редукция глаз у крота стала результатом невостребованности органа зрения при обитании этого животного в почве.

Закон наследования благоприобретённых признаков

Возникшие в результате упражнения и неупражнения органов признаки передаются по наследству.

Согласно этому закону, шея у каждого последующего поколения жирафов будет становиться все длиннее, пока не достигнет совершенства.

Взгляды Ламарка на механизм эволюции оказались ошибочными. Изменения, возникающие у организмов, нельзя объяснить с точки зрения закона об упражнении и неупражнении органов. Например, среди рабочих пчёл в улье могут появляться особи с более совершенными приспособлениями для сбора мёда, и можно было бы предположить, что они будут упражнять эти важные органы. Однако известно, что рабочие пчёлы не принимают участия в размножении и, следовательно, не могут передать свои признаки по наследству. Исследователь Август Вейсман отреза́л хвосты подопытным мышам на протяжении 22 поколений, но в потомстве ни разу не появилось бесхвостой мыши. Открытие ДНК — вещества наследственности — окончательно опровергло второй закон.

Пути приспособления живых организмов к окружающей среде и видообразования спустя 50 лет вскрыл Ч. Дарвин.

Огромная заслуга Ламарка заключается в том, что он создал первую теорию эволюции органического мира и выдвинул в качестве главной причины изменяемости видов условия внешней среды.



Запомните!

Эволюционная теория. Закон упражнения и неупражнения органов. Закон наследования благоприобретённых признаков.



Проверьте свои знания

1. Какой вклад в биологию внёс Ж.Б. Ламарк?
2. Изложите основные положения эволюционной теории Ламарка.
3. Какие причины возникновения приспособлений у организмов выделял Ж.Б. Ламарк?
4. Сформулируйте закон упражнения и неупражнения органов.
5. Назовите верные и ошибочные положения в эволюционной теории Ж.Б. Ламарка.



Подумайте!

Могут ли наследоваться признаки, приобретённые организмом в течение жизни? Ответ объясните с точки зрения молекулярной генетики.



§ 32. Предпосылки возникновения дарвинизма

Вспомните. *Какие открытия в области биологии были сделаны к середине XIX в.?*

Как вы думаете. *Что такое корреляция?*

Достижения естественных наук. Чтобы полнее оценить всё значение переворота в биологической науке, совершённого Ч. Дарвином, обратим



Рис. 99. Ж. Кювье

внимание на состояние науки первой половины XIX в., когда создавалась теория естественного отбора. В биологии был сделан ряд крупных открытий, которые оказались несовместимыми с представлениями о неизменяемости природы и об отсутствии родства между видами. Клеточная теория Теодора Шванна показала, что в основе строения всех живых организмов лежит единообразный структурный элемент — клетка.

Российский учёный Карл Бэр показал, что развитие всех организмов начинается с яйцеклетки. Исследования зародышей позвоночных животных позволили обнаружить у эмбрионов птиц и млекопитающих жаберные дуги и жаберное кровообращение, что говорило об их родстве с рыбами и о происхождении наземных позвоночных от предков, ведущих водный образ жизни.

Были достигнуты большие успехи в области сравнительной анатомии и палеонтологии. Заслуги в развитии этих областей биологии принадлежат французскому учёному Жоржу Кювье (1769—1832) (рис. 99). Исследуя строение позвоночных животных, он установил, что все их органы представляют собой части одной целостной системы. Вследствие этого строение каждого отдельного органа закономерно соотносится со строением остальных. Ни одна часть тела не может изменяться без соответствующего изменения других частей. Это означает, что каждая часть тела отражает принципы строения всего организма. Так, если у животного имеются копыта, то и вся его организация отражает травоядный образ жизни: зубы приспособлены к перетиранию грубой растительной пищи, желудок многокамерный, кишечник очень длинный и т.д. Если у животного желудок служит для переваривания мяса, то соответствующее строение имеют и другие его органы: развитые клыки, мощные челюсти и острые когти для захвата и удерживания добычи, гибкий позвоночник, способствующий прыжкам, и т.д. Соответствие строения органов животных друг другу Кювье назвал ***принципом корреляции*** (***соотносительности***). Руководствуясь им, учёный успешно изучал кости вымерших животных и восстанавливал их облик и образ жизни их обладателей (рис. 100).

Рис. 100. Окаменелости





Палеонтологические данные неопровержимо свидетельствовали о смене форм животных на Земле, особенно когда была установлена разная степень древности вымерших организмов. Факты вступали в противоречие с библейской легендой. Ненаучность ссылок на библейский потоп стала очевидной. Тогда Кювье выдвинул ***теорию катастроф***. Согласно этой теории, причиной вымирания были периодически происходившие крупные геологические катастрофы, уничтожавшие на больших территориях животных и растительность. Потом эти территории заселялись видами, проникавшими из соседних областей. Последователи и ученики Ж. Кювье, развивая его учение, утверждали, что катастрофы охватывали весь земной шар и после каждой следовал новый акт творения.

Теория катастроф получила широкое распространение. Однако были учёные, которые в ней сомневались. К их числу относились русские биологи Карл Францевич Рулье (1814—1858) (рис. 101) и Николай Алексеевич Северцов (1827—1885) (рис. 102). Экологические исследования К.Ф. Рулье и изучение географической изменчивости видов Н.А. Северцовым привели их к мысли о возможности родства между видами и происхождении одного вида от другого.

Геолог Чарлз Лайель (1797—1875) (рис. 103) доказал несостоятельность представлений Кювье о внезапных катастрофах, изменяющих поверхность Земли, и обосновал противоположную точку зрения: поверхность Земли изменяется непрерывно, и не под влиянием каких-то особых сил, а под действием обычных повседневных факторов — колебаний температуры, ветра, дождя, прибоя и жизнедеятельности растительных и животных организмов. К числу постоянно действующих природных факторов Лайель отнёс землетрясения и извержения вулканов.

Рис. 101. К.Ф. Рулье



Рис. 102. Н.А. Северцов



Рис. 103. Ч. Лайель



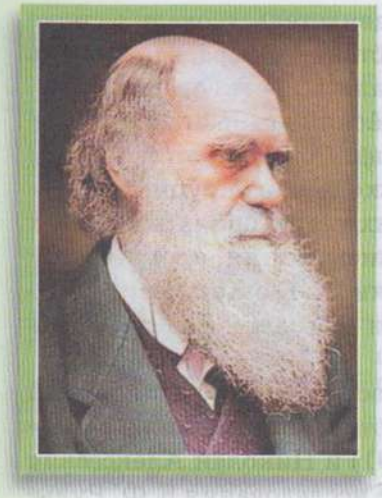


Рис. 104. Ч. Дарвин

Итак, в самых разных областях естествознания (геология, палеонтология, биогеография, эмбриология, сравнительная анатомия, учение о клеточном строении организмов) собранные учёными материалы противоречили представлениям о неизменяемости природы.

Социально-экономические предпосылки. Резкий рост городского населения в развитых капиталистических странах требовал быстрого развития сельского хозяйства. Спрос на продукты питания активно этому способствовал. Выдающиеся результаты были достигнуты в создании новых сортов культурных растений и пород домашних животных. Разработаны многочисленные методы селекции, позволявшие в короткие сроки изменять породы и сорта в нужном направлении. Результаты этих работ противоречили идее о неизменности видов. Расширяющиеся торговые связи между государствами требовали развития транспорта и позволяли собирать коллекции растений и животных с новых территорий.

Назревала необходимость найти ответы на вопросы и дать объяснения, какие механизмы лежат в основе развития природы от простого к сложному, почему одни виды вымирают, а другие появляются, чем обусловлена целесообразность возникающих приспособлений.

Участие Ч. Дарвина в кругосветной экспедиции. Чарлз Роберт Дарвин (1809—1882) (рис. 104) родился в семье врача. В университете он обучался сначала на медицинском, а потом на богословском факультете и собирался стать священником. В то же время он проявлял большую склонность к естественным наукам, увлекался геологией, ботаникой и зоологией. После окончания университета Дарвину предложили (1831) место натуралиста на корабле «Бигль», отправлявшемся в кругосветное путешествие для картографических съёмок. Дарвин принял приглашение, и пять лет, проведённые им в экспедиции (1831—1836), стали поворотным пунктом в его собственной научной судьбе и в истории биологии (рис. 105).

Наблюдения, сделанные во время путешествия, заставили Дарвина задуматься над причинами сходств и различий между видами. Главная его находка, обнаруженная в геологических отложениях Южной Америки, — это скелеты вымерших гигантских неполнозубых, очень сходных с современными броненосцами и ленивцами (рис. 106).

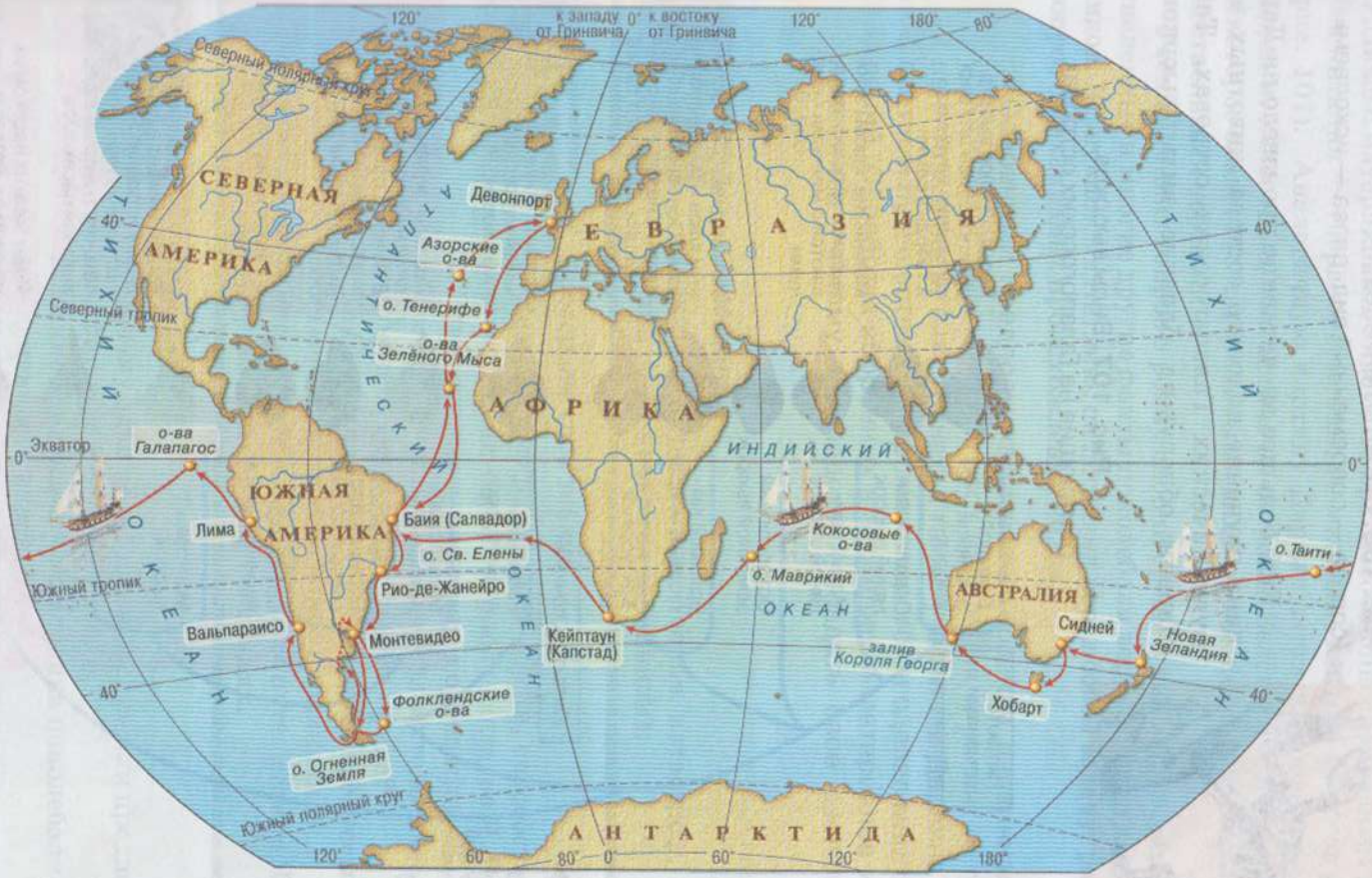


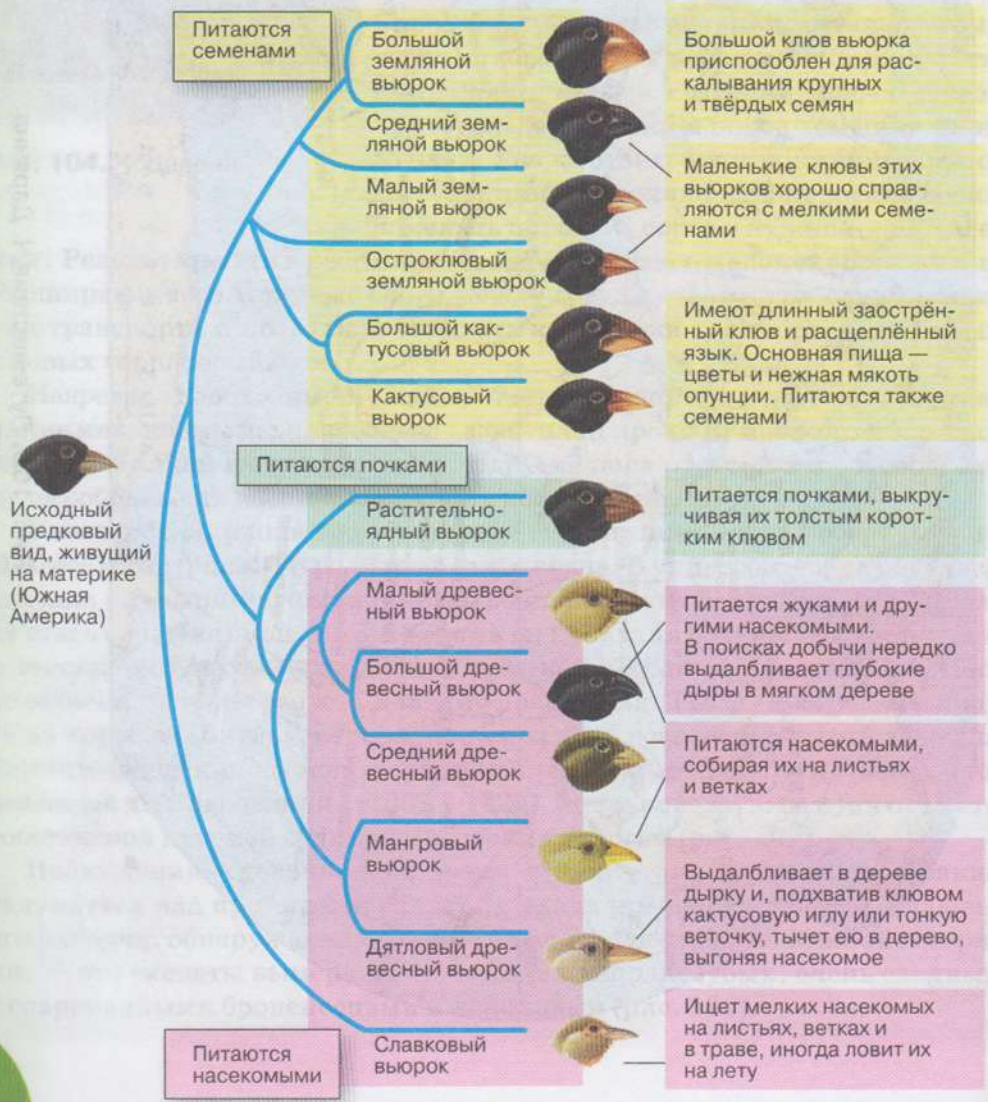
Рис. 105. Путешествие Ч. Дарвина



Рис. 106. Скелеты ленивцев
(справа — современный вид, слева — ископаемый)

Ещё большее впечатление произвело на Дарвина изучение видового состава животных на вулканических Галапагосских островах. Там Дарвин обнаружил близкие виды вьюрков,

Рис. 107. Виды вьюрков,
обитающие на Галапогосских островах



сходные с материковым видом, но приспособившиеся к разным источникам питания — твёрдым семенам, насекомым, нектару цветков растений (рис. 107). Аналогичную картину Дарвин затем наблюдал и у берегов Африки. Животные, обитающие на островах Зелёного мыса, несмотря на некоторое сходство с материковыми видами, всё же отличаются от них существенными чертами.

Учёный ставит вопрос о роли условий среды в видообразовании. Перечисленные и многие другие факты поколебали веру Дарвина в сотворение видов. Вернувшись в Англию, он поставил перед собой задачу: разрешить вопрос о механизмах происхождения видов.

Основными предпосылками возникновения дарвинизма были успехи естественных наук, рост населения и развитие промышленности в развитых странах, а также участие Ч. Дарвина в кругосветном путешествии, во время которого он сделал много наблюдений. Обработка собранных в экспедиции материалов и фактов позволила учёному впоследствии создать своё эволюционное учение.



Запомните!

Принцип корреляции. Теория катастроф. Предпосылки возникновения дарвинизма.



Проверьте свои знания

1. Назовите открытия в биологии, способствовавшие формированию эволюционных взглядов Ч. Дарвина.
2. В чём сущность принципа корреляции Ж. Кювье?
3. Как объяснил Ж. Кювье палеонтологические данные о смене форм животных на Земле?
4. Какие социально-экономические предпосылки способствовали возникновению дарвинизма?
5. Расскажите о кругосветном путешествии Ч. Дарвина и сделанных им наблюдениях.



Подумайте!

1. Почему данные геологии послужили предпосылкой эволюционной теории Дарвина?
2. Какие наблюдения Ч. Дарвина поколебали его веру в неизменность видов?





§ 33. Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе

Вспомните. *Какие породы домашних животных и сорта культурных растений вам известны? Какие формы отбора используют селекционеры?*

Как вы думаете. *С чего начинается селекционная работа? Как можно доказать, что голуби разных пород имеют общего предка — дикого скалистого голубя?*

Дарвин вернулся в Англию из кругосветного путешествия убеждённым сторонником изменяемости видов под влиянием условий среды обитания и сосредоточил свои усилия на раскрытии механизма эволюционного процесса. С этой целью он обратился к практике сельского хозяйства Англии. Английские фермеры и любители вывели к этому времени 150 пород голубей, множество пород собак, крупного рогатого скота, кур и т.д. Интенсивно велась работа по селекции новых пород животных и сортов культурных растений. Сторонники постоянства видов утверждали, что каждый сорт, каждая порода имеют особого дикого предка. Дарвин доказал, что это не так.

Все породы кур происходят от дикой банкивской курицы (рис. 108), домашние утки — от дикой кряковой утки, породы кроликов — от дикого европейского кролика. Предками крупного рогатого скота были два вида диких туров, собаки — волк, а для некоторых пород, возможно, шакал. При этом сорта растений и породы животных могут очень резко различаться. Например, породы домашнего голубя. У них неодинаковые пропорции тела, размеры, оперение и т.д., хотя все они происходят от одного предка — дикого скалистого голубя (рис. 109).



Самец

Самка

Рис. 108. Дикие банкивские куры

Чрезвычайно разнообразны головные придатки у петухов (рис. 110),



Рис. 109. Породы голубей

причём они типичны для каждой породы. Аналогичная картина наблюдается среди сортов культурных растений. Очень отличаются между собой, например, сорта капусты. Из одного дикого вида человеком получены кочанная капуста, цветная капуста, кольраби, кормовая капуста, стебель которой превышает рост человека, и др. (рис. 111).

Рис. 110. Головные придатки у петухов



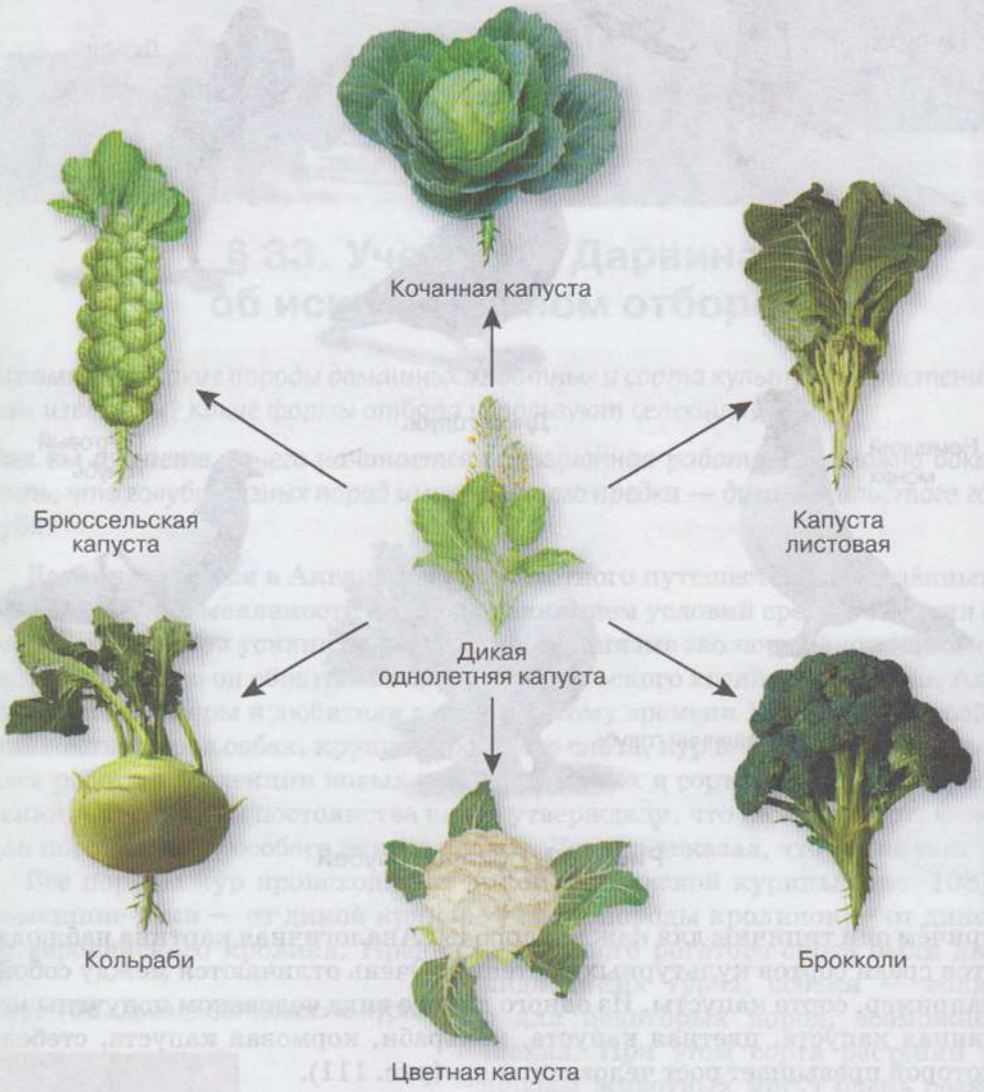


Рис. 111. Сорта капусты и их предок

Сорта растений и породы животных служат для удовлетворения потребностей человека — материальных или эстетических. Одно это убедительно доказывает, что они созданы человеком. Каким же образом человек получил многочисленные сорта растений и породы животных, на какие закономерности опирается он в своей работе? Ответ на этот вопрос Дарвин

нашёл, изучая методы английских фермеров. В основе их методов лежал один принцип: разводя животных или растения, они искали среди них экземпляры, несущие нужный признак в наиболее ярком выражении, и оставляли для размножения только такие экземпляры. Если, например, поставлена задача повысить урожайность пшеницы, селекционер из огромной массы растений выбирает несколько лучших экземпляров с наибольшим числом колосков. В следующем году высеиваются зёрна только этих растений и среди них снова отыскиваются те, что имеют наибольшее число колосков. Так продолжается несколько лет, и в результате появляется новый сорт многоколосковой пшеницы.

В основе всей работы по выведению нового сорта растений (или породы животных) лежит изменчивость признаков у организмов и отбор человеком таких изменений, которые наиболее уклоняются в желательную для него сторону. В ряду поколений такие изменения накапливаются и становятся устойчивым признаком породы. Для отбора имеет значение только индивидуальная, неопределённая (мутационная) изменчивость. Поскольку мутация — явление достаточно редкое, искусственный отбор может быть успешным только в том случае, если он проводится среди большого числа особей.

Искусственный отбор — это процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений путём систематического сохранения и размножения особей с определёнными, ценными для человека признаками и свойствами в ряду поколений.

Дарвин выделил две формы искусственного отбора: сознательный, или методический, и бессознательный.

Методический отбор заключается в том, что селекционер ставит перед собой определённую задачу и ведёт отбор по одному-двум признакам. Такой приём позволяет достигнуть больших успехов. Дарвин приводит пример быстрого выведения новых пород. Когда была поставлена задача превратить свисающий гребень испанского петуха в стоячий, то уже через пять лет была получена намеченная форма. Куры, имеющие «бороды», были выведены через шесть лет. Возможности искусственного отбора в изменении и преобразовании строения и свойств чрезвычайно велики. Например, беспородная корова даёт удой 700—800 л молока в год, а отдельные особи современных молочных пород — до 10 тыс. л. У мериноса число волос на единицу площади почти в 10 раз больше, чем у беспородных овец. Очень велики различия в строении тела у разных пород собак — борзой, бульдога, сенбернара, пуделя или шпица.

Условие успеха методического искусственного отбора — большое исходное число особей. Такой отбор невозможен при мелкотоварном (кресть-

янском) сельскохозяйственном производстве. Новую породу нельзя вывести, если в хозяйстве имеются 1—2 лошади или несколько овец.

Таким образом, изучение методов селекции, применявшихся в крупнотоварном капиталистическом сельском хозяйстве Англии XIX в., позволило Дарвину сформулировать принцип искусственного отбора и с помощью этого принципа объяснить не только причину совершенствования форм, но и их многообразие.

Однако домашние животные, так значительно отличающиеся от диких предков, появились ещё у доисторического человека, задолго до сознательного применения методов селекции. Как это произошло? По Дарвину, в процессе приручения диких животных человек осуществлял примитивную форму искусственного отбора, который он назвал *бессознательным*. Бессознательным такой отбор называется в том смысле, что не ставилась цель вывести какую-то определённую породу или сорт. Например, убивались и съедались в первую очередь худшие животные и сохранялись наиболее ценные (более удойная корова, хорошо несущаяся курица и т.д.). Бессознательный отбор существует до сих пор в крестьянском хозяйстве, но его влияние на увеличение разнообразия домашних животных и культурных растений проявляется гораздо медленнее. Дарвин не мог привести примеров одомашнивания диких животных путём искусственного отбора, осуществляемого экспериментально. В наши дни такие примеры имеются.

Искусственный отбор осуществляется человеком. Он бывает бессознательным и методическим, т.е. направленным на получение породы животных или сорта растений с интересующими селекционера качествами. Все породы домашних животных и сорта культурных растений имеют в природе дикого предка.



Запомните!

Искусственный отбор: методический, бессознательный.



Проверьте свои знания

1. Расскажите о достижениях сельского хозяйства Англии в XIX в.
2. Как Ч. Дарвин разрешил вопрос о предках домашних животных?
3. Приведите примеры многообразия пород домашних животных и сортов культурных растений.

4. Чем объясняется многообразие пород домашних животных?
5. В чём состоит сущность основного метода выведения новых сортов и пород?
6. Какие формы искусственного отбора вам известны?



Подумайте!

1. Как меняется строение и поведение животных в процессе одомашнивания?
2. Попробуйте самостоятельно доказать, что все современные породы свиней произошли от дикого кабана.
3. Почему многие домашние животные и культурные растения не могут выживать в естественных условиях?



§ 34. Учение Ч. Дарвина о естественном отборе

Вспомните. *Какой отбор называют искусственным?*

Как вы думаете. *Какой отбор называют естественным? Что такое борьба за существование? Какие формы борьбы за существование известны вам?*

Основной труд Ч. Дарвина «Происхождение видов», в корне изменивший представления о живой природе, появился в 1859 г. Этому событию предшествовала более чем двадцатилетняя работа по изучению и осмыслению богатого фактического материала, собранного как самим Ч. Дарвином, так и другими учёными.

Организмы оставляют потомство, иногда очень многочисленное. Одна особь сельди вымётывает в среднем около 40 тыс. икринок, осетр — 2 млн, лягушки — до 10 тыс. икринок. На одном растении мака ежегодно созревает 30—40 тыс. семян. Даже медленно размножающиеся животные потенци-

ально способны оставить большое число потомков. Например, самки слонов приносят детёнышей в возрасте между 30 и 90 годами. За 60 лет они рождают в среднем 6 слонят. Расчёты показывают, что даже при такой низкой интенсивности размножения через 750 лет потомство одной пары слонов составило бы 19 млн особей. На основании этих и многих других примеров Дарвин приходит к выводу о том, что в природе любой вид животных и растений стремится к размножению в геометрической прогрессии. В то же время число взрослых особей каждого вида остаётся относительно постоянным.

Каждая пара организмов даёт гораздо больше потомков, чем их доживает до взрослого состояния. Большая часть появившихся на свет организмов гибнет, не достигнув половой зрелости. Причины гибели разнообразны: недостаток корма из-за конкуренции с представителями своего же вида, нападение врагов, действие неблагоприятных физических факторов среды — засухи, сильных морозов, высокой температуры и пр. Отсюда следует второй вывод, сделанный Дарвином: в природе происходит непрерывная борьба за существование.

Борьба за существование — это совокупность многообразных и сложных взаимоотношений, существующих между организмами и условиями среды.

Когда лев отнимает добычу у гиен, подразумевается борьба за пищу. Про растение на окраине пустыни можно сказать, что оно ведет борьбу с засухой, но точно так же предполагается, что оно зависит от влажности.

Дарвин выделил три основные формы борьбы за существование: а) межвидовую, б) внутривидовую, в) борьбу с неблагоприятными условиями среды.

Межвидовая борьба. Примеров такой борьбы много. И волки, и лисы охотятся на зайцев. Между волками и зайцами, а также между лисами и зайцами идёт напряжённая борьба за существование. Отсутствие добычи обрекает хищников на голод и гибель, а жизнь зайцев напрямую зависит от естественных врагов. Одновременно с этим между хищниками — волками и лисами — тоже существует конкуренция за пищу. Это не значит, что они непосредственно вступают в борьбу друг с другом, но успех одного означает неуспех другого.

Травоядные животные смогут выжить и оставить потомство только в том случае, если они сумеют избежать хищников и будут обеспечены пищей. Но растительностью питаются разные виды существ: что досталось одному, не достанется другому. Существование трав, в свою очередь, зависит не только от поедания их животными, но и от других условий — опыления цветков насекомыми, конкуренции с другими растениями за свет, влагу и т.д. К межвидовой борьбе относятся и взаимоотношения организ-

мов в форме паразитизма. Паразиты ослабляют организм хозяина, делают его менее конкурентоспособным.

Внутривидовая борьба. В приведённых примерах межвидовых взаимоотношений напряжённость борьбы между видами ослабляется тем, что, как правило, организмы имеют не один, а несколько источников питания. Например, лиса питается не только зайцами, но и мышами и птицами. У особей же одного вида потребности в пище, территории и других условиях существования одинаковы. Поэтому конкуренция между ними наиболее острая. Дарвин считал внутривидовую борьбу самой напряжённой. Например, птицы одного вида конкурируют из-за мест гнездования. Самцы многих видов млекопитающих и птиц в период размножения вступают друг с другом в борьбу за право обзавестись семьёй.

Борьба с неблагоприятными условиями внешней среды. Факторы неживой природы оказывают огромное влияние на выживаемость организмов. Много растений гибнет во время холодных малоснежных зим. В сильные морозы смертность увеличивается и среди животных, обитающих в почве (кроты, дождевые черви). Зимой при недостатке растворённого в воде кислорода погибает рыба. Семена растений нередко заносятся ветром в неблагоприятные места обитания и не прорастают.

Все формы борьбы сопровождаются истреблением огромного количества организмов или приводят к тому, что часть их не оставляет потомства. Кто же выживает в этой постоянно происходящей борьбе за существование? Наблюдения показывают, что для растительных и животных организмов характерна всеобщая изменчивость признаков, свойств и бесконечное разнообразие их комбинаций. Даже в потомстве одной пары родителей нет совершенно одинаковых особей (за исключением монозиготных близнецов). В борьбе за существование выживают и оставляют потомство организмы, обладающие таким комплексом признаков и свойств, который позволяет им наиболее успешно конкурировать с другими. Таким образом, в природе происходят процессы избирательного уничтожения одних особей и преимущественного размножения других — явление, названное Дарвином естественным отбором.

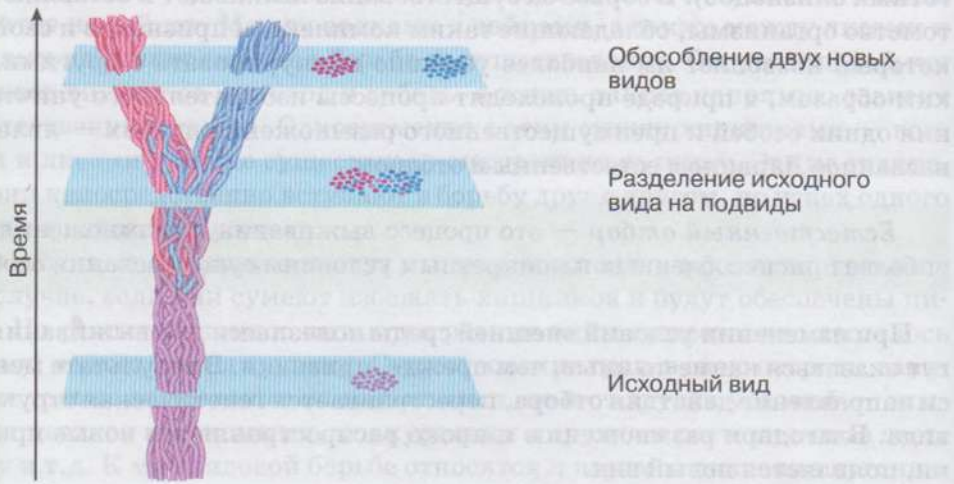
Естественный отбор — это процесс выживания и размножения наиболее приспособленных к конкретным условиям существования особей.

При изменении условий внешней среды полезными для выживания могут оказаться какие-то иные, чем прежде, признаки. В результате меняется направление действия отбора, перестраивается генетическая структура вида. Благодаря размножению широко распространяются новые признаки, появляется новый вид.

Следовательно, виды изменяются в процессе приспособления к условиям внешней среды. Движущей силой изменения видов, т.е. эволюции, является естественный отбор. Материалом для отбора служит наследственная (мутационная) изменчивость. Изменчивость, обусловленная прямым влиянием внешней среды на организмы (групповая, модификационная), не имеет значения для эволюции, поскольку по наследству не передаётся. Возникновение новых видов Дарвин представлял себе как длительный процесс накопления полезных индивидуальных изменений, увеличивающихся из поколения в поколение.

Механизм естественного отбора. Жизненные ресурсы (пища, места для размножения и пр.) всегда ограничены. Поэтому самая ожесточённая борьба за существование происходит между наиболее сходными особями. Напротив, между различающимися в пределах одного вида особями одинаковых потребностей меньше и конкуренция слабее. Поэтому несхожие особи имеют преимущество в оставлении потомства. С каждым поколением различия становятся всё более выраженными, а промежуточные формы, сходные между собой, вымирают. Так, из одного вида образуется два или несколько. Явление расхождения признаков, ведущее к видообразованию, Дарвин назвал *дивергенцией* (от *лат.* divergo — отклоняюсь, отхожу) (рис. 112). Понятие дивергенции Дарвин иллюстрирует примерами, имеющимися в природе. Конкуренция между четвероногими хищниками привела к тому, что часть их перешла на питание падалью, другие переселились в новые места обитания, из них некоторые сменили даже среду обитания — стали жить в воде или на деревьях и т.д.

Рис. 112. Дивергенция





а *б*

Рис. 113. Тёмные и светлые пяденицы: *а* — на светлых стволах, *б* — на тёмных

Причиной дивергенции могут стать и неодинаковые условия внешней среды в разных районах территории, занимаемой видом. Например, две группы особей какого-либо вида вследствие этого будут накапливать различные изменения. Возникает процесс расхождения признаков. Через определённое число поколений такие группы становятся разновидностями, а затем и самостоятельными видами. Процесс образования новых видов называется *микроэволюцией*.

В популяциях насекомых с полным превращением, помимо зелёных личинок, иногда появляются особи с более тёмной окраской тела. Возникает это вследствие случайных мутаций. Отбирающими наиболее приспособленных особей факторами являются естественные факторы среды. В данном случае — это птицы, которые склёвывают в первую очередь тёмноокрашенных гусениц, которые сильнее выделяются на фоне листвы, чем зелёные. Если гусениц поместить на более тёмную поверхность, то птицы будут склёвывать зелёных. Сказать о том, какие личинки насекомых более приспособлены к выживанию, можно только относительно цвета поверхности, на которой они находятся.

Ещё одним подобным примером могут служить бабочки берёзовой пяденицы. Среди них встречаются особи со светлыми и с тёмными крыльями. Светлая форма мало заметна на берёзе, в то время как мутантная тёмноокрашенная форма хорошо видна на ней (рис. 113, *а*). Тёмные бабочки пре-

имущественно склёвываются птицами. Ситуация меняется вблизи промышленных предприятий: копоть, покрывающая стволы деревьев, создаёт защитный фон для мутантов, в то время как светлая бабочка хорошо заметна (рис. 113, *б*).

Мутации и половой процесс создают генетическую неоднородность внутри вида. Их действие, как видно из приведённых примеров, ненаправленно. Эволюция же — процесс направленный, связанный с выработкой приспособлений по мере прогрессивного усложнения строения и функции животных и растений. Существует лишь один направленный эволюционный фактор — естественный отбор.

Факторами отбора служат условия внешней среды, точнее, весь комплекс абиотических и биотических условий среды. В зависимости от этих условий отбор действует в разных направлениях и приводит к неодинаковым эволюционным результатам.

Значение дарвинизма. Дарвин показал, что принцип естественного отбора объясняет возникновение всех без исключения основных характеристик органического мира: от признаков, свойственных крупным систематическим группам живых организмов, до мелких приспособлений. Теорией Дарвина завершились длительные поиски естествоиспытателей, которые пытались найти объяснение многим чертам сходства, наблюдаемым у организмов, относящихся к разным видам. Дарвин объяснил это сходство родством и показал, как идёт процесс образования новых видов, как происходит эволюция.

С общетеоретической точки зрения главное в учении Дарвина — это идея развития живой природы, противостоящая представлению о застывшем неизменяющемся мире. Признание учения Дарвина стало переломным моментом в истории биологических наук. Факты, накопленные в додарвиновский период развития биологии, получили новое освещение. Возникли новые направления в биологии — эволюционная эмбриология, эволюционная палеонтология и др.

Естественный отбор — результат борьбы за существование. Борьба за существование бывает межвидовая, внутривидовая и с неблагоприятными факторами среды.

Учение Дарвина служит естественно-научной основой для материалистического объяснения целесообразности строения живых организмов, происхождения и многообразия видов. Его труд явился одним из крупнейших достижений естествознания XIX в.



Запомните!

Естественный отбор. Борьба за существование: межвидовая, внутривидовая, борьба с неблагоприятными факторами среды. Дивергенция. Микроэволюция.



Проверьте свои знания

1. Что такое естественный отбор?
2. Почему в природе существует естественный отбор?
3. Что такое борьба за существование? Каковы её формы?
4. Какая форма борьбы за существование является наиболее напряжённой и почему?
5. Каким путём осуществляется дивергенция видов?
6. Что служит движущей силой изменения видов?



Подумайте!

1. Почему мутации являются материалом для естественного отбора?
2. Почему действие естественного отбора всегда имеет направленный характер?



§ 35. Вид. Критерии и структура вида

Вспомните. *Что изучают морфология, физиология, биохимия, география и генетика?*

Как вы думаете. *Что такое вид? Почему особи разных видов не скрещиваются между собой? Что означает понятие «элементарная единица эволюции»?*

В основе эволюционной теории Ч. Дарвина лежит представление о виде. Что же такое вид и насколько реально его существование в природе?

Вид — это совокупность особей, сходных по строению, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Все особи одного вида имеют одинаковый кариотип, сходное поведение и занимают определённый ареал распространения.

Вид, по современным представлениям, является генетически изолированной системой органической природы, и поэтому одна из важных характеристик вида — его ***репродуктивная изоляция***, т.е. существование механизмов, препятствующих притоку генов извне. Защищённость генофонда данного вида от притока генов других, в том числе близкородственных, видов достигается разными путями.

Фактором изоляции служат *предпочитаемые источники пищи*: особи кормятся в разных биотопах, и вероятность скрещивания между ними уменьшается. *Сроки размножения* у близких видов могут не совпадать. Если время размножения одно и то же, то не совпадают предпочитаемые *места размножения*. Например, самки одного вида лягушек мечут икру по берегам рек, а другого вида — в лужах. При этом случайное осеменение икры самцами другого вида исключается. У многих видов животных наблюдается строгий *ритуал поведения при спаривании*. Если у одного из потенциальных партнёров для скрещивания ритуал поведения отклоняется от видового, спаривания не происходит (рис. 114). Если всё же спаривание произойдёт, сперматозоиды самца другого вида не смогут проникнуть в яйцеклетку и яйца не оплодотворятся.

Рис. 114. Разные типы брачного поведения двух близких видов чаек



Однако иногда (при межвидовом скрещивании) оплодотворение всё же происходит. В этом случае образовавшиеся гибриды либо отличаются пониженной жизнеспособностью, либо оказываются бесплодными и не дают потомства. Известный пример — мул — гибрид лошади и осла (см. рис. 82). Будучи вполне жизнеспособным, мул бесплоден из-за нарушений мейоза: хромосомы отличаются по форме и не могут конъюгировать.

Скрещиванию особей разных видов препятствует ***пространственная изоляция***. Каждый вид занимает более или менее обширный *ареал* (от *лат.* area — область, пространство). Иногда он сравнительно невелик: для видов, обитающих в Байкале, он ограничивается этим озером. В других случаях ареал вида охватывает огромные территории. Так, чёрная ворона почти повсеместно распространена в Западной Европе. Восточная Европа и Западная Сибирь населены другим видом ворон — серой. Существование определённых границ распространения вида не означает, что все особи свободно перемещаются внутри ареала. Степень подвижности особей выражается расстоянием, на которое может перемещаться животное, т.е. *радиусом индивидуальной активности*. У растений этот радиус определяется расстоянием, на которое распространяются пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению. Для виноградной улитки радиус активности составляет несколько десятков метров, для северного оленя — более ста километров. Вследствие ограниченности радиусов активности лесные полёвки, обитающие в одном лесу, имеют не много шансов встретиться в период размножения с лесными полёвками, населяющими соседний лес. Травяные лягушки, мечущие икру в одном озере, изолированы от лягушек другого озера, расположенного в нескольких километрах от первого. В обоих случаях изоляция неполная, поскольку отдельные полёвки и лягушки могут мигрировать из одного места обитания в другое.

Перечисленные механизмы, предотвращающие обмен генами между видами, имеют неодинаковую эффективность, но в комплексе в природных условиях они создают непроницаемую генетическую изоляцию между видами. Следовательно, вид — реально существующая, генетически неделимая единица органического мира.

Критерии вида. Существует несколько критериев, по которым организмы объединяют в один вид.

Морфологический критерий заключается в сходстве внешнего и внутреннего строения организмов. С его помощью можно легко отличить друг от друга неблизкие виды. Например, кошка существенно отличается от собаки.

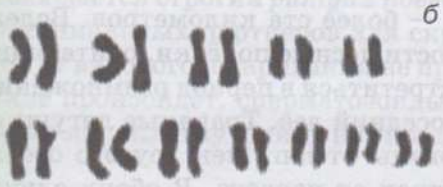
Генетический критерий. Иногда в природе существуют виды-двойники, существа, внешне похожие, но имеющие разный кариотип. В связи с этим скрещивание между ними невозможно (рис. 115). Каждый



а



б



в

Рис. 115. Виды-двойники. Насекомые-наездники *(а, б)*, имеющие разные кариотипы *(в)*: 2n = 10 и 2n = 14

вид имеет определённый набор хромосом, которые одинаковы и по количеству, и по форме, и по размерам у всех особей, к нему принадлежащих.

Физиологический критерий отражает сходство всех процессов жизнедеятельности (питания, дыхания, размножения и т.д.) у особей одного вида.

Биохимический критерий заключается в сходстве химического состава клеток и тканей организмов одного вида.

Экологический критерий касается особенностей взаимодействия организмов одного вида друг с другом, представителями других видов и факторами неживой природы.

Географический критерий определяет ареал распространения вида.

Для определения видовой принадлежности организма необходимо использовать все критерии в совокупности, потому что некоторые критерии у отдельных видов могут совпадать.

Особи любого вида распределены внутри видового ареала неравномерно. Участки территории с относительно высокой плотностью населения чередуются с участками, где численность вида низкая или особи данного вида совсем отсутствуют. Поэтому вид рассматривается как совокупность отдельных групп организмов — популяций.

Популяция — это совокупность особей данного вида, занимающих определённый участок территории внутри ареала вида, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций.

Реально вид существует в форме популяции. Генофонд вида представлен генофондами популяций. Популяция — это элементарная единица эволюции.

Вид — это основная таксономическая единица в систематике и целостная биологическая структура, которая репродуктивно изолирована от других подобных структур. Основной единицей вида является популяция. Эволюционные преобразования начинаются в популяции, поэтому её считают единицей эволюции.



Запомните!

Вид. Критерии вида: морфологический, генетический, физиологический, биохимический, экологический и географический. Ареал. Популяция. Изоляция: пространственная, репродуктивная.



Проверьте свои знания

1. Дайте определение вида.
2. Расскажите, какие биологические механизмы препятствуют обмену генами между видами.
3. В чём причина бесплодности межвидовых гибридов?
4. Что такое ареал вида?
5. От чего зависит величина радиуса индивидуальной активности организмов?
6. Назовите критерии вида.
7. Охарактеризуйте генетический критерий вида.
8. В чём различие морфологического и физиологического критериев вида?
9. Что представляет собой популяция? Дайте определение.
10. Опишите механизм возникновения популяции.



Подумайте!

1. Какой критерий вида является, по вашему мнению, самым главным? Объясните свою точку зрения.
2. Почему популяцию, а не вид считают элементарной единицей эволюции?



§ 36. Факторы эволюции

Вспомните. *Что такое изменчивость? Какая изменчивость называется мутационной?*

Как вы думаете. *В чём заключается роль мутаций в процессе эволюции? Что такое изоляция? Чем отличается географическая изоляция от экологической?*

Благодаря изучению генетических процессов в популяции живых организмов эволюционная теория получила дальнейшее развитие. Синтез классического дарвинизма и достижений генетики начала XX в. привёл к формированию современной ***синтетической теории эволюции***. Большой вклад в популяционную генетику внёс русский учёный Сергей Сергеевич Четвериков (1880—1959) (рис. 116). Он обратил внимание на насыщенность природных популяций рецессивными мутациями, а также на колебания частоты генов в популяциях в зависимости от действия факторов внешней среды и обосновал положение о том, что эти два явления — ключ к пониманию процессов эволюции.

Факторы эволюции, имеющие ненаправленный характер.

Наследственная (мутационная) изменчивость — это изменчивость, затрагивающая гены организма.

Мутационный процесс — постоянно действующий источник наследственной изменчивости. Гены мутируют с определённой частотой. Подсчитано, что в среднем одна гамета из 10 тыс. — 1 млн гамет несёт вновь возникшую мутацию в определённом локусе. Так как одновременно мутируют многие гены, то 10—15% гамет несут те или иные мутантные аллели. Поэтому природные популяции насыщены самыми разнообразными мутациями, которые чаще всего находятся в рецессивном состоянии. Благодаря комбинативной изменчивости они могут широко распространяться в популяциях. Большинство растений и животных гетерозиготны по многим генам. Дело в том, что в подавляющем большинстве случаев

гетерозиготные организмы лучше приспособлены, чем гомозиготные.



Рис. 116. С.С. Четвериков

Вернёмся к примеру с бабочкой берёзовой пяденицей. Казалось бы, светлоокрашенных бабочек, гомозиготных по рецессивному аллелю (аа), обитающих в лесу с тёмными стволами берёз, быстро должны уничтожить птицы, и единственной формой в данных условиях обитания должны стать тёмноокрашенные бабочки, гомозиготные по доминантному аллелю (АА). Но на протяжении длительного времени в закопчённых берёзовых лесах Южной Англии постоянно встречаются светлые бабочки берёзовой пяденицы. Оказалось, что гусеницы, гомозиготные по доминантному аллелю, плохо усваивают листья берёз, покрытые гарью и копотью, а гетерозиготные гусеницы растут на этом корме гораздо лучше. Следовательно, большая биохимическая гибкость гетерозиготных организмов приводит к их лучшему выживанию, и отбор действует в их пользу.

Таким образом, хотя большинство мутаций в данных конкретных условиях оказывается вредным и в гомозиготном состоянии мутации, как правило, снижают жизнеспособность особей, они сохраняются в популяциях благодаря отбору в пользу гетерозигот. Для понимания эволюционных преобразований важно помнить, что мутации, вредные в одних условиях, могут повышать жизнеспособность особей в других. Мутация, обусловливающая недоразвитие или полное отсутствие крыльев у насекомых, безусловно, вредна в обычных условиях, и бескрылые особи быстро вытесняются нормальными. Однако на океанических островах и горных перевалах, где дуют сильные ветры, такие насекомые имеют преимущество перед особями с нормально развитыми крыльями.

Таким образом, мутационный процесс, по мнению российского учёного С.С. Четверикова, — источник резерва наследственной изменчивости популяций. Поддерживая высокую степень генетического разнообразия популяций, он создаёт основу для действия естественного отбора.

Направленное изменение частоты генов в популяциях обусловлено действием естественного отбора. Но и близко расположенные, соседние популяции могут отличаться друг от друга столь же значительно, как и далеко расположенные. Это объясняется тем, что в популяциях ряд процессов приводит к ненаправленному случайному изменению частоты генов, или, другими словами, их генетической структуры.

Популяционные волны — колебания численности особей, составляющих популяцию.

В биоценозах часто наблюдаются периодические колебания численности популяций, связанные со взаимоотношениями типа «хищник — жертва». Усиленное размножение травоядных животных на основе увеличения кормовых ресурсов приводит, в свою очередь, к усиленному размножению хищников. Увеличение же численности плотоядных вызывает массовое уничтожение их жертв. Возникший вследствие этого недостаток кормовых ресурсов обусловливает сокращение численности хищников (рис. 117) и восстановление размеров популяций жертв.

При миграциях животных или растений на новом месте обитания поселяется незначительная часть исходной популяции. Генофонд вновь образованной популяции неизбежно отличается от частоты генов исходной.

Природные катастрофы — лесные или степные пожары, наводнения и т.п. — вызывают массовую неизбирательную гибель живых организмов, особенно малоподвижных форм (растения, моллюски, рептилии, земноводные и др.). Особи, избежавшие гибели, остаются в живых благодаря чистой случайности. В популяции, пережившей катастрофическое понижение численности, частоты аллелей будут иными, чем в исходной популяции.

Дрейф генов — процесс случайного, ненаправленного изменения частот аллелей в популяции.

В итоге генофонд оставшейся популяции будет существенно отличаться от генофонда исходной. Явление, при котором популяция проходит через период малой численности, называется *эффектом «бутылочного горлышка»* (рис. 118). Вслед за спадом численности начинается массовое размножение, начало которому даёт та немногочисленная группа, которая прошла через «горлышко». Генетический состав этой группы определит генетическую структуру всей популяции. При этом некоторые мутации могут совсем исчезнуть, а концентрация других может случайно резко повыситься.

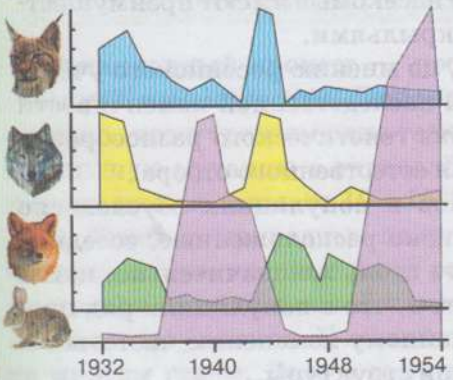
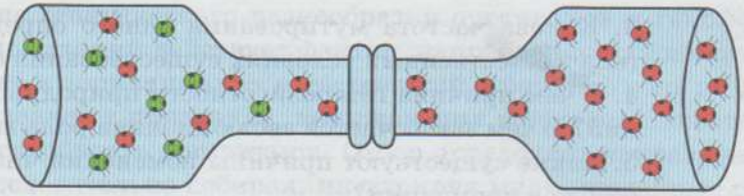


Рис. 117. Взаимосвязь колебаний численности популяций в системе «хищник — жертва»



Исходная популяция

Популяция, прошедшая через «бутылочное горлышко»

Рис. 118. Эффект «бутылочного горлышка» в популяции насекомых

Изоляция — это ограничение или полное отсутствие скрещиваний между особями разных популяций одного вида.

К изменениям частоты генов в популяциях приводит также ограничение обмена генами между ними вследствие *пространственной* (*географической*) изоляции. Реки служат преградой для сухопутных видов, горы и возвышенности изолируют равнинные популяции. При *экологической изоляции* скрещивание между разными популяциями становится невозможным, если организмы разделены препятствиями в пределах одного ландшафта. Например, обитатели одного пруда имеют мало шансов встретиться с обитателями другого. Эволюционное значение различных форм изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями.

Факторы эволюции: наследственная изменчивость, популяционные волны и изоляция изменяют генофонды популяций и обеспечивают их независимое существование. Действуя ненаправленно, они предоставляют разнообразный материал для естественного отбора.



Запомните!

Факторы эволюции: наследственная изменчивость, популяционные волны, изоляция (географическая, экологическая). Дрейф генов.



Проверьте свои знания

1. Какие популяционно-генетические закономерности выявил русский биолог С.С. Четвериков?
2. Назовите основные факторы эволюции.

3. Какова частота мутирования одного определённого гена в естественных условиях существования особей?
4. В чём причина гетерозиготности природных популяций? В чём заключается эволюционная роль мутаций?
5. Какие существуют причины изменения численности особей в популяции?
6. Что такое дрейф генов?
7. Какие процессы приводят к изменению частоты встречаемости генов в популяциях?
8. Объясните суть явления, которое называется эффектом «бутылочного горлышка».
9. Чем географическая изоляция отличается от экологической?



Подумайте!

1. Каково значение разнообразия генофондов популяций вида?
2. Почему разные популяции одного вида отличаются по частоте генов?
3. Почему мутации, популяционные волны и изоляция являются факторами эволюции, имеющими ненаправленный характер? В чём их отличие от естественного отбора?



§ 37. Формы естественного отбора

Вспомните. *Что такое борьба за существование и естественный отбор?*

Как вы думаете. *Как сохранились до наших дней некоторые виды древних животных и растений?*

На фоне генетического разнообразия организмов и генофондов различных популяций действует фактор, направленно изменяющий частоты аллелей в популяциях — естественный отбор. Его роль не сводится к отсеву отдельных признаков, понижающих жизнеспособность или конкурентоспособность организмов. Отбор определяет направление эволюции, последовательно собирая, интегрируя многочисленные случайные уклонения. Следует помнить, что реально в природе отбор сохраняет не отдельные признаки, а целые фенотипы, т.е. весь комплекс признаков, а значит, определённые комбинации генов, присущие данному организму.

В разных условиях существования действуют различные формы естественного отбора, приводящие к неодинаковым результатам.

Движущий отбор. Этот отбор способствует сдвигу среднего значения признака или свойства и приводит к появлению новой формы вместо уже существующей, переставшей соответствовать новым условиям. Движущая форма естественного отбора действует при постепенном изменении условий внешней среды (рис. 119).

Выше был рассмотрен пример с бабочкой берёзовой пяденицей. Распространение тёмноокрашенного мутанта этой бабочки — результат движущего отбора. Очень яркими примерами действия отбора в пользу признака, способствующего выживанию, может служить возникновение устойчивости животных к ядохимикатам. Например, среди серых крыс очень быстро распространилась устойчивость к яду, вызывающему кровотечение. Сейчас крысы без вреда для себя поедают отравленные приманки. К аналогичному результату привело использование ядохимикатов в сельском хозяйстве при борьбе с «вредными» насекомыми. После воздействия ядов выживают особи, случайно оказавшиеся к нему устойчивыми. Эти животные имеют преимущество в размножении, благодаря которому признак устойчивости распространяется и становится преобладающим среди особей данного вида.



Рис. 119. Движущая форма естественного отбора: *а*, *б*, *в* — последовательные изменения среднего значения признака



Рис. 120. И.И. Шмальгаузен

Изменение признака может происходить как в сторону его усиления, большей выраженности, так и в сторону ослабления, вплоть до полного исчезновения. Примерами утраты признака как результата действия движущего отбора могут служить редукция глаз у кротов, ведущих подземный образ жизни, или у пещерных животных, утрата крыльев у некоторых видов птиц и насекомых, редукция корней и листьев у растений-паразитов, пищеварительной системы у ленточных червей и многие другие.

Таким образом, ведущая роль в распространении новых признаков внутри данного вида при изменении условий внешней среды принадлежит движущей форме естественного отбора.

Стабилизирующий отбор действует в постоянных условиях среды. На значение этой формы отбора указал выдающийся русский учёный Иван Иванович Шмальгаузен (1884—1963) (рис. 120). Стабилизирующий отбор направлен на поддержание ранее сложившегося среднего признака или свойства: размеров тела или отдельных его частей у животных, размеров и формы цветка у растений, концентрацию гормонов или глюкозы в крови у позвоночных и т.д. Стабилизирующий отбор сохраняет приспособленность вида, устраняя резкие отклонения выраженности признака от средней нормы (рис. 121). Так, у насекомоопыляемых растений размеры и форма цветков очень устойчивы. Объясняется это тем, что цветки должны соответствовать строению и размерам тел насеко-

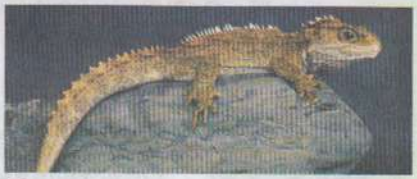


Рис. 121. Стабилизирующая форма естественного отбора

мых-опылителей. Шмель не способен проникнуть в слишком узкий венчик, хоботок бабочки не сможет коснуться слишком коротких тычинок у растений с очень длинным венчиком. В обоих случаях цветки, не вполне соответствующие строению опылителей, не образуют семян. Следовательно, гены, обусловившие отклонение от нормы, устраняются из генофонда вида. Стабилизирующая форма естественного отбора предохраняет сложившийся генотип от действия мутационного процесса. В относительно постоянных условиях внешней среды наибольшей приспособленностью обладают особи со средней выраженностью признаков, а резкие отклонения от средней нормы устраняются. Благодаря стабилизирующему отбору до наших дней сохранились «живые ископаемые» (рис. 122): кистепёрая рыба латимерия, предки которой были широко распространены в палеозойскую эру; представитель древних рептилий гаттерия, внешне похожая на крупную ящерицу, но не утратившая черты строения пресмыкающихся мезозойской эры; реликтовый таракан, мало изменившийся со времён каменноугольного периода; голосеменное растение гинкго, дающее представление о древних формах, вымерших в юрском периоде мезозойской эры (рис. 123). Североамериканский опоссум (рис. 124) сохраняет облик, характерный для животных, живших десятки миллионов лет назад.



а



б

Рис. 122. Древнейшие животные, сохранившиеся в современной фауне: *а* — латимерия, *б* — гаттерия

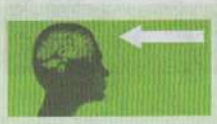
Рис. 123. Гинкго



Рис. 124. Североамериканский опоссум



Естественный отбор играет в природе творческую роль. Из многообразия ненаправленных, случайных наследственных изменений он отбирает и закрепляет только те, которые обеспечивают максимальное приспособление организмов к конкретным условиям существования. Движущая форма отбора приводит к появлению новых признаков, а стабилизирующая направлена на сохранение уже существующих.



Запомните!

Естественный отбор: движущий, стабилизирующий. Реликтовые виды.



Проверьте свои знания

1. Дайте определение естественного отбора.
2. На чём основывается действие естественного отбора?
3. Охарактеризуйте формы естественного отбора.
4. В каких условиях внешней среды действует каждая форма естественного отбора?
5. Каков результат действия движущей формы естественного отбора?
6. Приведите примеры действия стабилизирующей формы естественного отбора.



Подумайте!

1. В чём заключается причина появления устойчивости к ядохимикатам у микроорганизмов, вредителей сельского хозяйства и других организмов?
2. Какая из форм естественного отбора поддерживает относительное постоянство видов в природе?
3. В чём заключается творческая роль естественного отбора?




§ 38. Приспособленность организма к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора

Вспомните. *Что такое адаптация? Перечислите приспособления организмов, обитающих в засушливых, жарких условиях. Какие особенности имеют растения, произрастающие в тундре?*

Как вы думаете. *Чем скрывающая покровительственная окраска отличается от предостерегающей? Что такое мимикрия? Почему приспособленность не бывает абсолютной?*

Строение живых организмов очень тонко приспособлено к условиям существования. Любой видовой признак или свойство носят приспособительный характер, целесообразный в данной среде, в данных жизненных условиях.

Морфологические адаптации касаются особенностей внешнего строения организмов. Всем хорошо известен облик дельфина. Его движения в воде легки и точны. Самостоятельная скорость движения достигает 40 км/ч. Обтекаемая форма позволяет избежать образования завихрений потоков воды вокруг тела плывущего животного.

Подобная форма тела способствует быстрому передвижению и в воздушной среде. Маховые и контурные перья, покрывающие тело птицы, полностью сглаживают его форму. В результате по скорости передвижения птицы намного превосходят всех других животных. Например, сокол сапсан пикирует на свою жертву со скоростью до 290 км/ч. Птицы быстро двигаются даже в воде. Наблюдали антарктического пингвина, плывущего под водой со скоростью около 35 км/ч.

Подобные адаптации существуют и у растений. Например, в тундре растительность имеет стелющиеся или подушковидные формы, которые устойчивы к сильным ветрам, а зимой укрываются под снегом.

Приспособления организмов, позволяющие им быть постоянно готовыми к действиям различных факторов среды, в том числе биологических, относят к первичным адаптациям. Некоторые животные, избегая встречи с хищниками, строят различные убежища, а некоторые (черепахи, броненосцы, ежи)



Броненосец Черепаха Ёж

Рис. 125. Животные, имеющие защитные приспособления от хищников

надёжно защищены от нападения (рис. 125). У растений нередко образуются иглы и колючки, защищающие их от поедания травоядными животными (кактусы, шиповник, боярышник, облепиха и др.). Такую же роль играют ядовитые вещества, обжигающие волоски, например у крапивы. Кристаллы щавелевокислого кальция, накапливающиеся в шипах некоторых растений, предохраняют их от поедания гусеницами, улитками и даже грызунами.

Покровительственная окраска тоже служит средством защиты от врагов. Покровительственной называют любую окраску покровов тела, позволяющую организмам выжить в характерных для них условиях. Одной из форм такой окраски является скрывающая. Птицы, насиживающие яйца на земле, сливаются с окружающим фоном. Малозаметны и их яйца, имеющие пигментированную скорлупу, и вылупляющиеся из них птенцы (рис. 126). Защитный характер пигментации яиц подтверждается тем, что у видов, чьи гнёзда недоступны для врагов — крупных хищни-

Рис. 126. Покровительственная (скрывающая) окраска

Вальдшнеп Птенец серебристой чайки





Аргусов варан



Импала



Лев

Рис. 127. Покровительственная окраска животных саванн и полупустынь

ков, или у птиц, откладывающих яйца на скалах или закапывающих их в землю, покровительственная окраска скорлупы не развивается.

Гусеницы бабочек часто зелёные, под цвет листьев, или тёмные, под цвет коры или земли. Донные рыбы обычно окрашены под цвет песчаного дна (скаты, камбалы и др.). Однотонная покровительственная окраска свойственна как насекомым (саранча) и мелким ящерицам, так и крупным копытным (антилопы) и хищникам (лев) (рис. 127). Животные пустынь имеют, как правило, жёлто-бурую или песочно-жёлтую окраску.

Некоторые животные способны менять окраску путём перераспределения пигмента в покровах тела. Например, осьминоги, а из наземных животных — хамелеоны (рис. 128). Если фон среды не остаётся постоянным и зависит от сезона года, то некоторые животные меняют окраску на длительный период. Например, обитатели средних и высоких широт (песец,

Рис. 128. Животные, способные менять окраску тела

Осьминог



Хамелеон





Рис. 129. Покровительственная окраска животных Крайнего Севера

заяц, горностай, белая куропатка) зимой имеют белую окраску, что делает их незаметными на снегу (рис. 129).

Маскировка. У животных, ведущих скрытный, затаивающийся образ жизни, полезными оказываются приспособления, придающие им сходство с предметами окружающей среды (рис. 130). Причудливая форма тела у рыб, обитающих в зарослях водорослей, помогает им успешно скрываться от врагов. Сходство с предметами среды обитания широко распространено у насекомых. Известны жуки, своим внешним видом напоминающие лишайники; цикады, сходные с шипами тех кустарников, среди которых они живут. Насекомые-палочники похожи на небольшие бурые или зелёные веточки, а прямокрылые насекомые имитируют листья. Плоское тело имеют рыбы, ведущие придонный образ жизни.

Предостерегающая окраска. Однако нередко у животных наблюдается не скрывающая их окраска тела, а, напротив, привлекающая внимание, де-



Рис. 130. Маскировка в мире насекомых

маскирующая. Такая окраска свойственна ядовитым, обжигающим или жалящим насекомым: пчёлам, осам, жукам-нарывникам. Тлёвую коровку, очень заметную, птицы никогда не склёвывают из-за выделяемого насекомым ядовитого секрета (рис. 131). Яркую предупреждающую окраску имеют несъедобные гусеницы, многие ядовитые змеи. Они заранее предупреждают хищника о бесполезности и опасности нападения. Путём «проб и ошибок» хищники быстро приучаются избегать нападения на жертву с такой окраской.

Рис. 131. Тлёвая коровка



Мимикрия. Эффективность предостерегающей окраски явилась причиной очень интересного явления — *подражания* (мимикрии, от *греч.* mimos — ак-



Рис. 132. Муха-осовидка

тёр). Мимикрией называют сходство беззащитного или съедобного вида с одним или несколькими неродственными видами, хорошо защищёнными и обладающими предостерегающей окраской. С божьей коровкой размерами, формой тела и распределением пигментных пятен очень сходен один из видов тараканов. Некоторые съедобные бабочки подражают формой тела и окраской ядовитым бабочкам, мухи — осам (рис. 132). Возникновение мимикрии связано с накоплением под контролем естественного отбора мелких удачных мутаций у съедобных видов в условиях их совместного обитания с несъедобными.

Подражание окраски скорлупы яиц наблюдается в случае гнездового паразитизма у птиц. Обыкновенная кукушка, как известно, сама не насиживает яиц, а откладывает их в гнёзда птиц других видов. Яйца кукушки настолько похожи на яйца вида-хозяина, что самка не может различить их и насиживает вместе со своими.

Поведенческие адаптации. Для выживания организмов в борьбе за существование большое значение имеет приспособительное поведение. Помимо затаивания, запугивания и демонстрации силы при приближении врага существует много других вариантов поведения, обеспечивающего выживаемость взрослых особей или молоди. Сюда относится запасание корма на неблагоприятный сезон года, что особенно присуще грызунам. Например, полёвка-экономка, распространённая в таёжной зоне, собирает зёрна злаков, сухой травы и корешков до 10 кг за сезон. Запасы кормов делают и хищные животные. Норка и некоторые хорьки запасают лягушек, ужей и мелких зверьков.

Примером приспособительного поведения служит и время наибольшей активности. В пустынях многие животные выходят на охоту ночью, когда спадает зной.

Особенно большое значение имеют адаптации, связанные с продолжением рода. Брачное поведение, выбор партнёра, создание семьи, забота о потомстве — врождённые видовые особенности поведения (рис. 133). Защита потомства от врагов может проявляться в разной форме. Многие рыбы охраняют икру, откладываемую между камнями, активно отгоняя и кусая приближающихся возможных врагов. Азовские и каспийские бычки откладывают икру в ямки, вырытые в дне, и охраняют её затем в течение всего развития. Многие рыбы вынашивают икру во рту или даже в желудке. Существуют виды лягушек, у которых икринки развивают-



Капские олуши



Императорские пингвины

Рис. 133. Брачное поведение и забота о потомстве у птиц

ся в специальной выводковой сумке на спине или в голосовых мешках самца.

Наивысшей степени развития достигают формы поведения у млекопитающих животных. Это проявляется в отношении к детёнышам. Звери не только кормят своё потомство, но и обучают. Ещё Дарвин отмечал, что хищные звери учат своих детёнышей избегать опасностей, в том числе охотников.

Физиологические адаптации. Соответствующая форма и окраска тела, целесообразное поведение обеспечивают успех в борьбе за существование только тогда, когда эти признаки сочетаются с приспособленностью процессов жизнедеятельности к условиям обитания, т.е. с физиологической адаптацией. Без такой адаптации невозможно поддержание устойчивого обмена веществ в организме в постоянно колеблющихся условиях внешней среды.

У амфибий большое количество воды теряется через кожу. Однако многие их виды проникают даже в пустыни и полупустыни. Их выживание в условиях недостатка влаги обеспечивается целым рядом приспособлений. Например, пустынные лягушки охотятся только ночью, когда влага конденсируется на почве и на растительности, а днём укрываются в норах грызунов. Их личинки развиваются во временных водоёмах очень быстро, в сжатые сроки, совершая метаморфоз.



Рис. 134. Зимняя окраска зайца

Разнообразные механизмы физиологической адаптации к неблагоприятным условиям выработали птицы и млекопитающие. Многие пустынные животные перед наступлением засушливого сезона накапливают много жира потому, что при его окислении образуется вода.

У человека плохо регулируется солевой обмен, и поэтому он не может долго обходиться без пресной воды, но рептилии и птицы, проводящие большую часть жизни в морских просторах и пьющие морскую воду, приобрели специальные железы, позволяющие им быстро избавляться от избытка солей.

Очень интересны приспособления, развивающиеся у ныряющих животных. Многие из них могут сравнительно долго обходиться без доступа кислорода. Например, тюлени ныряют на глубину 100—200 и даже 600 м и находятся под водой 40—60 мин. Делать это им позволяет большое количество особого пигмента, находящегося в мышцах,— миоглобина, который способен связать в 10 раз больше кислорода, чем гемоглобин.

Относительный характер приспособленности организмов. Ни один из приспособительных признаков не обеспечивает абсолютной безопасности для их обладателей. Благодаря предостерегающей окраске пчёл и ос большинство птиц их не трогает, однако есть виды, которые едят и их, и их подражателей. Ёж и птица-секретарь поедают ядовитых змей. Панцирь наземных черепах надёжно защищает их от многих врагов, но хищные птицы поднимают их в воздух и разбивают о землю. Белого зайца не видно зимой на снегу, но он хорошо заметен на фоне тёмных стволов или сухой травы, если первый снег растает (рис. 134).

Любые приспособления целесообразны только в обычной для вида обстановке. При изменении условий среды они оказываются бесполезными или вредными для организма. Постоянный рост резцов грызунов — очень важная особенность, но лишь при питании твёрдой пищей. Если крысу держать на мягкой пище, резцы, не изнашиваясь, вырастают до таких размеров, что питание становится невозможным.

Любая особенность строения и функционирования организма является приспособлением к условиям окружающей его среды. Целесообразность адаптаций имеет относительный характер, так как они оказываются полезными только в тех условиях, под действием которых сформировались.



Запомните!

Адаптации: морфологические, поведенческие, физиологические. Покровительственная окраска: скрывающая, предостерегающая. Маскировка. Мимикрия. Относительный характер приспособленностей.



Проверьте свои знания

1. Что такое адаптация?
2. Какие адаптации организмов являются морфологическими? Приведите примеры.
3. Какая окраска тела животных получила название покровительственной? Приведите примеры.
4. Какую роль играет яркая, демаскирующая окраска некоторых видов животных?
5. В чём сущность явления мимикрии?
6. Что такое физиологическая адаптация? Приведите примеры.
7. Каким образом осуществляется приспособление к отсутствию воды у обитателей пустынь?
8. Как возникает физиологическая адаптация и что лежит в ее основе?



Подумайте!

1. Распространяется ли действие естественного отбора на поведение животных? Обоснуйте свой ответ.
2. Почему у видов животных, заботящихся о потомстве, число потомков уменьшается? Приведите примеры.
3. Как вы думаете, почему у млекопитающих наиболее перспективным направлением развития явилась забота о детёнышах, а не увеличение численности потомства?
4. Почему приспособления носят относительный характер?

ЗАДАНИЕ

Составьте и заполните таблицу «Приспособления организмов различных сред обитания».

Это интересно!

1. Роющие грызуны (слепыши и др.) накапливают кусочки корней дуба, жёлуди, картофель, степной горошек в количестве до 14 кг за лето. Большая песчанка, живущая в пустынях Средней Азии, в начале лета срезает траву и затаскивает её в норы или оставляет на поверхности в виде стожков. Корм этот используется во второй половине лета, осенью и зимой. Речной бобр собирает обрубки деревьев, ветки и пр., которые складывает в воду возле своего жилища. Склады эти могут достигать объёма 20 м^3.

2. Все особенности строения и поведения кошки целесообразны для хищника: мягкие подушечки на пальцах и втягивающиеся когти, делающие походку бесшумной; огромный зрачок и высокая чувствительность сетчатки, позволяющие видеть почти в полной темноте; тонкий слух и подвижные ушные раковины, дающие возможность точно определять местонахождение жертвы; способность длительное время выжидать появления добычи и совершать молниеносный прыжок, а также острые зубы, удерживающие и разрывающие жертву.

3. У членистоногих и низших позвоночных образующиеся личинки ведут самостоятельный образ жизни и не зависят от родителей. Но в некоторых случаях забота родителей о потомках проявляется в форме обеспечения их пищей. Знаменитый французский естествоиспытатель Ж.А. Фабр впервые описал такое поведение у одиночных ос. Осы нападают на жуков, пауков, сверчков, богомолов, гусениц различных бабочек, обездвиживают их, погружая жало точно в нервные узлы, и откладывают на них яйца.



§ 39. Главные направления эволюции

Вспомните. *Какие выделяют уровни организации живой природы? Перечислите классы хордовых животных в порядке усложнения их организации.*

Как вы думаете. *В чём различие между понятиями «микроэволюция» и «макроэволюция»? Что такое биологический прогресс?*

Приобретение популяциями под действием естественного отбора разнообразных приспособлений не только способствует их выживанию в какой-то определённой среде. Новые признаки и свойства могут стать причиной освоения популяциями одного вида новых мест обитания, новых источников питания и т.д. Генетическое разнообразие популяций служит основой ***микроэволюции***, оно важно для формирования новых, иногда многочисленных близкородственных видов.

Показатель хорошей приспособленности группы организмов — её высокая численность, широкий ареал и большое количество подчинённых систематических групп. Систематическая группа (вид, род, семейство и т.д.) находится в состоянии процветания, или ***биологического прогресса***, если в неё входит значительное число дочерних форм. Например, внутри отряда есть многочисленные семейства, а внутри семейства отдельные роды характеризуются большим числом входящих в них видов.

Отсутствие необходимого уровня приспособленности приводит к ***биологическому регрессу*** — уменьшению численности, сокращению ареала, снижению числа систематических групп более низкого ранга. Биологический регресс чреват опасностью вымирания.

Макроэволюция — это эволюция крупных систематических групп (надвидового ранга), появление из видов новых родов, новых семейств, классов и типов.

Главные направления эволюции. Ч. Дарвин считал, что естественный отбор не обязательно ведёт к повышению организации. Адаптационные изменения, благоприятные для выживания популяции, могут быть направлены на специализацию, в результате которой группа организмов устраняется от конкуренции. Приобретение специальных приспособлений к ограниченным условиям среды не меняет уровня организации, но способствует процветанию вида. В некоторых случаях оказывается выгодным переход к сидячему образу жизни, пассивному питанию или паразитизму.

В соответствии с разнообразными преобразованиями строения организмов в процессе эволюции выделяют три главных направления, каждое из которых ведёт к биологическому прогрессу: ароморфоз (морфофизиологический прогресс), идиоадаптация и общая дегенерация.

Ароморфоз (от *греч.* airō — поднимаю, morphōsis — образец, форма) — это крупное эволюционное преобразование в строении, которое приводит к усложнению организации, поднимает её на более высокий уровень.

Изменения в строении животных в результате ароморфоза не являются приспособлениями к каким-либо специальным условиям среды, они носят общий характер и дают возможность организмам расширить использование условий внешней среды (новые источники пищи, новые места обитания). Например, появление челюстей у позвоночных обеспечило переход этих животных от пассивного питания к активному. Появление скелета как места прикрепления мышц и замена пластов гладкой мускулатуры у червей на пучки поперечнополосатой у членистоногих повысили подвижность животных. Появление сердца у рыб и разделение артериального и венозного кровотока у птиц и млекопитающих обеспечили снабжение тканей кислородом. Все эти изменения, не будучи частными приспособлениями к конкретным условиям среды, повышают интенсивность жизнедеятельности животных, уменьшают их зависимость от условий существования. Общая черта ароморфозов заключается в том, что они сохраняются при дальнейшей эволюции и приводят к возникновению новых крупных систематических групп — классов, типов, некоторых отрядов, т.е. участвуют в макроэволюции.

Идиоадаптация (от *греч.* idios — особенность) — приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации.

После возникновения ароморфозов, и особенно при выходе группы животных в новую среду обитания, начинается приспособление отдельных популяций к условиям существования именно путём идиоадаптации. Так, класс птиц в процессе расселения по суше дал громадное разнообразие форм. Рассматривая строение колибри, воробьёв, канареек, орлов, чаек, попугаев, пеликанов, пингвинов и т.д., можно прийти к выводу, что все различия между ними сводятся к частным приспособлениям, хотя основные черты строения у всех птиц одинаковы.

К разным видам идиоадаптации относятся покровительственная окраска животных, колючки растений, плоская форма тела скатов и камбал. В зависимости от условий обитания и образа жизни многочисленным преобразованиям подвергается пятипалая конечность млекопитающих. Например, формы конечностей у представителей отряда насекомоядных роющего крота и хорошо плавающей выхухоли существенно отличаются друг от друга.

Крайняя степень приспособления к очень ограниченным условиям существования носит название *специализации*. Переход к питанию только одним видом пищи, обитание в очень однородной и постоянной среде (например, в пещерах) приводят к тому, что вне этих условий организмы жить


Колибри


Хамелеон


Муравьед

Рис. 135. Специализация животных

не могут. Таковы колибри, питающиеся только нектаром тропических цветков (рис. 135), муравьеды, специализация которых тоже обусловлена ограниченным родом пищи, хамелеоны, приспособленные к обитанию на тонких ветвях деревьев. Эти организмы очень уязвимы. Специализация подавляет эволюционные возможности группы и при быстром изменении условий среды приводит к вымиранию.

Общая дегенерация — это направление эволюции, позволяющее достигнуть биологического процветания через упрощение организации.

Упрощение организации — морфофизиологический регресс — ведёт к исчезновению органов, необходимых для активной жизни. Общая дегенерация как путь биологического прогресса наблюдается у многих форм и связана главным образом с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни. Виды, перешедшие к паразитизму, резко отличаются от свободноживущих. У растений-паразитов атрофируются корни, листья. Нередко утрачивается способность к фотосинтезу, и такое растение целиком существует за счёт хозяина. У животных, например ленточных червей (рис. 136), редуцируются органы чувств, пищеварительная система, упрощается строение нервной системы. Взамен у них развиваются различные частные приспособления — присоски, прицепки, способствующие удержанию в кишечнике хозяина. Наиболее прогрессивного развития у паразитов достигает половая система. Плодовитость паразитов чрезвычайно велика. Бычий цепень, паразитирующий в кишечнике чело-

Рис. 136. Присоски ленточных червей

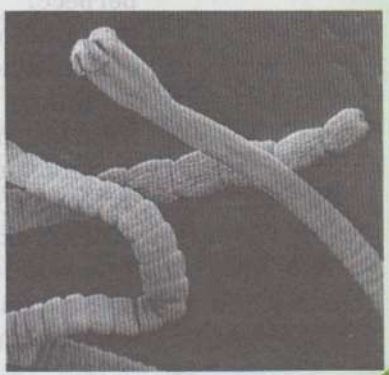




Рис. 137. Асцидия

века, за свою жизнь (18—20 лет) производит около 11 млрд яиц. Защищённость телом хозяина и высокая плодовитость обеспечивают их широкое распространение и биологическое процветание.

Переход к сидячему образу жизни и пассивному питанию, например у асцидий (рис. 137), сопровождается упрощением организации и устранением от конкуренции с другими видами, что также ведёт к процветанию.

Микроэволюция — процесс образования новых видов. Виды в природе находятся в состоянии биологического прогресса или регресса. Макроэволюция — надвидовая эволюция, которая ведёт к образованию из видов новых родов, семейств, классов и типов. Главные направления эволюции, ведущие к биологическому прогрессу, — ароморфоз, идиоадаптация и общая дегенерация.



Запомните!

Микроэволюция. Макроэволюция. Биологический прогресс. Биологический регресс. Направления прогрессивной эволюции: ароморфоз, идиоадаптация, общая дегенерация. Специализация.



Проверьте свои знания

1. К каким биологическим последствиям приводит приобретение популяциями и видами новых приспособлений?
2. Что такое биологический прогресс и биологический регресс?
3. Какие основные направления эволюции организмов существуют?
4. Какое направление биологической эволюции поднимает группу организмов на более высокую ступень организации?
5. Приведите примеры ароморфозов.
6. Что такое идиоадаптация?
7. В чём недостаток специализации организмов?
8. Как изменяется строение организмов при переходе к паразитизму?



Подумайте!

1. В чём состоит отличие морфофизиологического прогресса от биологического?
2. Примером какого направления эволюции является отсутствие конечностей у змей? Приспособленность птиц к полёту? Появление проводящих тканей у первых наземных растений?



§ 40. Доказательства эволюции органического мира

Вспомните. *Что такое дивергенция? Что изучают палеонтология и эмбриология? Какие органы называют рудиментарными? Что такое онтогенез и филогенез?*

Как вы думаете. *Что такое конвергенция? Чем отличаются гомологичные органы от аналогичных?*

Важным результатом эволюции является возникновение новых видов. Процесс микроэволюции протекает в исторически короткие сроки и доступен наблюдению учёных. Макроэволюция — очень длительный процесс, и в течение жизни одного или даже нескольких поколений исследователей наблюдать её непосредственно не представляется возможным. Есть, однако, факты, неоспоримо свидетельствующие о том, что она существует.

Сравнительно-анатомические доказательства основаны на выявлении общих и отличных морфологических и анатомических особенностей строения различных групп организмов. Своеобразие этих особенностей приобретается в процессе *дивергенции* и имеет некоторую единую основу в виде генофонда родственных форм. Конечности всех групп четвероногих наземных позвоночных хотя и отличаются друг от друга, но имеют единый план строения и являются пятипалыми (рис. 138).

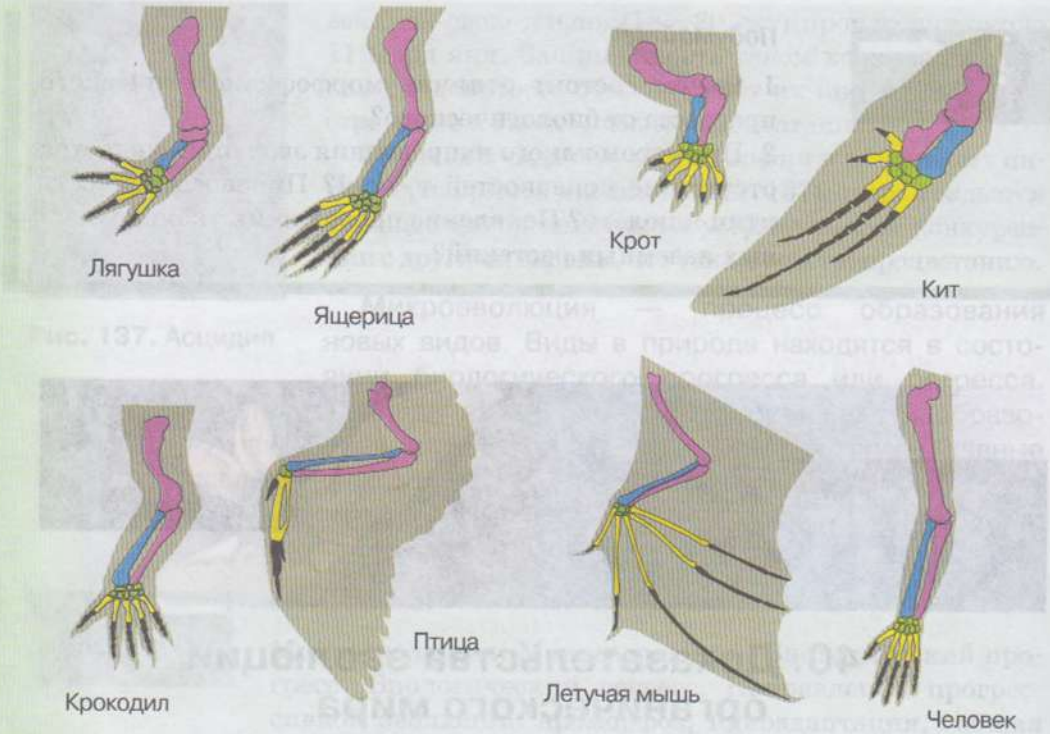


Рис. 138. Гомология передних конечностей

Гомологичные органы — это органы, имеющие сходное строение и общее происхождение независимо от выполняемой ими функции.

Примерами гомологичных органов у растений являются усики гороха, иглы барбариса, колючки кактуса — всё это видоизменённые листья. Корневище ландыша, клубни картофеля, донце репчатого лука (подземные побеги) тоже гомологичны друг другу.

В одинаковых условиях существования животные, относящиеся к разным систематическим группам, могут приобретать сходное строение. Это происходит при выполнении одинаковых функций и ограничивается лишь органами, непосредственно связанными с одними и теми же факторами среды. Например, внешне очень похожи хамелеоны и лазающие агамы, обитающие на ветвях деревьев, хотя они относятся к разным подотрядам.

Конвергенция — схождение признаков у организмов разных систематических групп, обитающих в сходных условиях.

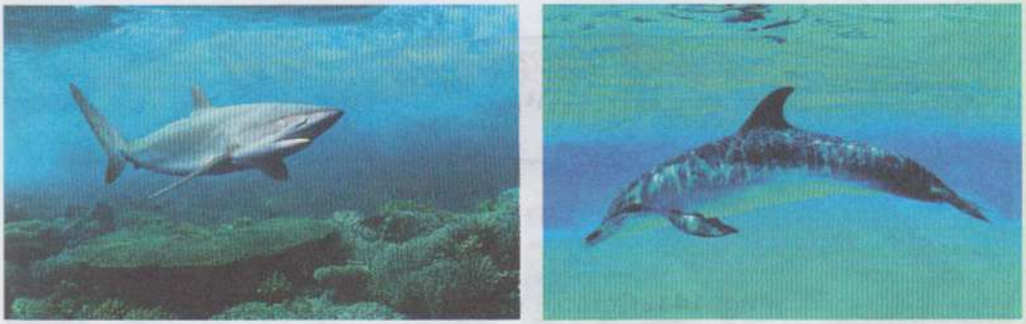


Рис. 139. Конвергенция

Среди позвоночных животных конвергентное сходство обнаруживают морские млекопитающие и рыбы (рис. 139). Одинаковый образ жизни сумчатых и плацентарных млекопитающих привёл их независимо друг от друга к подобию многих черт строения. Сходны между собой европейский и сумчатый кроты, сумчатый летун и белка-летяга. Однако исторически сложившаяся организация животного никогда не подвергается конвергенции. Схождение признаков затрагивает в основном лишь те органы, которые непосредственно связаны со сходными приспособлениями к условиям среды.

Конвергенция наблюдается и у групп животных, далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении. У организмов, обитающих в воздухе, имеются крылья и другие приспособления для полёта (рис. 140). Но крылья птицы и летучей мыши — изменённые конечности, а крылья бабочки — выросты стенки тела.

Аналогичные органы — это органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различное строение и происхождение.

Рис. 140. Крылья птицы и стрекозы

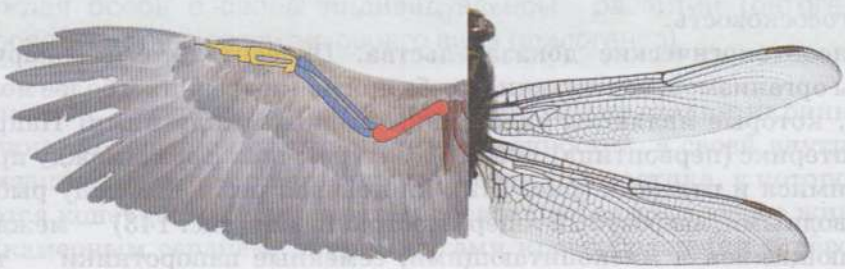




Рис. 141. Остатки тазового пояса у кита

В процессе эволюции физиологическое совершенствование неродственных организмов осуществляется сходными путями на базе негомологичных структур.

Об общности происхождения живых форм свидетельствует наличие рудиментов и атавизмов.

Рудименты — это органы, утратившие своё значение в ходе эволюции, но всё ещё сохранившиеся у организмов.

Они закладываются в ходе эмбрионального развития, но в дальнейшем перестают развиваться и остаются у взрослых форм в недоразвитом состоянии. Например, задние конечности кита, скрытые внутри тела, доказывают его наземное происхождение (рис. 141). У двукрылых насекомых задняя пара крыльев рудиментарна и превращена в жужжальца. У человека насчитывается до 90 рудиментов: аппендикс, копчиковый отдел позвоночника, остаток третьего века, ушная раковина и др.

Атавизмы — это признаки, характерные для далёких предков, отсутствующие у современных организмов данного вида, но иногда появляющиеся в потомстве.

К известным атавизмам человека относят хвостатость, волосатость и многососковость.

Палеонтологические доказательства. Палеонтологами обнаружены формы организмов, сочетающие в себе признаки древних и более молодых групп, которые являются связующим звеном между ними. Например, археоптерикс (первоптица) — это *промежуточная форма* между пресмыкающимися и птицами (рис. 142), кистепёрая рыба — между рыбами и земноводными, зверозубый ящер иностранцевия (рис. 143) — между пресмыкающимися и млекопитающими, семенные папоротники — между



Рис. 142. Археоптерикс



Рис. 143. Иностранцевия

споровыми и семенными растениями. Учёными также выстроены *филогенетические (палеонтологические) ряды*, отражающие ход эволюции организмов, связанных между собой родством. Например, филогенетический ряд лошади показывает её постепенное изменение в процессе филогенеза (рис. 144).

Эмбриологические доказательства. На ранних стадиях развития эмбрионов представителей разных классов в пределах типа наблюдается сходство (рис. 145). Например, у зародышей животных типа Хордовые независимо от класса наблюдается хорда, 1 круг кровообращения, 2-камерное сердце, жаберное дыхание. Ещё К. Бэр отмечал это в своём ***законе зародышевого сходства.*** На более поздних стадиях эмбрионального развития это сходство утрачивается, и начинают развиваться наиболее специализированные признаки таксона, вплоть до индивидуальных признаков особи. Это доказывает происхождение всех хордовых от одного общего ствола.

Основываясь на множестве таких фактов, Мюллер и Геккель во второй половине XIX в. сформулировали ***биогенетический закон:***

Каждая особь в своём индивидуальном развитии (онтогенезе) повторяет историю развития своего вида (филогенез).

Например, лягушка в своём развитии проходит стадии икринки, головастика, который сначала не имеет конечностей, а своей внутренней организацией мало отличается от рыб, затем головастика, у которого появляются конечности, и лишь затем превращается во взрослое животное с трёхкамерным сердцем, двумя кругами кровообращения и лёгочным

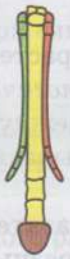
Эпоха	Род, внешний вид и высота в холке	Кости правой передней ноги	Образ жизни и изменения в строении тела
Современная эпоха и плейстоцен	Лошади  До 1,6 м		Приспособлены к жизни в сухих степях. Пястье и плюсневые кости удлинены. Расширенная 3-я фаланга покрыта роговым копытом (видоизменённый коготь). Скорость бега велика
Миоцен	Меригиппус  До 1 м		Обитал на твёрдых почвах прерий в условиях повышенной сухости. Редукция 2-го и 4-го пальцев, при движении опора на 3-й палец. Пястные и плюсневые кости удлинены
Олигоцен	Мезогиппус  До 0,5 м		Обитал в сухих лесах и прериях. Хорошо различимы только 3 пальца. 3-й палец сильно увеличен
Эоцен	Эогиппус  Примерно 0,4 м		Обитал на мягкой почве вблизи водоёмов и питался сочной растительностью. 4 пальца на передних и 3 на задних ногах увеличивали площадь опоры. Скорость движения была невелика

Рис. 144. Эволюция лошади

дыханием. Исторически на планете первыми появились одноклеточные (соответствие стадии икринки), гораздо позднее — рыбы, которые являются наиболее примитивными позвоночными животными. Бесхвостые амфибии были одними из первых хордовых, заселивших поверхность суши.

К общим правилам эволюции групп организмов относится ***правило её необратимости.*** Так, если на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии не могут дать вновь начало амфибиям. Вернувшиеся в воду наземные позвоночные (среди рептилий — ихтиозавры, среди млекопитающих — киты) не стали рыбами. Предыдущая история развития для любой группы организмов не проходит бесследно, и приспособление к среде, в которой когда-то обитали предки, осуществляется уже на иной генетической основе.



Рис. 145. Эмбрионы позвоночных:
а — рыбы,
б — саламандры,
в — черепахи,
г — крысы,
д — человека

Существуют доказательства макроэволюции: сравнительно-анатомические, палеонтологические и эмбриологические, на основании которых можно сделать вывод о единстве развития органического мира.



Запомните!

Дивергенция. Гомологичные органы. Конвергенция. Аналогичные органы. Рудименты. Атавизмы. Промежуточные формы. Филогенетические ряды. Биогенетический закон. Закон зародышевого сходства. Необратимость эволюции.



Проверьте свои знания

1. Раскройте суть понятий «микроэволюция» и «макроэволюция».
2. Какие доказательства макроэволюции существуют?

3. На чём основаны сравнительно-анатомические доказательства макроэволюции?
4. Что такое дивергенция? К образованию каких органов она приводит?
5. Что такое конвергенция? Приведите примеры конвергентной эволюции.
6. Какие органы называются аналогичными? Приведите примеры.
7. Какие доказательства макроэволюции называются палеонтологическими? Приведите примеры.
8. Кем сформулирован биогенетический закон? На чём он основан?
9. Кто сформулировал закон зародышевого сходства? В чём суть этого закона?
10. В чём заключается сущность правила необратимости эволюции?



Подумайте!

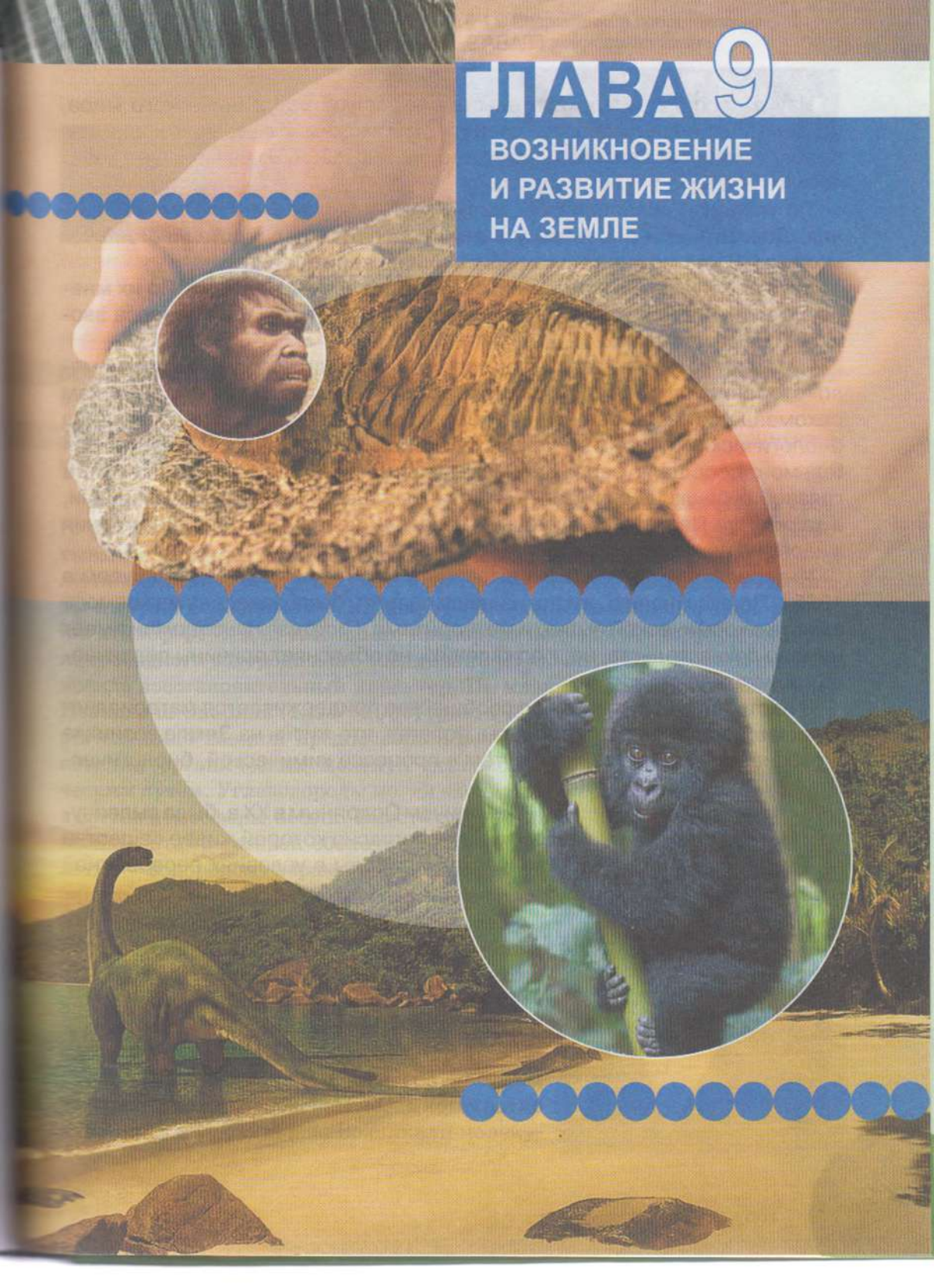
1. Почему существование макроэволюции требует доказательств?
2. Дайте определения понятий «рудименты» и «атавизмы». В чём сходство и различие этих понятий?
3. На каком основании археоптерикса и иностранцевию считают переходными формами?

Это интересно!

В ходе эмбрионального развития птиц и млекопитающих, включая человека, появляются жаберные щели в глотке и соответствующие им перегородки. Факт закладки частей жаберного аппарата у зародышей наземных позвоночных объясняется их происхождением от рыбообразных предков, дышащих жабрами. Строение сердца человеческого зародыша в ранний период формирования напоминает строение этого органа у рыб: оно с одним предсердием и одним желудочком. У беззубых китов в эмбриональном периоде появляются зубы, которые впоследствии не прорезываются, а разрушаются и рассасываются.

ГЛАВА 9

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ



Наука располагает доказательствами эволюции органического мира, но, как появилась жизнь на планете, мы можем только предполагать. Человечество создало множество теорий и выдвинуло не меньшее количество гипотез по этому вопросу.

По мнению креационистов, жизнь возникла в результате *акта творения*. Доказать или опровергнуть эту концепцию не представляется возможным. В неё можно только верить или не верить.

Есть среди учёных и сторонники гипотезы *вечности жизни*. По их мнению, жизнь никто никогда не создавал, она была всегда, а процесса эволюции не существует.

Гипотеза *самопроизвольного зарождения* долгое время имела немало сторонников. Парацельс вполне серьёзно давал своим ученикам рекомендации по выращиванию гомункулюса (маленького человечка) из биологических жидкостей человека, а видный фламандский учёный Ван Гельмонт сообщал о зарождении мышей в тёмном шкафу из зерна и пота грязной рубашки. Однако опыты Франческо Реди, Ладзаро Спалланцани, а также Луи Пастера убедительно доказали невозможность зарождения живого из неживого.

Интересная гипотеза была выдвинута Сванте Августом Аррениусом в 1895 г. По его мнению, жизнь на нашу планету была занесена из космоса вместе с космической пылью и метеоритами. Гипотеза *панспермии* имеет немало доказательств, но, к сожалению, не объясняет причины первичного происхождения жизни.

В настоящее время научное сообщество придерживается материалистических взглядов на эти вопросы, полагая, что жизнь на Земле возникла и развивается естественным путём в процессе химической, биологической и социальной эволюции.

Академиком Александром Ивановичем Опариным в XX в. была выдвинута гипотеза *биохимической эволюции*, согласно которой живое вещество возникло из веществ неорганической природы в условиях первобытной планеты.



§ 41. Современные представления о возникновении жизни

Вспомните. *Какие вещества являются неорганическими? Перечислите известные вам органические вещества.*

Как вы думаете. *Что такое химическая эволюция? В чём суть эксперимента, который был осуществлён Стенли Миллером?*

Абиогенный синтез органических соединений. На первых этапах своего формирования Земля имела очень высокую температуру. По мере остывания планеты тяжёлые элементы перемещались к её центру, а более лёгкие соединения (H_2, CO_2, CH_4 и др.) оставались на поверхности. Металлы и другие способные к окислению элементы соединялись с кислородом, и в атмосфере Земли свободного кислорода не было. Атмосфера состояла из свободного водорода и его соединений (H_2O, CH_4, NH_3, HCN) и поэтому носила восстановительный характер. По мнению академика Александра Ивановича Опарина (1894—1980) (рис. 146), это служило важной предпосылкой возникновения органических молекул небиологическим путём. Углеводороды могли входить и в состав атмосферы Земли. Вместе с другими компонентами газовой оболочки нашей планеты — водородом, парами воды, аммиаком, синильной кислотой и другими веществами — они подвергались воздействию различных источников энергии: жёсткому, близкому к рентгеновскому, ультрафиолетовому излучению Солнца, высокой температуре в области грозовых разрядов и в районах активной вулканической деятельности. В результате этого простейшие компоненты атмосферы вступали во взаимодействие, многократно изменяясь и усложняясь. Возникали молеку-



Рис. 146. А.И. Опарин

лы сахаров, аминокислот, азотистые основания, органические кислоты и другие органические соединения.

В 1953 г. американский учёный Стенли Миллер экспериментально доказал возможность таких превращений. Пропуская электрический разряд через смесь H_2, H_2O, CH_4 и NH_3, он получил набор из нескольких аминокислот и органических кислот (рис. 147).

В дальнейшем подобные эксперименты проводились во многих странах, при этом использовались различные источники энергии, всё более точно воссоздавались условия первобытной Земли. Было установлено, что абиогенным путём при отсутствии кислорода могут быть синтезированы очень многие простые органические соединения, входящие в состав биологических полимеров — белков, нуклеиновых кислот и полисахаридов.

Возможность абиогенного синтеза органических соединений доказывается и тем, что они обнаружены в космическом пространстве. Речь идёт о цианистом водороде (HCN), формальдегиде, муравьиной кислоте, этиловом спирте и других веществах. В некоторых метеоритах обнаружены жирные кислоты, сахара, аминокислоты. Всё это свидетельствует о том, что достаточно сложные органические соединения могли возникать чисто химическим путём в условиях, существовавших на Земле примерно 4—4,5 млрд лет назад.

Образование биологических полимеров и коацерватов. По мере остывания планеты водяные пары, находившиеся в атмосфере, также остыва-

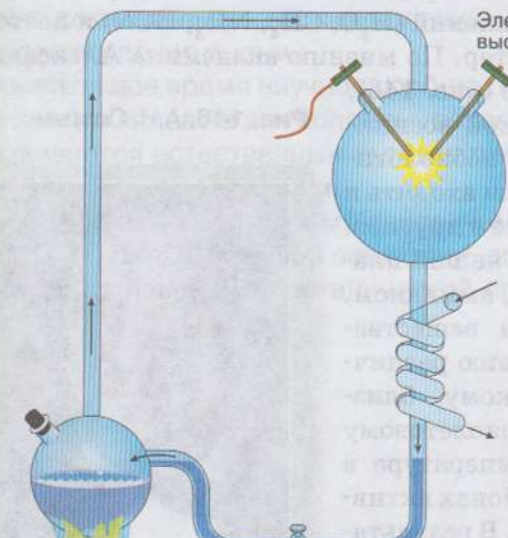


Рис. 147. Эксперимент С. Миллера, имитирующий условия первичной атмосферы Земли

ли, конденсировались и обрушивались ливнями. Образовывались огромные водные пространства. Поскольку Земля была ещё достаточно горячей, вода испарялась, а затем, охлаждаясь в верхних слоях атмосферы, вновь выпадала на поверхность планеты в виде дождей. Это продолжалось в течение многих десятков тысяч лет. В водах первичного океана были растворены различные соли. Кроме того, туда постоянно попадали непрерывно образующиеся в атмосфере простейшие органические соединения — те самые компоненты, из которых возникали более сложные молекулы. В водной среде они конденсировались, в результате чего появились первичные полимеры — полипептиды и полинуклеотиды. Концентрация органических соединений постоянно увеличивалась, и в конце концов вода океана стала «бульоном» из белковоподобных веществ — пептидов, а также нуклеиновых кислот и других органических соединений.

Следовательно, образование разнообразных органических соединений из неорганических веществ в тех условиях было закономерным процессом ***химической эволюции***.

Таким образом, условиями для абиогенного возникновения органических соединений были восстановительный характер атмосферы Земли (соединения, обладающие восстановительными свойствами, легко вступают во взаимодействие между собой и с веществами-окислителями), высокая температура, грозовые разряды и мощное ультрафиолетовое излучение Солнца, которое в то время ещё не задерживалось озоновым экраном.

Молекулы различных веществ могут объединяться, образуя многомолекулярные комплексы — *коацерваты*. В первичном океане коацерваты, или коацерватные капли, обладали способностью поглощать различные вещества, растворённые в водах первичного океана. В результате этого внутреннее строение коацервата претерпевало изменения, что вело или к его распаду, или к накоплению веществ, т.е. к росту и к изменению химического состава, повышающих устойчивость коацерватной капли в постоянно меняющихся условиях. Судьба капли определялась преобладанием одного из процессов. А.И. Опарин отмечал, что в массе коацерватных капель должен был идти отбор наиболее устойчивых в данных конкретных условиях. Достигнув определённых размеров, материнская капля могла распадаться на дочерние. Дочерние коацерваты, структура которых мало отличалась от материнской, продолжали свой рост, а резко отличавшиеся капли распадались. Естественно, что продолжали существовать только те коацерватные капли, которые, вступая в какие-то элементарные формы обмена со средой, сохраняли относительное постоянство своего состава. В дальнейшем они приобрели способность поглощать из окружающей среды лишь те вещества, которые обеспечивали их устойчивость, а также выделять наружу продукты обмена. Параллельно увеличивались различия между химическим

составом капли и окружающей среды. В процессе длительного отбора (его называют химической эволюцией) сохранились лишь те капли, которые при распаде на дочерние не утрачивали особенностей своей структуры, т.е. приобрели способность к самовоспроизведению.

По-видимому, это важнейшее свойство возникло вместе со способностью к синтезу органических веществ внутри коацерватных капель, важнейшими составными частями которых уже в то время были полипептиды и полинуклеотиды. Самовоспроизведение основано на присущей этим веществам способности связываться друг с другом по принципу дополнения, или комплементарности, и, следовательно, возможности осуществлять синтез дочерних нуклеотидных цепей.

В ходе эволюции появились полипептиды, обладающие каталитической активностью, т.е. способностью значительно ускорять течение химических реакций.

Следующий важный шаг небиологической эволюции — объединение способности полинуклеотидов к самовоспроизведению с возможностью полипептидов ускорять течение химических реакций, так как удвоение молекул ДНК эффективнее осуществляется с помощью белков, обладающих каталитической активностью. В то же время стабильность «удачных» комбинаций аминокислот в полипептидах может обеспечиваться только сохранением информации о них в нуклеиновых кислотах. Связь белковых молекул и нуклеиновых кислот в конечном итоге привела к возникновению генетического кода, т.е. такой организации молекул ДНК, в которой последовательность нуклеотидов стала служить информацией для построения конкретной последовательности аминокислот в белках.

Формирование мембран. Дальнейшее усложнение обмена веществ у предбиологических структур могло происходить только в условиях пространственного разделения различных процессов внутри коацервата, а также более прочной изоляции внутренней среды от внешних воздействий по сравнению с той, которую могла обеспечить водная оболочка. Вокруг коацерватов, богатых органическими соединениями, возникли слои липидов, отделившие его от окружающей водной среды и преобразовавшиеся в ходе дальнейшей эволюции в наружную мембрану. Появление биологической мембраны, отделяющей содержимое коацервата от окружающей среды и обладающей способностью к избирательной проницаемости, предопределило направление дальнейшей химической эволюции по пути развития всё более совершенных саморегулирующихся систем, вплоть до возникновения первых примитивно (т.е. очень просто) устроенных клеток — *пробионтов*.

Образование первых клеточных организмов положило начало ***биологической эволюции*** (рис. 148).

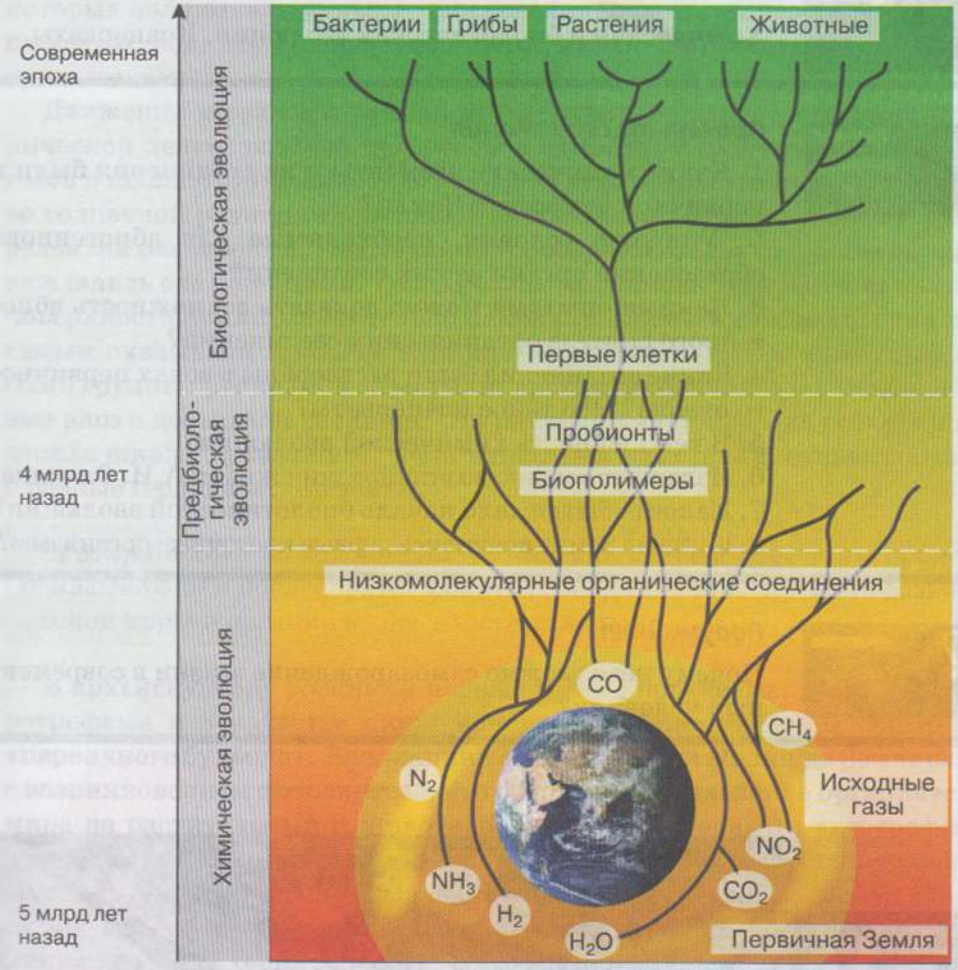


Рис. 148. Основные этапы формирования жизни

Биологической эволюции на Земле предшествовала химическая эволюция (образование органических веществ: полипептидов и полинуклеотидов), которая продолжалась длительное время.

Исследования показали, что первые клеточные организмы появились на нашей планете около 3,8 млрд лет назад. Первые обитатели нашей планеты, пробионты, были совсем крохотными, от 0,7 мкм в длину и 0,2 мкм в ширину.



Запомните!

Химическая и биологическая эволюция. Коацерваты.



Проверьте свои знания

1. Какие химические элементы и их соединения были в первичной атмосфере Земли?
2. Укажите условия, необходимые для абиогенного образования органических соединений.
3. Какими опытами можно доказать возможность абиогенного синтеза органических соединений?
4. Какие соединения были растворены в водах первичного океана? Что такое коацерваты?
5. В чём сущность химической эволюции?
6. Изложите теорию возникновения жизни А.И. Опарина.
7. Какое событие дало начало биологической эволюции?
8. Когда на Земле появились первые клеточные организмы?



Подумайте!

Почему невозможно самозарождение жизни в современных условиях?



§ 42. Развитие жизни на Земле в архейскую и протерозойскую эры

Вспомните. *Что изучает палеонтология? Какие организмы называются гетеротрофными? Автотрофными? В чём отличие анаэробных организмов от аэробных?*

Как вы думаете. *Какие эры и периоды выделяют в истории Земли?*

Историю Земли принято делить на промежутки времени, границами которых являются крупные геологические события: горообразовательные процессы, поднятия и опускания суши, изменения очертаний материков, уровня океанов.

Движения и разломы земной коры сопровождались усиленной вулканической деятельностью, выбросом в атмосферу громадного количества газов и пепла. Понижение прозрачности атмосферы уменьшало количество солнечной радиации, попадающей на Землю, и было одной из причин развития оледенений. Не случайно горообразовательные процессы сопровождались оледенениями. Грандиозные ледниковые щиты, покрывавшие поверхность Земли, значительно изменяли климатические условия и тем самым оказывали глубокое влияние на растительный и животный мир. Одни группы организмов вымирали, другие сохранялись и в межледниковые эпохи достигали расцвета. На рисунке 149 приведена геохронологическая шкала с указанием групп животных и растений, существовавших в разные геологические эпохи.

Геохронологическая шкала — это шкала геологического времени, показывающая последовательность и соподчинённость этапов развития земной коры и органического мира Земли.

В архейскую эру возникли первые живые организмы. Они были гетеротрофами и в качестве пищи использовали органические соединения «первичного бульона». Важнейший этап эволюции жизни на Земле связан с возникновением фотосинтеза, что обусловило разделение органического мира на растительный и животный (рис. 150). Первыми автотрофными организмами были прокариотические сине-зелёные водоросли — цианеи. Цианеи и появившиеся затем эукариотические зелёные водоросли выделяли в атмосферу из океана свободный кислород, что способствовало возникновению бактерий, способных жить в аэробной среде. Таким образом, сначала возник новый тип питания, а затем, как следствие, и новый тип дыхания.

По-видимому, в это же время — на границе архейской и протерозойской эр — произошли ещё два крупных эволюционных события: появился половой процесс и возникла многоклеточность.

Половой процесс резко повысил возможность лучше приспосабливаться к условиям среды вследствие создания бесчисленных комбинаций генов в хромосомах. Диплоидность, возникшая одновременно с оформленным ядром, позволила сохранять мутации в гетерозиготном состоянии и использовать их как резерв наследственной изменчивости для дальнейших эволюционных преобразований. Кроме того, в гетерозиготном состоянии многие

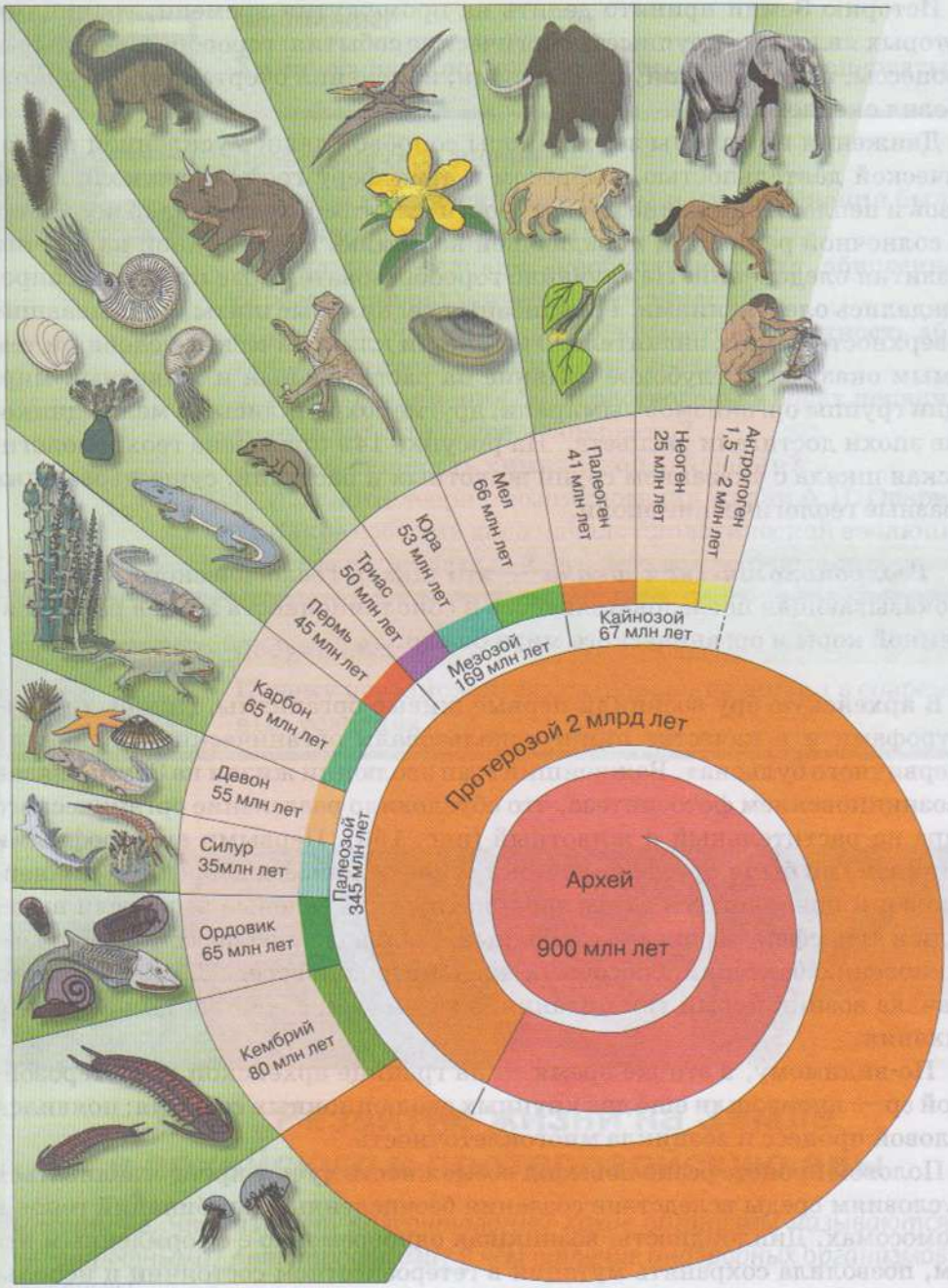


Рис. 149. Геохронологическая шкала

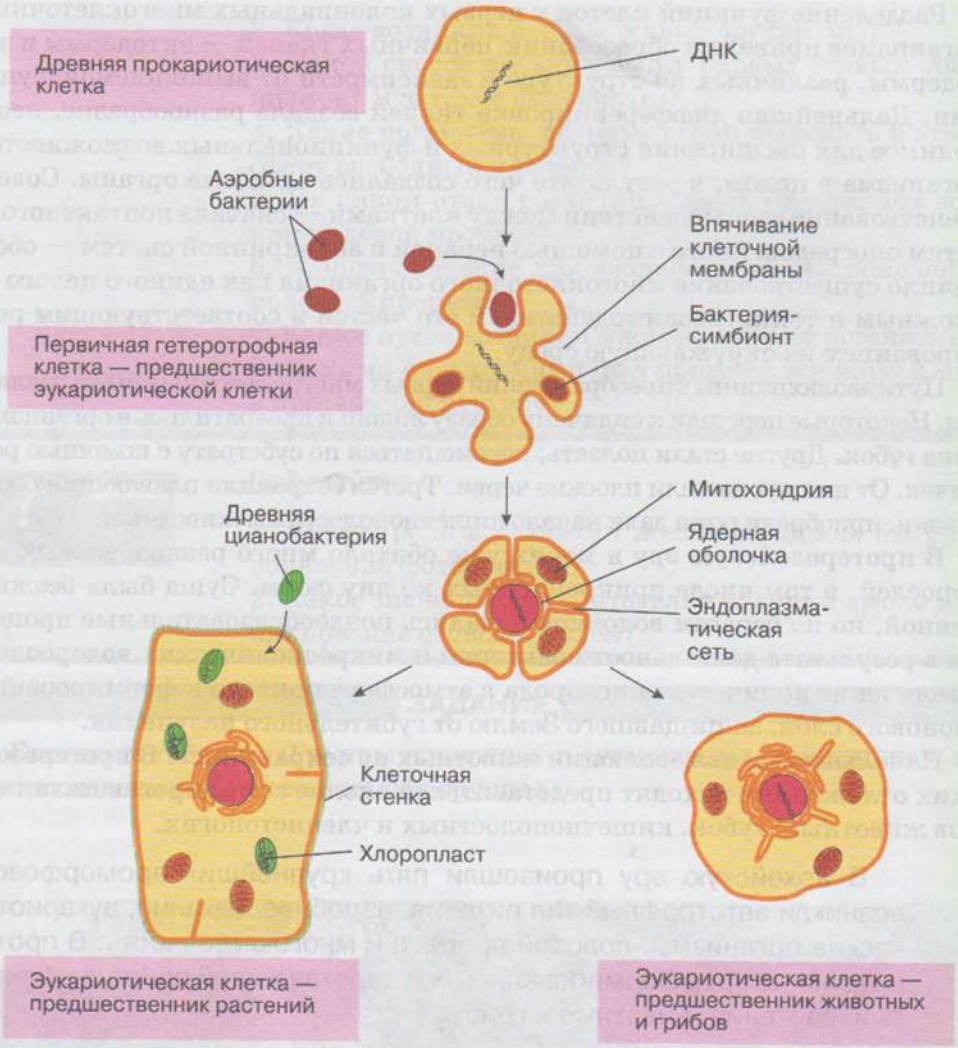


Рис. 150. Возможный путь образования эукариотических организмов

мутации часто повышают жизнеспособность особей и, следовательно, увеличивают их шансы в борьбе за существование.

Возникновение диплоидности и генетического разнообразия одноклеточных эукариот, с одной стороны, обусловило неоднородность строения клеток и их объединение в колонии, с другой — возможность «разделения труда» между клетками колонии, т.е. образование многоклеточных организмов.

Разделение функций клеток у первых колониальных многоклеточных организмов привело к образованию первичных тканей — эктодермы и энтодермы, различных по структуре в зависимости от выполняемой функции. Дальнейшая дифференцировка тканей создала разнообразие, необходимое для расширения структурных и функциональных возможностей организма в целом, в результате чего создались сложные органы. Совершенствование взаимодействий между клетками — сначала контактного, а затем опосредованного с помощью нервной и эндокринной систем — обеспечило существование многоклеточного организма как единого целого со сложным и тонким взаимодействием его частей и соответствующим реагированием на окружающую среду.

Пути эволюционных преобразований первых многоклеточных были различны. Некоторые перешли к сидячему образу жизни и превратились в организмы типа губок. Другие стали ползать, перемещаться по субстрату с помощью ресничек. От них произошли плоские черви. Третьи сохранили плавающий образ жизни, приобрели рот и дали начало кишечнополостным животным.

В протерозойскую эру в морях уже обитало много разнообразных водорослей, в том числе прикреплённых ко дну форм. Суша была безжизненной, но по берегам водоёмов начались почвообразовательные процессы в результате деятельности бактерий и микроскопических водорослей. Увеличение количества кислорода в атмосфере привело к формированию озонового слоя, защищавшего Землю от губительного излучения.

Начальные звенья эволюции животных не сохранились. В протерозойских отложениях находят представителей вполне сформировавшихся типов животных: губок, кишечнополостных и членистоногих.

В архейскую эру произошли пять крупнейших ароморфозов, возникли автотрофный тип питания, аэробное дыхание, эукариотические организмы, половой процесс и многоклеточность. В протерозойскую эру сформировались все царства живой природы: бактерии, растения, животные и грибы.



Запомните!

Геохронологическая шкала. Эра. Период. Архейская эра. Протерозойская эра.



Проверьте свои знания

1. По какому принципу историю Земли делят на эры и периоды?

2. Когда возникли первые живые организмы?
3. Какой способ питания был у первых живых организмов? Что такое фотосинтез?
4. Какие организмы впервые стали выделять в атмосферу свободный кислород?
5. На каком этапе развития живых организмов возник половой процесс?
6. Каково значение для эволюции жизни появление полового процесса?
7. Каким путём возникли многоклеточные организмы?
8. Какими организмами был представлен живой мир в протерозойскую эру?



Подумайте!

1. Какую роль в развитии жизни на Земле сыграло появление фотосинтеза?
2. Какое значение для обитателей планеты имело возникновение озонового слоя?

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Группы животных и ароморфозы, приведшие к их возникновению» (работа в малых группах).



§ 43. Развитие жизни в палеозойскую эру

Вспомните. *Что такое ароморфоз? В чём различие споровых и семенных растений? Чем рептилии более приспособлены к жизни на суше, чем амфибии?*

Как вы думаете. *Что послужило причиной выхода позвоночных животных на сушу? Почему в конце палеозойской эры сократилось количество споровых растений и земноводных животных?*

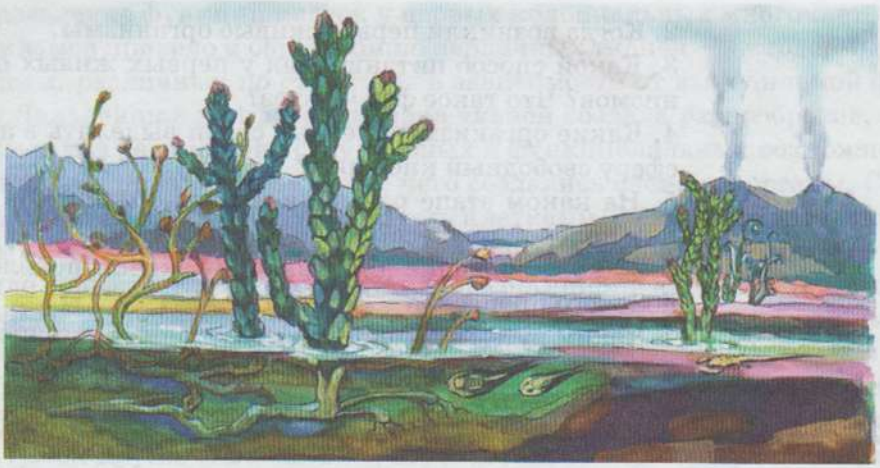


Рис. 151. Первые растения суши

Растительный мир. В начале палеозойской эры растения населяют в основном моря, но в ***ордовике — силуре*** появляются первые наземные растения — ***риниофиты*** (рис. 151), занимающие промежуточное положение между водорослями и наземными сосудистыми растениями. Риниофиты уже имели проводящую (сосудистую) систему, первые слабо дифференцированные ткани, могли укрепляться в почве, хотя настоящие корни у них отсутствовали. Дальнейшая эволюция растений на суше шла в направлении расчленения тела на вегетативные органы и ткани, совершенствования сосудистой системы (обеспечивающей быстрое передвижение воды на большую высоту).

Рис. 152. Леса каменноугольного периода

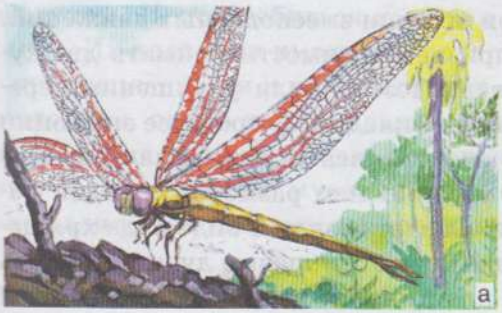


Уже в засушливом ***девоне*** совсем исчезают риниофиты и близкие им ***псилофиты***. Широко распространяются хвощи, плауны и папоротникообразные. Ещё большего развития достигает наземная растительность в ***каменноугольном*** периоде (***карбоне***), характеризующемся влажным и тёплым климатом на протяжении всего года (рис. 152). Появляются голосеменные растения, произошедшие от семенных папоротников.

Переход к семенному размножению дал растениям много преимуществ: зародыш в семенах теперь защищён от неблагоприятных условий оболочками, обеспечен пищей и стал иметь диплоидное число хромосом. У части голосеменных (хвойных) процесс полового размножения уже не связан с водой. Опыление осуществляется ветром, а семена снабжены приспособлениями для распространения животными. Эти и другие преимущества способствовали широкому расселению семенных растений. Крупные споровые растения вымирают в ***пермском*** периоде в связи со значительным иссушением и похолоданием климата.

Животный мир в палеозойскую эру развивался чрезвычайно бурно и был представлен большим количеством разнообразных форм (рис. 153). Пышного

Рис. 153. Представители животного мира палеозойской эры: *а* — гигантская стрекоза; *б* — трилобиты и ракоскорпионы; *в* — панцирные рыбы; *г* — аммониты и белимниты


а


б


в


г



Рис. 154. Минога

расцвета достигла жизнь в морях. В ***кембрийский*** период уже существовали все основные типы животных. Губки, кораллы, иглокожие, моллюски, громадные хищные ракоскорпионы — вот неполный перечень обитателей кембрийских морей.

В ***ордовике*** продолжается совершенствование и специализация основных типов. В геологических отложениях этого периода впервые обнаруживаются остатки животных, имевших внутренний осевой скелет,— бесчелюстных позвоночных, отдалёнными потомками которых являются современные миноги (рис. 154) и миксины. Их жаберные дуги в ходе дальнейшей эволюции превратились в челюсти, усаженные зубами. Жаберная мускулатура преобразовалась в челюстную и подъязычную.

Крупный ароморфоз — появление хватательного ротового аппарата — вызвал перестройку всей организации позвоночных. Возможность выбирать пищу способствовала улучшению ориентации в пространстве путём совершенствования органов чувств. Первые челюстноротые не имели плавников и передвигались в воде при помощи змееподобных движений. Однако этот способ передвижения при необходимости поймать движущуюся добычу оказался неэффективен. Поэтому для улучшения передвижения в воде имели значение кожные складки. В процессе эволюции определённые участки этих складок развивались дальше и дали начало плавникам, парным и непарным. С увеличением размеров складок потребовался скелет для их укрепления. Скелет возник в виде ряда хрящевых (затем костных) лучей. Очень важно, что хрящевые лучи оказались связанными между собой хрящевой пластинкой, тянущейся под кожей вдоль основания плавников. Эта пластинка дала начало поясу конечностей. Таким образом, складки превратились в парные грудные и брюшные плавники, а средняя часть складки постепенно редуцировалась. Появление парных плавников — конечностей — следующий крупный ароморфоз в эволюции позвоночных.

В ***силурийский*** период на сушу вместе с первыми наземными растениями вышли и первые дышащие воздухом животные — членистоногие (паукообразные). В воде продолжалось бурное развитие низших позвоночных. Предполагается, что позвоночные возникли в мелких пресных водоёмах и лишь затем переселились в моря.

В *девоне* появились насекомые, а позвоночные были представлены тремя группами: двоякодышащими, лучепёрыми и кистепёрыми рыбами. Лучепёрые рыбы имели плавники, поддерживающиеся отдельными костными лучами. Они широко распространились и сейчас представляют самый большой по числу видов класс позвоночных. Кистепёрые рыбы были типично водными животными, но могли дышать атмосферным воздухом с помощью примитивных лёгких, представлявших собой выпячивания стенки кишки. Чтобы понять дальнейшую эволюцию рыб, необходимо представить климатические условия в девонском периоде. Большая часть суши была безжизненной пустыней. По берегам пресноводных водоёмов в густых зарослях растений обитали кольчатые черви и членистоногие. Климат сухой, с резкими колебаниями температуры в течение суток и по сезонам. Уровень воды в реках и водоёмах часто менялся. Многие из них полностью высыхали, а зимой промерзали. Водная растительность гибла при пересыхании водоёмов и накапливалась в виде остатков. Всё это создавало очень неблагоприятную среду для рыб. При пересыхании водоёмов у животных были два пути спасения: зарывание в ил или миграция в поисках воды. По первому пути пошли двоякодышащие рыбы, строение которых почти не изменилось со времени девона и которые обитают сейчас в мелких пересыхающих водоёмах Африки (рис. 155). Эти рыбы переживают засушливое время года, зарываясь в ил и дыша атмосферным воздухом. Приспособиться к жизни на суше смогли только кистепёрые рыбы. Их плавники имели вид лопастей, состоящих из отдельных костей с прикреплёнными к ним мышцами. С помощью плавников эти крупные животные, от 1,5 до нескольких метров в длину, могли ползать по дну. Кистепёрые рыбы имели две основные предпосылки для перехода в наземную среду обитания: мускулистые конечности и лёгкое. В конце девона они дали начало первым земноводным — *стегоцефалам* (рис. 156).

Рис. 155. Протоптер



Рис. 156. Стегоцефал





Для приспособления к жизни на суше потребовалась коренная перестройка всей организации животных. Конечность из цельной упругой пластинки преобразуется в систему рычагов, разделённых суставами. Наибольшая нагрузка падает на пояс задних конечностей, который становится значительно более мощным. Свободные конечности удлиняются. Между позвонками развиваются суставы. Боковые сегменты мышц разделяются на большое число отдельных мускулов, прикрепляющихся к разным частям скелета. Большая подвижность конечностей сопровождается отделением мышц плечевого пояса от боковых мышц тела и сильным развитием брюшной мускулатуры.

Появляются слёзные железы, подвижные веки, мышцы, втягивающие глаза внутрь орбиты; всё это защищает роговицу глаза от высыхания.

На протяжении ***каменноугольного*** периода стегоцефалы жили, питались и размножались в воде. Они выползали на сушу, но не совершали сколько-нибудь значительных миграций. Стегоцефалы разделились на большое число форм — от крупных рыбоядных хищников до мелких, питавшихся беспозвоночными. На суше у них не было врагов и имелся обильный корм — черви, членистоногие, достигавшие крупных размеров. Многие группы земноводных переходили к жизни на суше и возвращались в воду только для размножения.

В ***пермский*** период происходило поднятие суши, а также иссушение и похолодание климата. Амфибии вымирают как из-за ухудшения климатических условий, так и вследствие истребления подвижными хищными рептилиями. Ещё в карбоне среди стегоцефалов выделилась группа, имевшая хорошо развитые конечности и подвижную систему двух первых позвонков. Представители группы размножались в воде, но уходили по суше дальше амфибий, питались наземными животными, а затем и растениями. Эта группа получила название *котилозавров*. В дальнейшем от них произошли рептилии и млекопитающие.

Рептилии приобрели свойства, позволившие им окончательно порвать связь с водной средой. Внутреннее оплодотворение и накопление желтка в яйцеклетке сделали возможным размножение на суше. Ороговение кожи и более сложное строение почки способствовали резкому уменьшению потерь воды организмом и относительную независимость от воды. Грудная клетка обеспечила более эффективный, всасывающий тип дыхания. Отсутствие конкуренции вызвало широкое распространение рептилий на суше. Однако некоторая часть пресмыкающихся вернулась в водную среду обитания.

В палеозойскую эру осуществился выход растений (риниофиты) и животных (членистоногие, первые позвоночные) на сушу. У расте-

ний появились органы и ткани, а также возникло семенное размножение. У животных появились конечности, лёгочное дыхание и внутреннее оплодотворение.



Запомните!

Палеозойская эра. Периоды: кембрийский, ордовикский, силурийский, девонский, каменноугольный, пермский. Риниофиты. Псилофиты. Стегоцефалы. Котилозавры.



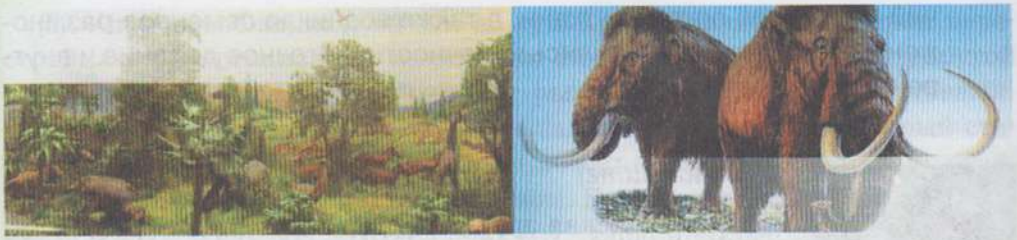
Проверьте свои знания

1. Когда появились первые наземные растения? Как они назывались?
2. Какие характерные особенности имели растения, вышедшие на сушу?
3. Когда появились голосеменные растения? В чём было их преимущество перед споровыми растениями?
4. Какие животные вышли на сушу первыми? В какой геологический период это произошло?
5. Охарактеризуйте особенности строения позвоночных животных, послужившие предпосылками выхода их на сушу.
6. Какие условия внешней среды послужили причиной выхода позвоночных на сушу?
7. Каковы изменения в строении позвоночных животных, произошедшие в процессе приспособления их к жизни на суше?
8. Какие ароморфозы привели к возникновению пресмыкающихся?



Подумайте!

1. Почему земноводные каменноугольного периода достигли биологического процветания? Почему большинство амфибий вымерли в пермском периоде?
2. К какому направлению эволюции относится появление внутреннего оплодотворения у позвоночных животных? Появление мускулистых плавников у кистепёрых рыб?



§ 44. Развитие жизни в мезозойскую и кайнозойскую эры

Вспомните. *Каково строение цветка? В чём суть двойного оплодотворения цветковых растений? Что такое переходная форма?*

Как вы думаете. *Какой геологический период был периодом расцвета рептилий? Когда появились первые птицы и млекопитающие?*

Мезозойская эра. В начале мезозойской эры на Земле происходят активные горообразовательные процессы. Появляются горы Урал, Тянь-Шань и Алтай. На большей части земного шара устанавливается тёплый климат, который затем становится очень сухим, что приводит к сокращению площади морей и океанов. В ***триасе*** вымирают гигантские папоротники, древовидные хвощи и плауны, а расцвета достигают голосеменные растения. В ***юрский*** период вымирают семенные папоротники и появляются первые покрытосеменные растения, которые впоследствии распространяются на все материки. Это обусловлено рядом их преимуществ перед голосеменными и споровыми растениями. Покрытосеменные имеют хорошо развитую проводящую систему; цветок, который привлекает насекомых-опылителей, что обеспечивает надёжность перекрёстного опыления; зародыш, снабжённый запасами пищи (благодаря двойному оплодотворению развивается триплоидный эндосперм) и защищённый оболочками. В животном мире достигают расцвета насекомые и рептилии. Последние занимают господствующее положение и представлены большим числом форм (рис. 157). В юрский период появляются летающие ящеры, которые завоёвывают воздушную среду обитания.

В ***меловой*** период специализация рептилий продолжается, они достигают громадных размеров. Масса некоторых из них достигает 50 т. Начинается параллельная эволюция цветковых растений и насекомых-опылителей. В конце мелового периода вновь происходят горообразовательные процессы. Возникают Альпы, Анды, Гималаи. Наступает похолодание, сокращается ареал околоводной растительности. В морях исчезают многие формы беспозвоночных и морские ящеры. На суше вымирают расти-



Рис. 157. Представители животного мира мезозойской эры: *а* — птеродактили; *б* — тираннозавр; *в* — плезиозавры; *г* — трицератопсы

тельноядные, а за ними и хищные динозавры. Крупные рептилии сохраняются лишь в тропическом поясе (крокодилы).

Вследствие вымирания хищных рептилий наиболее приспособленными оказываются теплокровные животные — птицы и млекопитающие. Птицы появились в юрском периоде и произошли от вполне сформированных рептилий — *архозавров*. Возникновение птиц сопровождалось появлением крупных ароморфозов в их строении: они утратили одну из двух дуг аорты и приобрели полную перегородку между правым и левым желудочками сердца. Полное разделение артериального и венозного кровотока обусловило их теплокровность. В остальных чертах своей организации они сходны с пресмыкающимися, и их иногда называют «пернатыми рептилиями». Все остальные особенности строения птиц — перьевой покров, преобразование передних конечностей в крылья, роговой клюв, воздушные мешки и двойное дыхание, укорочение задней кишки — явля-

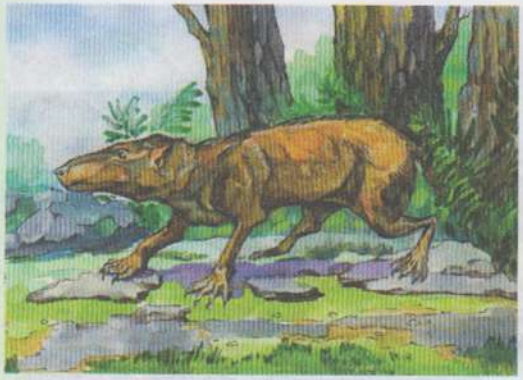


Рис. 158. Млекопитающие триаса

ются приспособлениями к полёту, т.е. идиоадаптациями.

Возникновение млекопитающих тоже связано с рядом крупных эволюционных преобразований, возникших у представителей одного из подклассов пресмыкающихся. К ароморфозам, определившим формирование млекопитающих как класса, относятся: образование волосяного покрова и четырёхкамерного сердца, полное разделение артериального и венозного кровотока, внутриутробное развитие потомства и вскармливание детёныша молоком. Всё это резко повысило выживаемость зверей. К ароморфозам следует отнести и развитие коры головного мозга, обусловившее преобладание условных рефлексов над безусловными и возможность приспособления к непостоянным условиям среды путём изменения поведения. Млекопитающие возникли ещё в триасе (рис. 158), но не могли конкурировать с хищными динозаврами и на протяжении 100 млн лет занимали подчинённое положение.

Кайнозойская эра. В начале кайнозойской эры завершаются горообразовательные процессы, начавшиеся в конце мезозоя. Обособляются Средиземное, Чёрное, Каспийское и Аральское моря. Устанавливается тёплый равномерный климат. На севере преобладают хвойные растения, а на юге — растительность тёплого и умеренного климата. Вся Европа покрыта лесами, состоящими из дуба, берёзы, сосны, каштана и др. В тропиках растут фикусы, эвкалипты, лавровые и гвоздичные растения.

Развитие животного мира в ***палеогене*** характеризуется дальнейшей дифференциацией насекомых, интенсивным видообразованием у птиц и чрезвычайно быстрым прогрессивным развитием млекопитающих. Последние представлены тремя подклассами: однопроходными (утконос и ехидна), сумчатыми и плацентарными. Однопроходные возникли независимо от других млекопитающих ещё в юрский период от звероподобных рептилий. Сумчатые и плацентарные млекопитающие произошли от общего предка в меловой период и сосуществовали до наступления кайнозойской эры, когда наступил «взрыв» в эволюции плацентарных, в результате которого эти млекопитающие вытеснили сумчатых с большинства континентов.

Первые хищные и приматы произошли от наиболее примитивных насекомоядных млекопитающих. Древние хищные дали начало копытным. В палеогене звери начинают завоёвывать море (китообразные, ластоногие).



Рис. 159. Представители животного мира кайнозойской эры: *а* — гигантские большерогие олени; *б* — мамонты; *в* — шерстистый носорог; *г* — саблезубые тигры

К концу ***неогена*** на больших территориях леса сменяются степями, полупустынями и пустынями. Идёт формирование современных растительных сообществ. Встречаются уже все современные семейства млекопитающих. Одна из групп обезьян — австралопитеки — стала родоначальницей ветви, ведущей к роду Человек.

Оледенения ***антропогенового*** периода, достигшие максимального распространения около 250 тыс. лет назад, способствовали развитию холодоустойчивости фауны (рис. 159). На Северном Кавказе и в Крыму встречались мамонты, шерстистые носороги, северные олени, песцы, полярные куропатки. Образование больших масс льда вызвало понижение уровня Мирового океана. Это понижение в разные периоды составляло 85—120 м по сравнению с современным. В результате обнажались материковые отмели Северной Америки и Северной Евразии. Появлялись сухопутные «мосты», которые соединяли североамериканский континент с евразийским (на месте Берингова пролива). Именно там происходила

миграция видов, приведшая к формированию современной нам фауны материков.

Изменения климата кайнозойской эры оказали влияние на эволюцию предков человека.

В мезозойскую эру возникли покрытосеменные растения, появились первые птицы и млекопитающие. Их возникновение было связано с рядом крупных ароморфозов. Появление цветка и процесса двойного оплодотворения у растений, возникновение теплокровности и четырёхкамерного сердца у животных позволили этим организмам занять господствующее положение в кайнозойскую эру.



Запомните!

Мезозойская эра. Периоды: триасовый, юрский, меловой. Кайнозойская эра. Периоды: палеогеновый, неогеновый, антропогеновый.



Проверьте свои знания

1. Укажите эволюционные преимущества цветковых растений по сравнению с голосеменными.
2. Когда появились первые птицы? Чем они существенно отличались от рептилий?
3. Вследствие каких ароморфозов и когда возникли млекопитающие?
4. В каком направлении шла эволюция растений на суше? Какие эволюционные преимущества даёт переход растений к семенному размножению?
5. С чем связано сходство представителей животного мира Евразии и Северной Америки?
6. Охарактеризуйте эволюцию жизни в кайнозойскую эру.



Подумайте!

1. Как вы думаете, каково значение появления теплокровности в эволюции млекопитающих и птиц?
2. Вследствие чего произошло вымирание рептилий в конце мезозоя?
3. Почему плацентарные млекопитающие более широко распространились по сравнению с однопроходными и сумчатыми?

4. Какое влияние оказывали обширные оледенения кайнозойской эры на эволюцию растений и животных?
5. Сформулируйте значение миграции и изоляции в эволюции растений и животных.

ЗАДАНИЕ

Составьте таблицу «Группы животных и ароморфозы, приведшие к их возникновению» (работа в малых группах).



§ 45. Положение человека в системе животного мира

Вспомните. *О чём гласит биогенетический закон? Перечислите главные признаки организмов, относящихся к типу Хордовые. Какие признаки отличают представителей класса Млекопитающие от позвоночных животных других классов?*

Как вы думаете. *Что изучает наука антропология? Какое место занимает человек в системе живой природы?*

Попытки определить место человека в природе, объяснить его сходство с другими организмами, выяснить причины разнообразия признаков человеческого типа в разных регионах мира предпринимались в очень давние времена. Общий план строения и сходство многих черт организации человека и животных, особенно млекопитающих, очень давно привлекали внимание учёных. Зачатки эволюционных представлений о происхождении человека имеются уже в трудах античных философов. Позднее, в XVIII в., К. Линней поместил человека в отряд приматов вместе с лемурами и обезьянами, а Ж.Б. Ламарк считал, что человек произошёл от обезьяноподобных предков, перешедших от лазанья по деревьям к хождению по земле. Крупнейшим событием в понимании истории человека как вида стала работа Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор»,

в которой учёный убедительно доказал применимость законов развития органического мира к человеку.

Изучением происхождения и эволюции человека занимается отрасль естествознания — ***антропология*** (от *греч.* anthropos — человек).

Современная теория происхождения человека опирается на данные сравнительной анатомии, физиологии, эмбриологии и палеонтологии. Установлено, что в генотипе человека примерно 95% генов унаследованы от наших обезьяноподобных предков, 60—70% генов принадлежат примитивным насекомоядным млекопитающим, послужившим исходной группой для эволюции всех приматов. В генотипе человека есть также гены, переданные через длинный ряд промежуточных форм от рыбообразных предков и т.д. Эти современные данные убедительно подтверждают биогенетический закон, сформулированный в XIX в. Эрнстом Геккелем и Фрицем Мюллером и объясняющий ряд примитивных признаков в эмбриональном развитии высших форм их происхождением от низших.

В соответствии с этим законом каждый организм в процессе индивидуального развития кратко повторяет историю развития своего вида.

Животное происхождение человека подтверждается целым рядом свойств, указывающих на то, что человек — результат длительной эволюции позвоночных. В эмбриональный период развития у зародыша человека закладываются двухкамерное сердце, шесть пар жаберных дуг, хвостовая артерия — признаки рыбообразных предков. От амфибий человек унаследовал плавательные перепонки между пальцами, которые имеются у зародыша. Головной мозг плода гладкий, без извилин, как у низших млекопитающих мезозойской эры. У шестинедельного зародыша имеется несколько пар млечных желёз. Закладывается также хвостовой отдел позвоночника, который затем редуцируется и превращается в копчик. Слабая теплорегуляция у новорождённых и детей до 5 лет указывает на происхождение от животных с непостоянной температурой тела.

У эмбриона человека есть черты, характерные для всех представителей ***типа Хордовые***, в том числе и для самых примитивных из них, например ланцетников: это хорда, нервная трубка на спинной стороне тела зародыша, жаберные щели в глотке. Последующее развитие позвоночного столба, наличие двух пар конечностей, местонахождение сердца на брюшной стороне тела определяют принадлежность человека к ***подтипу Позвоночные***.

Четырёхкамерное сердце, сильно развитая кора головного мозга, теплокровность, млечные железы, волосы на поверхности тела, а впоследствии — зубы трёх видов (коренные, клыки, резцы) свидетельствуют о принадлежности человека к ***классу Млекопитающие***. Развитие плода в теле матери и питание его через плаценту характерно для ***подкласса Плацентарные***.



Рис. 160. Систематическое положение человека в отряде Приматы

Такие признаки, как конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), ногти на пальцах, одна пара сосков млечных желёз, хорошо развитые ключицы, замена молочных зубов на постоянные в процессе онтогенеза, рождение, как правило, одного детёныша определяют положение человека в ***отряде Приматы*** (рис. 160). Более частные признаки — редукция хвостового отдела позвоночника, аппендикс, большое число извилин на полушариях головного мозга, четыре основные группы крови (АВ0), развитие мимической мускулатуры и ряд других — позволяют отнести человека к ***подотряду Человекообразные обезьяны.***

Вместе с тем человек как самостоятельный вид имеет специфические, присущие только ему особенности. *Развитие головного мозга*, который стал больше по объёму, привело к изменению строения черепа. У людей мозговой отдел заметно преобладает над лицевым, что существенно отличает их от других млекопитающих (рис. 161). *Прямохождение* человека привело к развитию мощной мускулатуры его нижних конечностей и к появлению свода стопы. Позвоночник его приобрёл четыре изгиба, а кости таза расположились под углом 60° к горизонтали (рис. 162). Последнее заметно

Рис. 161. Череп: *а* — обезьяны, *б* — человека



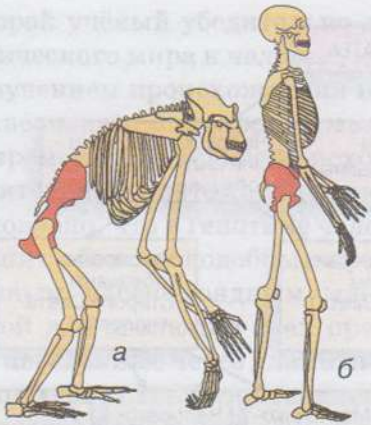


Рис. 162. Скелет:
а — человека, *б* — обезьяны



Рис. 163. Кисть человека и обезьяны

снизило скорость передвижения и ограничило плодовитость человека по сравнению с другими животными.

Трудовая деятельность человека обусловила развитие подвижной кисти руки с сильно развитым первым пальцем и превращение её в орган труда (рис. 163).

Таким образом, основные черты строения и эмбрионального развития чётко определяют положение вида Человек разумный. Он относится к типу Хордовые, подтипу Позвоночные, классу Млекопитающие, отряду Приматы, подотряду Человекообразные обезьяны. В связи с развитием головного мозга, переходом к прямохождению и трудовой деятельности человек приобрёл ряд специфических черт, отличающих его от других представителей животного мира.



Запомните!

Антропология. Вид Человек разумный.



Проверьте свои знания

1. Назовите признаки человека, позволяющие отнести его к подтипу Позвоночные животные.
2. Укажите признаки, определяющие положение человека в классе Млекопитающие.
3. На основании каких признаков человека относят к подклассу Плацентарные млекопитающие?

4. К какому отряду относится человек? Какие ещё животные входят в этот отряд?
5. Перечислите признаки, которые являются общими для человека и человекообразных обезьян.
6. Какие признаки, развивающиеся у зародыша человека, указывают на его животное происхождение?
7. Охарактеризуйте особенности строения, присущие только человеку.



Подумайте!

1. Какое значение в процессе антропогенеза имело увеличение головного мозга?
2. Каково значение для эволюции человека возникновения прямохождения?



§ 46. Эволюция приматов

Вспомните. *Какие виды организмов относятся к отряду Приматы? Перечислите их общие признаки. Что такое эволюция? Перечислите факторы эволюции.*

Как вы думаете. *Какие особенности строения тела человека говорят о его происхождении от животных, ведущих древесный образ жизни?*

Плацентарные млекопитающие возникли в самом конце мезозоя. От примитивных насекомоядных зверей в кайнозойскую эру обособился отряд Приматы. Уже в палеогене в лесах обитали лемуры и долгопяты — хвостатые представители этого отряда, имеющие небольшие размеры. Около 30 млн лет назад появились небольшие животные, жившие на деревьях и питавшиеся растениями и насекомыми. Их челюсти и зубы были такими же, как у современных человекообразных обезьян. От них про-

изошли гиббоны, орангутаны и вымершие впоследствии древесные обезьяны — ***дриопитеки***, которые дали три ветви, приведшие к шимпанзе, горилле и человеку (рис. 164).

Приспособленность к древесному образу жизни. Для животных, обитающих на ветвях деревьев, лазающих и прыгающих, необходимо соот-

Рис. 164. Общая схема происхождения человека



ветствующее строение органов (рис. 165). У них развивается плечевой пояс, позволяющий совершать движения с размахом до 180°, а грудная клетка становится широкой и уплощённой в спинно-брюшном направлении. Отметим, что у наземных животных грудная клетка уплощена с боков, а конечности могут перемещаться только в передне-заднем направлении и почти не отводятся в стороны. Кисть древесных животных подвижна, первый палец противопоставлен остальным, что позволяет совершать хватательные движения. У приматов развиты ключицы, которые служат для прикрепления многочисленных мышц и позволяют разводить конечности в стороны. Ключицы есть ещё у рукокрылых (летучие мыши), но они не развиваются у быстро бегающих наземных млекопитающих.



Рис. 165. Приспособленность к древесному образу жизни

Передвижение на деревьях в самых разных направлениях с меняющейся скоростью, с непрерывно заново возникающим расстоянием, новой ориентировкой перед прыжком привело к чрезвычайно высокому развитию двигательных отделов мозга. Необходимость точного определения расстояния при прыжках обусловила сближение глазниц в одной плоскости и появление бинокулярного зрения.

В то же время жизнь на деревьях способствовала ограничению плодовитости. Уменьшение численности потомства компенсировалось тщательностью ухода за ним, а жизнь в стаде обеспечивала защиту от врагов.

Происхождение человека от животных, ведущих древесный образ жизни, предопределило особенности его строения, которые, в свою очередь, явились анатомической основой его способности к труду и дальнейшей социальной эволюции.

Переход к наземному существованию. Во второй половине палеогена в связи с начавшимися горообразовательными процессами наступило похолодание. Тропические и субтропические леса отступили на юг, появились обширные открытые пространства. В конце неогена ледники, сползавшие со Скандинавских гор, проникли далеко на юг. Популяции древопитеков, перешедшие к жизни на открытых пространствах, должны были приспосабливаться к новым суровым условиям и вести тяжёлую борьбу за существование. Беззащитные против хищников, неспособные быстро бегать, а вследствие этого настигать добычу или спасаться от врагов, лишённые густой шерсти, помогающей сохранять тепло, они могли выжить только благодаря стадному образу жизни и использованию освободившихся от

функции передвижения рук. Решающим шагом на пути от обезьяны к человеку явилось возникновение прямохождения.

Предшественники человека. В Южной Африке 5—3 млн лет назад обитали потомки дриопитеков — австралопитеки (от *лат.* australis — южный) (рис. 166). Они имели массу тела 30—60 кг и рост 120 — 160 см. В отличие от обезьян, австралопитеки имели сходное с человеком строение зубной системы, однако объём их мозга не превышал 550 см^3. Австралопитеки ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела, и руки их были свободны. Жили стадами, занимались собирательством и охотой, для защиты и добывания пищи австралопитеки успешно пользовались камнями и костями животных.

Около 2,5—1,5 млн лет назад по Южной и Восточной Африке расселились существа, стоящие ближе к человеку, чем австралопитеки. Объём их мозга достигал 650 см^3. Они умели изготавливать простейшие орудия труда из гальки и, возможно, использовали огонь для защиты от хищников и обогрева. Эти существа получили название ***Человек умелый*** (Homo habilis) (рис. 167). Их эволюция шла в направлении прогрессивного развития прямохождения, способности к труду и совершенствования головного мозга. Естественный отбор сохранял признаки, содействовавшие развитию стадности, т.е. усилению общественного характера поисков добычи и защиты от хищных зверей, что, в свою очередь, влияло на совершенствование руки и на развитие высшей нервной деятельности (способность к обучению).

Все эти особенности обеспечили победу предшественников человека в борьбе за существование и привели 1,5—2 млн лет назад к широкому расселению их по Африке, Средиземноморью, Южной, Центральной и Юго-

Рис. 166. Австралопитеки

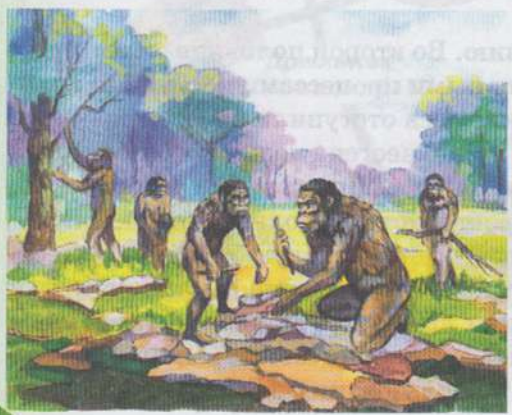


Рис. 167. Человек умелый



Восточной Азии. Использование орудий, стадный образ жизни способствовали дальнейшему развитию мозга и возникновению речи.

Отряд Приматы обособился от плацентарных млекопитающих в палеогеновый период. Дриопитек — насекомоядный древесный предок человека. Ряд анатомических особенностей строения тела современного человека указывает на его древесное происхождение. Эволюция предков человека шла по пути развития головного мозга, совершенствования приспособлений к прямохождению и развитию руки как органа труда.



Запомните!

Отряд Приматы. Приспособления к древесному образу жизни: хватательная конечность, ключицы, круглый плечевой сустав, уплощённая в спинно-брюшном направлении грудная клетка, бинокулярное зрение. Австралопитеки. Прямохождение. Человек умелый. Труд.



Проверьте свои знания

1. От какой группы млекопитающих произошёл отряд Приматы? Какие животные относятся к этому отряду? Перечислите их общие признаки.
2. От каких обезьян возникла эволюционная ветвь, ведущая к человеку? Какой образ жизни вели эти животные?
3. Какие приспособления возникли у предков человека в связи с переходом к наземному образу жизни?
4. Кто такие австралопитеки? Опишите особенности их строения и образа жизни.
5. Когда появился человек умелый? За что он получил такое название?
6. В каком направлении действовал естественный отбор в процессе эволюции приматов?



Подумайте!

1. Почему австралопитеков не считают прямыми предками человека?
2. Как черты строения и образ жизни обезьяноподобных предков предопределили развитие признаков вида Человек разумный?



§ 47. Стадии эволюции человека

Вспомните. *Что такое антропогенез? Перечислите стадии антропогенеза. Какие существуют расы людей? Перечислите особенности представителей различных рас.*

Как вы думаете. *Почему человека считают биосоциальным существом? Действует ли естественный отбор в современном человеческом обществе?*

В процессе становления человека выделяют три стадии: древнейшие люди, древние люди и первые современные люди.

Древнейшие люди (архантропы). Считают, что древнейшие люди появились около 1,2 млн лет назад. К ним относят *питекантропа, синантропа, гейдельбергского человека* и ряд других, которые сейчас принадлежат к одному виду — ***Человек прямоходящий*** (Homo erectus) (рис. 168). Внешне они уже походили на современного человека, хотя их череп отличался мощным надбровным валиком, отсутствием подбородочного выступа и покатым, низким лбом. Объём их мозга достигал 800—1100 см^3. Древнейшие люди успешно охотились на буйволов, носорогов, оленей, птиц. С помощью отёсанных камней они разделывали убитых животных, жили в основном в пещерах и умели использовать огонь. Одновременно существовало довольно много форм древнейших людей, стоявших на разных ступенях развития и эволюционировавших в разных направлениях. Наиболее перспективным направлением эволюции было дальнейшее увеличение объёма головного мозга, развитие общественного образа жизни, совершенствование орудий труда, более широкое использование огня не только для обогрева и отпугивания хищников, но и для приготовления пищи. Все другие формы древнейших людей быстро исчезли.

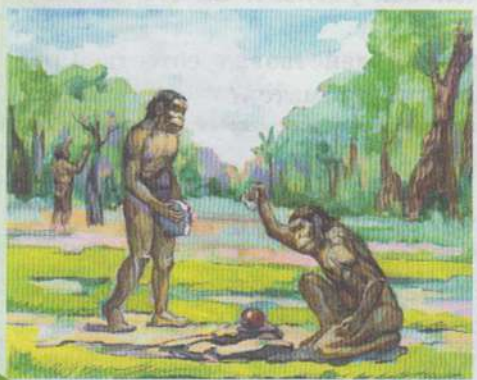


Рис. 168. Человек прямоходящий

Древние люди (палеоантропы). После периода максимального расцвета (600 – 400 тыс. лет назад) древнейшие люди исчезли, уступив место палеоантропам, которые наиболее широко расселились на территории Африки, Европы и Азии в период от 250 до 35 тыс. лет назад. Представителями древних людей являются *неандертальцы*, останки которых впервые были обнаружены на территории Германии в долине реки Неандерталь (рис. 169). Неандертальцы принадлежали к виду ***Человек разумный*** (Homo sapiens), имели довольно крупный (1200—1600 $см^3$), но примитивный мозг. Умели высекать и поддерживать огонь. Жили в пещерах и одевались в шкуры. Они умели изготавливать каменные орудия и использовать заострённые путём обжига колья в качестве копий. Охотились неандертальцы даже на крупных животных, таких, как мамонты, большерогие олени и шерстистые носороги.

Древние люди представляли собой очень неоднородную группу, в которой наиболее хорошо выделялись две линии. Одна группа неандертальцев развивалась в направлении мощного физического развития. Её представители были небольшого роста (155—165 см), имели развитую мускулатуру, кости их черепа были довольно толстыми, а сам череп отличался скошенным лбом, мощными надбровными дугами, крупными челюстями и слабым развитием подбородочного выступа. Эти неандертальцы жили небольшими семейными группами и побеждали в борьбе за существование, вероятно, в основном за счёт своей физической силы.

Рис. 169. Неандертальцы



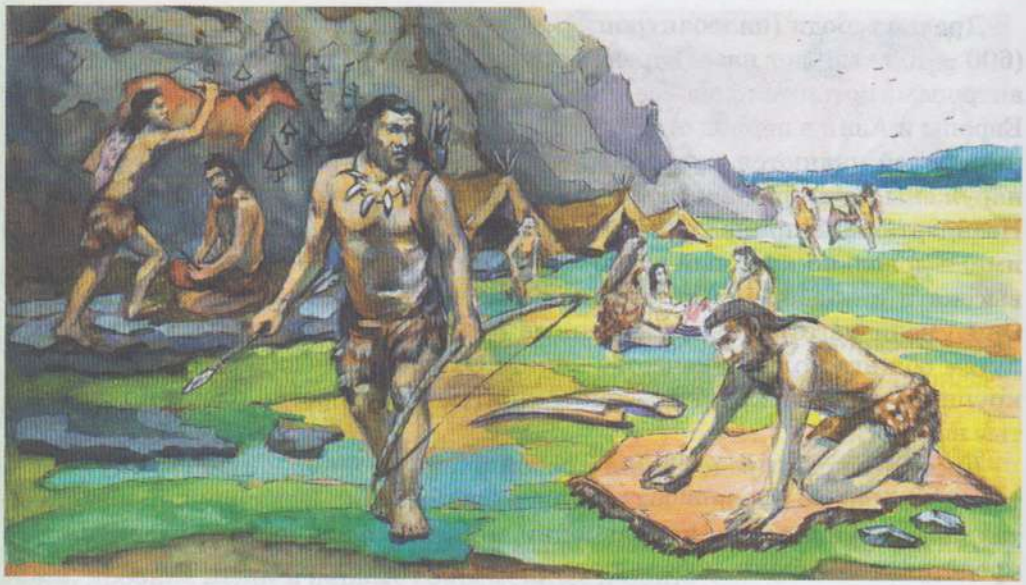


Рис. 170. Кроманьонцы

Вторая группа неандертальцев характеризовалась более тонкими чертами — менее развитыми надбровными дугами, более высоким лбом, тонкими челюстями и развитым подбородочным выступом. Физически они заметно уступали представителям первой группы. Однако их успеху в борьбе за существование способствовало развитие внутригрупповых связей: совместная деятельность, коллективная охота, забота о соплеменниках, накопление и передача опыта из поколения в поколение.

Современные люди (неоантропы). По предположениям антропологов первые современные люди появились около 50—40 тыс. лет назад в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии. Некоторое время палеоантропы и неоантропы сосуществовали, но примерно 28 тыс. лет назад первые были окончательно вытеснены.

Впервые останки ***Человека разумного разумного*** (Homo sapiens sapiens) были обнаружены на территории Франции в пещере Кро-Маньон, что и определило имя первых современных людей — *кроманьонцы* (рис. 170), так сейчас называют находки всех ископаемых людей, живших на Земле начиная с верхнего палеолита.

Внешний облик кроманьонцев принципиально не отличался от внешнего вида современного человека. В основном это были люди ростом до 180 см, мозг их был развит и его объём был от 1400 до 1500 см^3. Череп отличался высоким лбом, отсутствием сплошного надглазничного валика



Рис. 171. Эволюция черепа

и развитым подбородочным выступом (рис. 171), что свидетельствовало о владении членораздельной речью.

Кроманьонцы изготавливали орудия труда, используя камень, дерево, кость, бивень, рог и сочетая эти материалы, например, при изготовлении стрел, копий и гарпунов. Они сооружали сложные жилища, шили одежду из шкур животных и использовали огонь для приготовления пищи.

Хорошо развитый мозг, общественный характер труда привели к резкому уменьшению зависимости человека от внешней среды, к его попыткам в какой-то мере влиять на среду обитания, к появлению абстрактного мышления и стремлению отражения окружающей действительности в художественных образах — наскальных рисунках, вырезанных из кости фигурках и т.п. Эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и приобрела социальный характер.

Значение возникновения речи в эволюции человека. Признаком, отделяющим человекообразных обезьян от людей, считается масса мозга, равная 750 г. Именно при такой массе мозга ребёнок овладевает речью. Речь древних людей была очень примитивной, но она составляла качественное отличие высшей нервной деятельности человека от высшей нервной деятельности животных. Слово, обозначающее действия, трудовые операции, предметы, а затем и обобщённые понятия, стало важнейшим средством общения между людьми. Речь способствовала более эффективному взаимодействию членов первобытного стада, была необходима при передаче накопленного опыта из поколения в поколение. В борьбе за существование получили преимущество те первобытные стада древних людей, которые стали заботиться о стариках и поддерживать особей, ослабевших физически, но обладавших опытом и выделявшихся своими умственными способностями. Речь содействовала раз-

витию процесса мышления, совершенствованию трудовых процессов, эволюции общественных отношений.

Роль труда в эволюции человека. Такие особенности человека, как высокоразвитая центральная нервная система и речь как средство общения людей; разделение функций верхних и нижних конечностей; неспециализированная рука, способная производить сотни разнообразных и точных движений; создание общества взамен стада, явились результатом трудовой деятельности.

Современный этап эволюции человека. Всё современное человечество принадлежит к одному виду, что подтверждает общность происхождения, сходство строения и плодовитость потомства, возможность браков между представителями разных рас (рис. 172).

Раса — это исторически сложившаяся группа людей, связанная единством происхождения, которое выражается в общих наследственных морфологических и физиологических признаках, варьирующихся в определённых пределах.

Выделяют три большие расы: *австрало-негроидную, европеоидную, монголоидную*. Общий уровень физического и умственного развития одинаков у людей всех рас. Различия между расами сводятся к особенностям цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т.д. Возникли эти различия в процессе приспособления человеческих популяций к местным природным условиям.

Для современного этапа эволюции человека (последние 30—40 тыс. лет) характерно резкое снижение роли биологических факторов. Для эволюции животных решающее значение имеет изменение условий обитания, к которым популяции и виды приспосабливаются путём естественного

Рис. 172. Представители основных рас:
а — европеоидной, *б* — монголоидной, *в* — негроидной



отбора. Человеческие сообщества сами создают для себя среду обитания, освобождаясь тем самым от движущей формы естественного отбора.

Таким образом, ведущую роль в эволюции человечества стали играть социальные факторы, однако жизнедеятельность каждого отдельного человека подчинена биологическим законам. Сохраняет всё своё значение и мутационный процесс как источник генотипической изменчивости. В известной мере действует стабилизирующая форма естественного отбора, устраняя резко выраженные отклонения от средней нормы. Примером действия стабилизирующего отбора служат повышенная смертность недоношенных детей вследствие снижения их жизнеспособности и большая смертность мальчиков в первые годы после рождения вследствие фенотипического проявления неблагоприятных аллелей, локализованных в Х-хромосоме.

Вследствие существования неблагоприятных аллелей в генофонде, приводящих в гомозиготном состоянии к смерти до наступления репродуктивного возраста или препятствующих оставлению потомства, примерно половина зигот, образующихся в каждом поколении людей, не участвует в передаче генов следующему поколению и устраняется из генофонда вида. Около 20% людей вследствие физических особенностей, особенностей поведения, характера, состояния здоровья не вступают в брак. Если родители плодовиты, около 15% зачатых организмов гибнет до рождения, 5% — при рождении и непосредственно после рождения, 3% людей умирают, не достигнув половой зрелости. Эти цифры показывают, как велик «груз» вредных мутаций в генофонде человечества и сколь эффективен стабилизирующий отбор, отметающий нежизнеспособные генотипы.

В наше время изоляция как эволюционный фактор утрачивает своё значение для человека. Исчезновение классовых, религиозных, расовых и других барьеров, повышение частоты смешанных браков усиливают генотипическое разнообразие человечества. В процессе социальной эволюции создаются всё более благоприятные возможности для раскрытия индивидуальности каждого человека. Общественный характер труда позволил человеку выделиться из природы, создать для себя искусственную среду обитания.

В эволюции человека выделяют три стадии: древнейшие люди, древние люди и первые современные люди. В настоящее время на Земле существует только один вид людей — Человек разумный, который представлен тремя большими расами: европеоидной, монголоидной и негроидной. Анатомические особенности тела человека обусловлены развитием его головного мозга, переходом к прямохождению и трудовой деятельности, а внешние отличия (цвет кожи, волос и т.д.), по-видимому, связаны с различиями условий обитания его предков.

Человек — биосоциальное существо, он обладает сознанием, речью, абстрактным мышлением и способен к общественному труду.



Запомните!

Древнейшие люди (архантропы): синантроп, питекантроп, гейдельбергский человек. Древние люди (палеоантропы) — неандертальцы. Первые современные люди (неоантропы) — кроманьонцы. Расы: европеоидная, монголоидная, негроидная. Биосоциальная природа человека.



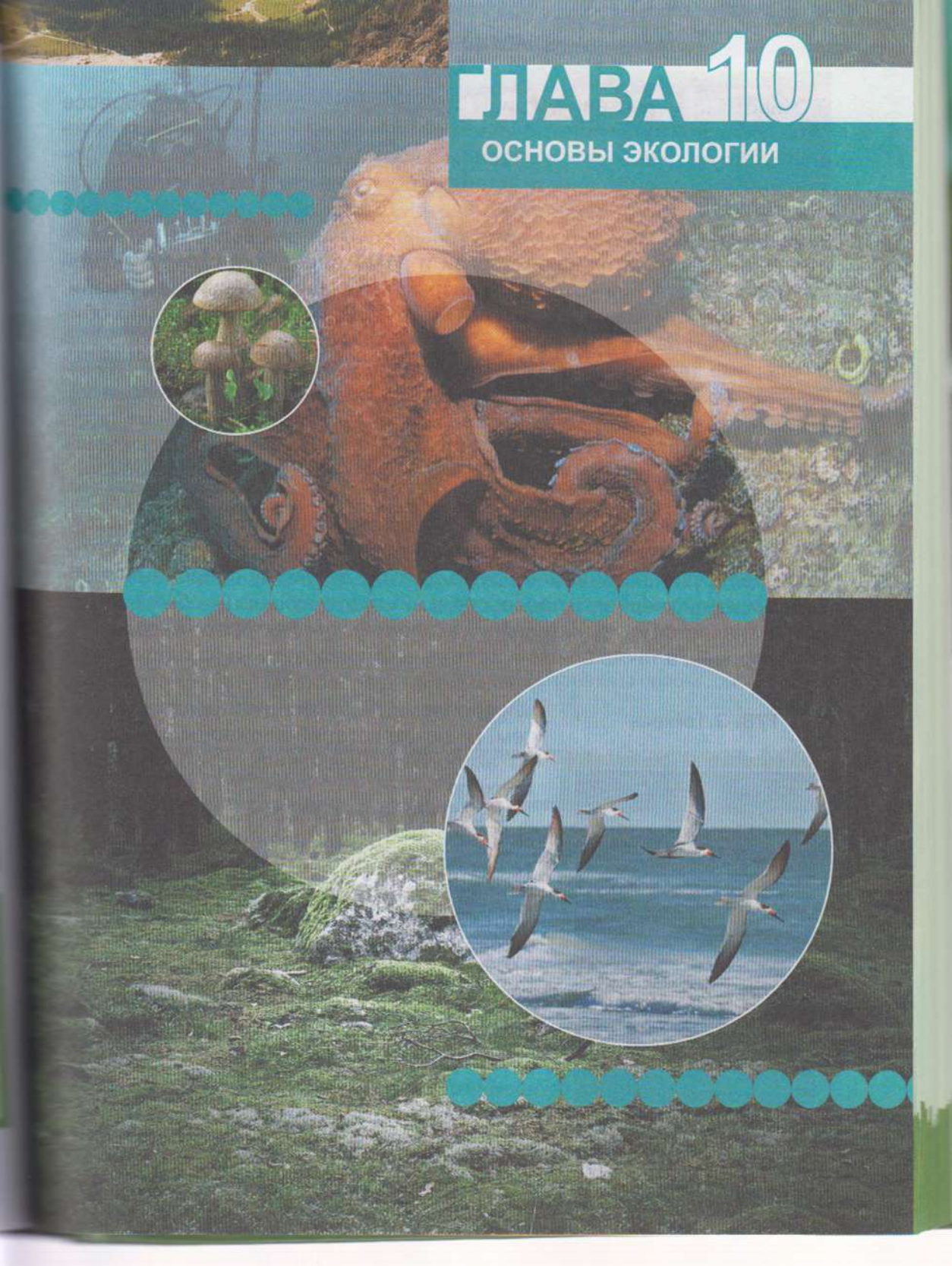
Проверьте свои знания

1. Какие стадии выделяют в процессе становления человека как вида?
2. Охарактеризуйте прогрессивные черты в развитии древнейших людей.
3. На какие группы делились неандертальцы? Дайте их характеристику.
4. Когда появились первые современные люди?
5. Какие факторы явились ведущими в эволюции первых современных людей?
6. Какое значение для эволюции человека имело овладение членораздельной речью?
7. Перечислите основные расы, выделяемые внутри вида Человек разумный.
8. Какая форма естественного отбора действует на человеческие сообщества?
9. Охарактеризуйте современный этап эволюции человека.



Подумайте!

1. Почему неандертальцы были вытеснены кроманьонцами?
2. Что служит доказательством того, что все люди, независимо от расовой принадлежности, относятся к одному виду?
3. На каком основании человека считают биосоциальным существом?



ГЛАВА 10

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

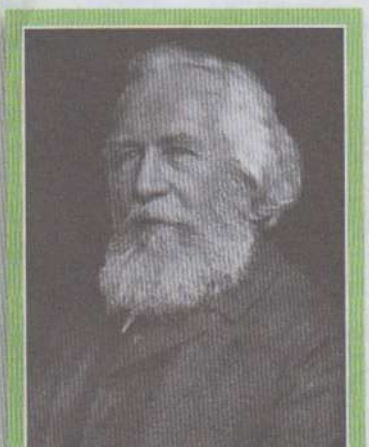
Животные и растения, грибы и бактерии, возникшие в процессе биологической эволюции, существуют не сами по себе, независимо друг от друга, а находятся в тесном взаимодействии — влияют на проявления жизнедеятельности одних и сами зависят от других организмов. Поэтому наиболее полную картину процессов, происходящих на нашей планете, можно получить, только рассмотрев всю совокупность жизненных форм в их взаимосвязи и взаимодействии с окружающей природой, эволюция которой неразрывно связана с развитием жизни. Закономерности взаимоотношений между организмами и средой их обитания изучает наука экология.

Впервые термин «экология» был введён в 1866 г. немецким учёным Эрнстом Геккелем (1834—1919) (рис. 173).

Экология (от *греч.* oikos — жилище, дом) — это наука, изучающая взаимоотношения организмов между собой и с окружающей средой обитания.

Современная экология изучает воздействие окружающей среды на растительные и животные организмы, популяции, виды и экосистемы; взаимодействия организмов друг с другом; структуру природных сообществ и закономерности процессов, в них протекающих. Особым направлением является изучение влияния экологических факторов на человека и его здоровье, а также влияния деятельности человека на природу. Перед учёными и человечеством в целом стоит важная проблема сохранения природных экосистем, решение которой должно основываться на экологических знаниях и экологическом подходе.

Рис. 173. Э. Геккель



В современном мире существуют экологические проблемы, возникшие в результате необдуманных действий людей. Главная задача человечества — сохранить стабильность экосистемы планеты Земля для сохранения жизни будущих поколений.



§ 48. Экологические факторы

Вспомните. *Какие среды обитания вам известны? Какие факторы оказывают влияние на организмы, обитающие в этих средах?*

Как вы думаете. *Что изучает экология? Какой фактор называется ограничивающим? Что такое диапазон выносливости?*

Среда обитания и экологические факторы.

Среда обитания — это часть природы, которая окружает живые организмы и оказывает на них прямое или косвенное воздействие.

Известно несколько природных сред, существенно отличающихся друг от друга условиями обитания: наземно-воздушная, почвенная, водная и организменная.

Экологические факторы — это любые компоненты среды, способные оказывать влияние на организмы.

Различают три группы экологических факторов: абиотические, биотические и антропогенные.

Абиотические факторы — это факторы неживой природы. К ним относятся такие характеристики неживой природы, как температура, свет, влажность, солёность, давление, ветер, течения, рельеф местности и многие другие.

Биотические факторы — это взаимодействия живых организмов друг с другом. Например, отношения между хищниками и их жертвами, паразитами и их хозяевами, конкуренция между особями одного вида за пищу и территорию относятся к факторам живой природы.

Антропогенные факторы — это все формы человеческой деятельности, которая оказывает влияние на природу.

Общие закономерности влияния экологических факторов на организмы. Любой экологический фактор постоянно изменяется как в пространстве, так и во времени. Эти изменения могут быть регулярными

(температура воздуха различается днём и ночью, зимой и летом) и нерегулярными (лесной пожар, наводнение). Один и тот же фактор по-своему проявляется в разных средах обитания. Например, температура сильно колеблется на поверхности суши, но почти постоянна на дне океана или в пещерах. Паразиты живут в условиях избытка пищи, тогда как свободноживущие хищники часто испытывают голод.

Популяции организмов, обитающие в какой-то определённой среде, приспосабливаются к этому непостоянству путём естественного отбора, у них вырабатываются те или иные морфологические и физиологические особенности, позволяющие существовать именно в этих и ни в каких других условиях среды. Для каждого организма существует благоприятная сила воздействия фактора, называемая *зоной оптимума*. Для организмов данного вида любое отклонение от оптимальной интенсивности действия фактора угнетает жизнедеятельность. Границы, за пределами которых наступает гибель организма, называют верхним и нижним *пределами выносливости* (рис. 174).

На организм одновременно влияет множество факторов среды. По отношению к одним факторам организмы обладают широким *диапазоном выносливости* и выдерживают значительные отклонения интенсивности фактора от оптимальной величины. К другим факторам организмы приспособлены только в узком диапазоне их изменений и выдерживают лишь небольшие отклонения от оптимума. Например, для некоторых антарктических видов рыб, адаптированных к холоду, диапазон переносимых температур составляет всего 4 °С (от −2 до +2 °С). С повышением температуры до 0 °С активность обмена веществ возрастает, но при дальнейшем её увеличении интенсивность метаболизма падает, и при +1,9 °С рыбы перестают двигаться, впадая в тепловое оцепенение. В то же время рыбы, обитающие в водоёмах пустынь, выдерживают температуры от +10 до +40 °С. Широким диапазоном выносливости к колебаниям температуры обладают животные, обитающие в высоких широтах. Так, песцы в тундре могут переносить колебания температуры в пределах 80 °С (от −55 до +30 °С). Устойчивы к холодам сибирские растения. Растения же тропических лесов могут существовать в достаточно узких пределах изменений температуры: её снижение до +5 °С оказывает на них губительное действие.

По отношению к факторам среды различают виды теплолюбивые и холодолюбивые, влаго- и сухолюбивые, приспособленные к высокой или низкой солёности воды. Для водных животных большое значение имеет концентрация кислорода в воде. Например, молодь ручьевой форели хорошо развивается только при высокой концентрации кислорода, а другие виды рыб — сом, карп, приспособленные к обитанию в застойных водах, — хорошо переносят низкое содержание кислорода.

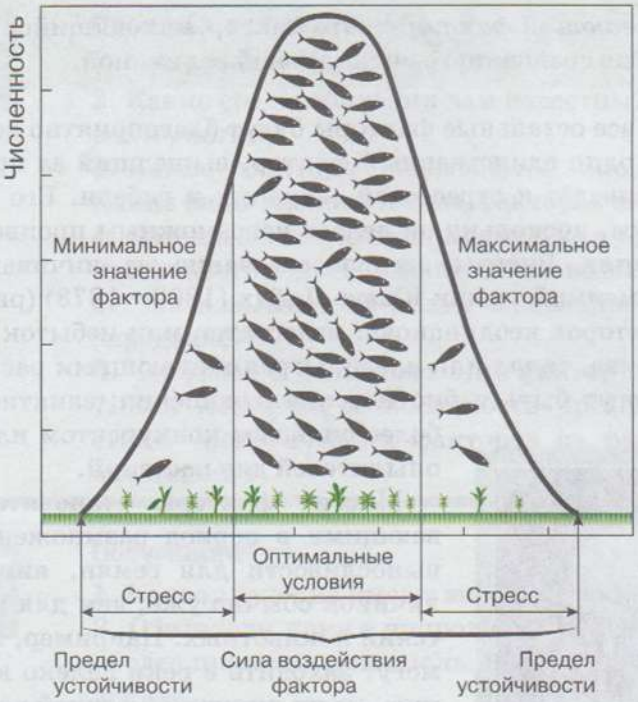


Рис. 174. Действие экологического фактора на организм

Отличается отношение организмов и к содержанию в среде химических элементов. Например, на бедных азотом почвах хорошо растёт клевер, а крапива же поселяется только там, где этого химического элемента много: под деревьями в местах массового гнездования птиц, в местах скопления пищевых отходов или навоза. Организмы с широким диапазоном выносливости ко всем факторам среды более распространены, чем существа, имеющие узкий диапазон и нуждающиеся в большем постоянстве условий среды.

На разных этапах онтогенеза организмы могут проявлять неодинаковую выносливость к тому или иному фактору. Например, у бабочки мельничной огнёвки — одного из вредителей муки и зерновых продуктов — критическая минимальная температура для гусениц −7 °С, для взрослых форм −22 °С, а для яиц −27 °С. Таким образом, мороз −10 °С погубит гусениц, но будет безвреден для яиц и взрослых форм.

Ограничивающий фактор. Отклонение интенсивности одного какого-либо фактора от оптимальной величины может сузить пределы выносливости организма к другому фактору. Так, например, при уменьшении количества азота в почве снижается засухоустойчивость злаков.

Ограничивающий фактор — это фактор, находящийся в недостатке или избытке по сравнению с оптимальной величиной.

Даже если все остальные факторы будут благоприятно воздействовать на организм, один-единственный фактор, вышедший за пределы своего оптимума, приведёт к стрессовой ситуации и гибели. Его называют ограничивающим, поскольку он делает невозможным процветание вида в данных условиях. Впервые на существование ограничивающих факторов указал немецкий химик Юстус Либих (1803—1873) (рис. 175). Природа этих факторов неодинакова: недостаток или избыток химического элемента в почве, тепла или влаги. Ограничивающими распространение факторами могут быть и биотические отношения: занятие территории более сильным конкурентом или недостаток опылителей для растений.

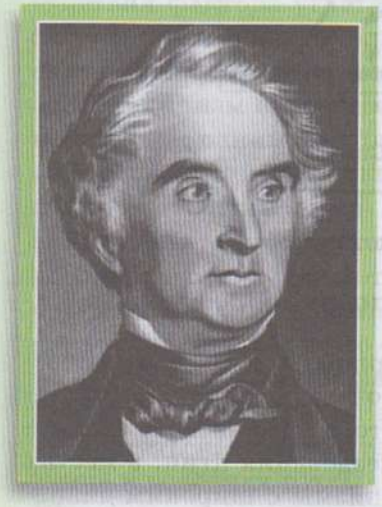


Рис. 175. Ю. Либих

Многие факторы становятся ограничивающими в период размножения. Пределы выносливости для семян, яиц, эмбрионов, личинок обычно у́же, чем для взрослых растений и животных. Например, многие крабы могут заходить в реки далеко вверх по течению, но их личинки в речной воде развиваться не могут, и это кладёт предел распространению вида. Ареал промысловых птиц тоже часто определяется влиянием климата на яйца или птенцов, а не на взрослых особей.

Выявление ограничивающих факторов очень важно в практическом отношении. Так, пшеница плохо растёт на кислых почвах, а внесение в почву извести позволяет значительно повысить урожайность.

Все экологические факторы действуют взаимосвязанно, поэтому в процессе эволюции организмы приспосабливаются не к каждому фактору в отдельности, а сразу к их комплексу.



Запомните!

Экология. Экологические факторы: абиотические, биотические и антропогенные. Зона оптимума. Пределы выносливости. Диапазон выносливости. Ограничивающий фактор.



Проверьте свои знания

1. Что изучает экология?
2. Какие среды обитания вам известны? Дайте их характеристику.
3. Какие факторы называются экологическими? Какие виды экологических факторов вам известны?
4. Как называют благоприятную для организмов интенсивность действия фактора внешней среды?
5. Что называют пределом выносливости и что его определяет?
6. Что такое ограничивающий фактор?
7. Как меняется выносливость организмов к действию экологических факторов на разных стадиях онтогенеза?



Подумайте!

1. Какое значение имеют экологические знания?
2. Обитатели каких природных зон будут иметь наиболее широкие диапазоны выносливости? Ответ поясните.



§ 49. Абиотические факторы среды

Вспомните. *Какие факторы называются абиотическими? Что такое терморегуляция? Какие организмы способны к терморегуляции?*

Как вы думаете. *Можно ли по внешнему виду организма определить, в каких условиях он обитает? Какие лучи входят в состав солнечного спектра? Каково их значение для живых организмов?*

В ходе эволюции организмы приспосабливаются к абиотическим факторам и сами участвуют в формировании абиотической среды. Например,

клубеньковые бактерии насыщают почву азотом, растения увлажняют воздух, препятствуют эрозии и удерживают влагу в земле, животные-фильтраторы очищают водоёмы от органических загрязнений, в процессе дыхания живые организмы поглощают кислород и выделяют углекислый газ, изменяя состав атмосферного воздуха и т.д. Факторы неживой природы, в свою очередь, оказывают существенное влияние на живые организмы.

Температура — один из важнейших абиотических факторов, который влияет на большинство физических и химических процессов, связанных с жизнедеятельностью организмов.

Различают организмы с непостоянной температурой тела — *холоднокровные* и организмы с постоянной температурой тела — *теплокровные* (рис. 176). Температура тела холоднокровных животных зависит от температуры окружающей среды. Её повышение вызывает у них интенсификацию жизненных процессов и ускорение развития, а понижение приводит к замедлению этих процессов. Теплокровные животные в значительно меньшей степени зависят от температуры окружающей среды. Они способны к терморегуляции.

Рис. 176. Группы животных по отношению к температуре окружающей среды





Терморегуляция — это способность организмов поддерживать температуру своего тела на относительно постоянном уровне, независимо от температуры окружающей среды.

Ароморфные изменения строения позволили таким животным, птицам и млекопитающим сохранять активность при очень резких перепадах температур и освоить практически все места обитания.

Некоторые существа, особенно в стадии покоя, способны существовать при очень низких температурах. Например, отдельные виды бактерий выдерживают охлаждение до −200 °С, а некоторые водоросли могут жить и размножаться в горячих источниках при температуре 80—88 °С. Большинство видов приспособлено к довольно узкому диапазону колебания температур. В воде он значительно меньше, чем на суше, соответственно и пределы выносливости к колебаниям температуры у водных организмов уже, чем у наземных. Хотя наземные организмы приспособились к значительным колебаниям температуры среды, оптимальная температура для их жизнедеятельности находится в сравнительно узких пределах 15—30 °С.

Температура меняется в течение суток и в связи со сменой сезонов. Организмы, которые обычно подвергаются воздействию сезонных температур, что наблюдается в умеренных зонах, хуже переносят постоянную температуру. Однако резкие колебания температуры — сильные морозы или зной — также неблагоприятны для них.

Существует много приспособлений для борьбы с охлаждением или перегревом. С наступлением зимы растения и холоднокровные животные впадают в состояние зимнего покоя. Интенсивность обмена веществ у них резко снижается, в тканях запасается много жиров и углеводов. Количество воды в клетках уменьшается, зато накапливаются сахара и глицерин, препятствующие замерзанию. В жаркое время года включаются физиологические механизмы, защищающие от перегрева. У растений усиливается испарение воды через устьица, что приводит к понижению температуры листьев. У животных в этих условиях также усиливается испарение воды через дыхательную систему и кожные покровы.

Таким образом, температура окружающей среды оказывает существенное влияние на организмы и часто выступает в роли ограничивающего фактора.

Свет в форме солнечной радиации обеспечивает все жизненные процессы на Земле. Для организмов важны длина волны воспринимаемого излучения, его интенсивность и продолжительность воздействия.

Ультрафиолетовые лучи с длиной волны более 0,3 мкм составляют примерно 10% лучистой энергии, достигающей земной поверхности. В небольших дозах они необходимы животным и человеку. Под их воздействием в организме образуется витамин D. Насекомые зрительно различают ультрафиолетовые лучи и пользуются этим для ориентации на местности в облачную погоду.

Наибольшее влияние на организм оказывает видимый свет с длиной волны 0,4—0,75 мкм. Энергия видимого света составляет около 45% общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Видимый свет менее всего ослабляется при прохождении через плотные облака и воду. Поэтому фотосинтез может идти и при пасмурной погоде, и под слоем воды определённой толщины. В процессе эволюции преимущество получили растения, пигменты которых поглощали часть спектра излучения Солнца, наиболее богатую энергией. Синий (0,4—0,5 мкм) и красный (0,6—0,7 мкм) свет особенно сильно поглощается хлорофиллом. Видимый свет также обеспечивает возможность животных ориентироваться в пространстве.

Инфракрасные лучи солнечного спектра являются источником тепловой энергии.

В зависимости от условий обитания растения адаптируются к тени — *теневыносливые растения* или, напротив, к яркому солнцу — *светолюбивые растения*. К последней группе относятся, например, хлебные злаки. Однако и у светолюбивых растений увеличение интенсивности освещения сверх оптимальной подавляет фотосинтез, поэтому в тропиках трудно получить высокие урожаи культур, богатых белком.

Очень важную роль в регуляции активности живых организмов и их развития играет продолжительность воздействия света — фотопериод. В умеренных зонах, севернее и южнее экватора, цикл развития растений и животных приурочен к сезонам года и подготовка к изменению температурных условий осуществляется на основе сигнала — длины дня, которая в отличие от других сезонных факторов в определённое время года в данном месте всегда одинакова.

Фотопериодизм — это реакция организмов на изменение длины светового дня.

Фотопериод представляет собой как бы пусковой механизм, включающий физиологические процессы, последовательно приводящие к росту, цветению растений весной, плодоношению летом и сбрасыванию ими листьев осенью (рис. 177), а также к линьке и накоплению жира, миграции и размножению у птиц и млекопитающих, наступлению стадии покоя у

насекомых. Изменение длины дня воспринимается органами зрения у животных или специальными пигментами в листьях растений.

Кроме сезонных изменений смена дня и ночи определяет суточный ритм активности как целых организмов, так и физиологических процессов. Способность организмов ощущать время, наличие у них «биологических часов» — важное приспособление, обеспечивающее выживание.



Рис. 177. Листопад

Влажность. Вода — необходимый компонент клетки, поэтому количество её в тех или иных местах обитания служит ограничивающим фактором для растений и животных и определяет характер флоры и фауны в данной местности. Избыток воды в почве приводит к развитию болотной растительности (рис. 178), а недостаток — к формированию пустынных почв. В зависимости от влажности почвы и годового количества осадков в разных природных зонах планеты меняется видовой состав растительных сообществ. Широколиственные леса сменяются мелколиственными, которые переходят в лесостепь. При дальнейшем повышении сухости почвы высокотравье уступает место низкотравью (рис. 179). При годовом количестве осадков 250 мм и менее развивается пустынный ландшафт. Неравномерное распределение осадков по временам года также является важным ограничивающим фактором для организмов.

Также в природе происходят суточные колебания влажности воздуха, которые наряду со светом и температурой регулируют активность орга-

Рис. 178. Болотная растительность



Рис. 179. Степная растительность





Рис. 180. Растения, приспособленные к недостатку влаги

низмов. Влажность как экологический фактор важна и тем, что изменяет эффект температуры. Температура оказывает более выраженное влияние на организм, если влажность очень высока или низка. Точно так же роль влажности повышается, если температура близка к пределам выносливости данного вида. Для видов растений и животных, обитающих в зонах с недостаточной степенью увлажнения, характерно наличие эффективных приспособлений к неблагоприятным условиям засушливости (рис. 180). У растений мощно развита корневая система, повышено осмотическое давление клеточного сока, способствующее удержанию воды в тканях, утолщена кутикула листа, сильно уменьшена или превращена в колючки листовая пластинка. У некоторых растений (саксаул) листья утрачиваются, а фотосинтез осуществляется зелёными стеблями. При отсутствии воды рост пустынных растений прекращается. Кактусы способны запасать большие количества воды в тканях и экономно её расходовать.

У пустынных животных также есть целый ряд физиологических приспособлений, позволяющих переносить недостаток воды. Мелкие животные — грызуны, пресмыкающиеся, членистоногие — извлекают воду из пищи. Источником воды служит и жир, накапливающийся у некоторых животных в больших количествах (горб у верблюдов). В жаркое время года многие животные, например грызуны и черепахи, впадают в спячку, продолжающуюся несколько месяцев.

Основными абиотическими факторами являются температура, свет и влажность. Однако распространение тех или иных видов зависит и от других факторов неживой природы: ветра, радиации, засолённости, атмосферного давления и т.д.



Запомните!

Абиотические факторы среды: температура, свет, влажность. Животные теплокровные и холоднокровные. Терморегуляция. Растения теневыносливые и светолюбивые. Фотопериодизм.



Проверьте свои знания

1. Какие факторы среды называются абиотическими? Приведите примеры.
2. Какие животные называются холоднокровными? Приведите примеры.
3. Как теплокровные животные осуществляют терморегуляцию? Какие прогрессивные изменения строения их тела (ароморфозы) этому способствуют?
4. Какие лучи входят в состав солнечного спектра?
5. Какую роль для жизнедеятельности организмов играют ультрафиолетовые лучи?
6. Укажите, какая часть спектра видимого излучения Солнца наиболее активно поглощается хлорофиллом зелёных растений.
7. Перечислите приспособления растений к условиям освещения. Какие растения называются теневыносливыми, а какие — светолюбивыми?
8. Какую роль в жизнедеятельности организмов играет продолжительность освещения (фотопериод)?
9. Какую роль играет вода в жизнедеятельности организмов? В формировании видового состава биоценозов?
10. Какие приспособления в условиях недостатка воды развиваются у растений? Животных?



Подумайте!

1. Как по внешнему виду отличить растение, произрастающее в тундре? В пустыне?
2. По каким признакам можно отличить светолюбивое растение от теневыносливого?



§ 50. Биотические факторы среды

Вспомните. *Какие факторы называются биотическими? Что такое симбиоз? В чем различие основного и промежуточного хозяина паразита?*

Как вы думаете. *Какие организмы называют нахлебниками? Квартирантами? Чем отличаются хищники от паразитов?*

Под биотическими факторами понимают совокупность взаимных влияний организмов друг на друга, от которых зависят питание, размножение и распространение представителей каждого вида. Взаимосвязи между организмами чрезвычайно разнообразны, но среди них можно выделить определённые типы отношений, которые имеют много общего у организмов разных систематических групп

Пищевые связи. Их называют также *трофическими* (от *греч.* trope — питание, пища). От этих связей напрямую зависит жизнь организмов, обеспеченность их энергией. Пищевые связи носят всеобщий характер, так как на Земле нет видов, которые не служили бы пищей другим или сами не использовали бы для этих целей другие виды.

В результате пищевой зависимости организмов друг от друга сформировались сложные взаимоотношения между видами.

Рис. 181. Хищничество



Отношения «хищник — жертва» (хищничество). Хищниками называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят и умерщвляют (рис. 181). Хищничество встречается не только среди позвоночных животных, но и среди простейших. Среди одноклеточных особенно богат хищными видами класс Инфузории, некоторые виды которых успешно нападают на представителей других видов простейших. Встречаются среди хищников и растения, например росянка, не-

пентес, венерина мухоловка (рис. 182) и др. У встречающейся на территории России росянки круглолистной листья собраны в прикорневую розетку, вся верхняя сторона и края каждого листа усажены железистыми волосками. В центре листа волоски короткие, а по краям — длинные. На кончике каждого волоска выделяется капелька липкой густой слизи, к которой прилипают мелкие насекомые. Пытаясь освободиться, насекомое бьётся и этим запускает механизм складывания листка. Когда лист полностью закрывает жертву, она начинает перевариваться, потому что слизь содержит пищеварительные ферменты.

Частным случаем хищничества является *каннибализм* — поедание особей своего вида, чаще всего молоди. Каннибализм типичен для паукообразных, рыб и даже для некоторых крупных млекопитающих, например белых медведей.

Для хищников характерно наличие приспособлений для поиска, захватывания и умерщвления добычи. Это развитые органы чувств, острые когти и зубы, сложное охотничье поведение и др. Жертвы, в свою очередь, тоже снабжены приспособлениями, но только для защиты.

В процессе эволюции организмы, связанные взаимоотношениями «хищник — жертва», постоянно друг друга совершенствуют. Среди хищников выживают в основном самые сильные, быстрые животные, умеющие охотиться на разную добычу. Хотя у всех хищников есть предпочитаемые виды жертв, сокращение их численности или массовое размножение нетипичных объектов охоты заставляет переключаться на другую добычу. Так, сокол сапсан обычно добывает пищу в воздухе, но

Рис. 182. Хищное растение венерина мухоловка



при массовом размножении леммингов охотно схватывает их с земли, получая таким образом преимущество перед другими хищниками, которые специализируются только на одном виде жертв. Среди жертв соответственно выживают в основном особи с наилучшими приспособлениями для защиты. Твёрдые панцири и иглы, острые рога и копыта, способность затаиваться и путать следы — всё это и многое другое позволяет избежать гибели.

Отношения «паразит — хозяин» (паразитизм). Паразитами являются организмы, которые в отличие от хищников не умерщвляют, а изнуряют своего хозяина. Поселяясь на поверхности или внутри организма хозяина, паразиты получают не только постоянный источник питания, но и среду обитания, характеризующуюся постоянством условий. Тело хозяина защищает организм паразита от врагов и неблагоприятных факторов среды. Паразитический образ жизни приводит к глубоким изменениям в строении и жизнедеятельности паразитов. Многие утрачивают отдельные органы и целые системы — органы зрения, передвижения, пищеварения. Зато у них развиваются специальные приспособления, например присоски или крючки, чтобы удерживаться в кишечнике хозяина, а продуктивность возрастает в десятки раз. Например, свиной цепень за сутки образует до 5 млн яиц. Среди паразитов есть и растения, например раффлезия, повилика (рис. 183), омела и др. Поселяясь на теле хозяина, они утрачивают корни и листья, но семян образуют очень много, и семена эти могут очень долго сохранять всхожесть. Все это увеличивает вероятность контакта с организмом хозяина и обеспечивает процветание вида.

Рис. 183. Повилика — растение-паразит



Различают несколько форм паразитизма. Они могут быть временными, в случае, когда паразит встречается с хозяином только во время питания. К таким паразитам, например, относят комаров, клопов и других кровососущих насекомых. К числу постоянных паразитов, тех, кто не покидает организма хозяина, относят, например, малярийного плазмодия, дизентерийную амёбу, печёночного сосальщика, чесоточного зудня и многих других.

Одной из форм паразитизма является *гнездовой паразитизм*. Например, обыкновенная кукушка откладывает свои яйца в гнёзда более 100 видов птиц. Её птенцы развиваются быстрее, чем птенцы хозяина гнезда, и, вылупившись первым, кукушонок выталкивает остальных птенцов.

Некоторые формы паразитизма человек использует в качестве биологического метода борьбы с вредителями. Например, существуют паразитические отношения, которые всегда заканчиваются гибелью хозяина. Известны насекомые-наездники (рис. 184) и насекомые-яйцееды, которые откладывают свои яйца в тела или яйца других насекомых. Личинки выходят из этих яиц и съедают организм хозяина изнутри.

В процессе эволюции среди паразитов выживают те виды, которые оставляют наибольшее число потомков и как можно дольше не уничтожают своего хозяина. Однако среди потенциальных хозяев тоже происходит отбор — сохраняются преимущественно особи, у которых сопротивляемость организма выше. Например, в крови африканских антилоп часто обнаруживаются жгутиковые простейшие — трипаносомы, переносчиком которых является муха цеце. Антилопам трипаносомы не приносят ощутимого вреда, но если с укусом мухи они попадают в кровь человека, то у него развивается сонная болезнь, приводящая к смертельному исходу.

Рис. 184. Насекомое-наездник



Конкуренция. Ресурсы, необходимые для жизни, в природе почти всегда ограничены. Конкуренция возникает, когда у близких видов, обитающих на одной территории, наблюдаются сходные потребности. Для них сокращаются возможности овладения пищевыми ресурсами, убежищами и местами для размножения. Растения конкурируют за свет, воду и минеральные ресурсы. Часто конкуренты активно действуют друг на друга. У животных случаются случаи прямого нападения

представителей одного вида на другой, не связанные с хищничеством. Например, волки часто изгоняют лисиц со своей территории и занимают их норы. Однако чаще всего виды не взаимодействуют напрямую. Просто успех одного (быстрый рост, многочисленность потомства, сложное поведение) является неуспехом другого. В результате конкуренции в биоценозах уживаются только те виды, которые смогли разойтись в требованиях к ресурсам, в противном случае один вид обязательно вытесняет другой.

Конкуренция неблагоприятна для обоих взаимодействующих видов, каждый из них выиграл бы в отсутствие другого, однако она является одним из мощных факторов эволюции, так как приводит к расхождению видов по требованиям и увеличению видового разнообразия в природе.

Мутуалистические связи (от *лат.* mutuus — взаимный). Так называют взаимовыгодные отношения, когда совместное существование видов повышает шансы каждого из них выжить в борьбе за существование. Как и без пищевых отношений, без этих связей невозможно формирование устойчивых сообществ.

Взаимоотношения цветковых растений и их опылителей, некоторых видов деревьев и их микоризных грибов, ягодных кустарников и животных-распространителей их семян, жвачных копытных и их желудочной микрофлоры — широко известные примеры таких взаимовыгодных связей.

В тропических морях на небольших глубинах обитают своеобразные кишечнополостные животные, относящиеся к коралловым полипам, — актинии. В отличие от других кораллов они лишены твёрдого скелета и имеют вид небольшого цилиндра, окаймлённого на верхнем конце венчиком щупалец. Как и все кораллы, актинии ведут сидячий образ жизни. Однако нередко можно видеть, как актинии медленно перемещаются по морскому дну. Это бывает в тех случаях, когда актиния поселяется на пустой раковине какого-нибудь моллюска, а в ней находит убежище рак-отшельник. Перемещаясь, он «возит» на себе раковину вместе с актинией (рис. 185). Такое сожительство взаимовыгодно. Рак увеличивает пространство, используемое полипом для ловли добычи,

Рис. 185. Актиния и рак-отшельник





Рис. 186. Лишайник



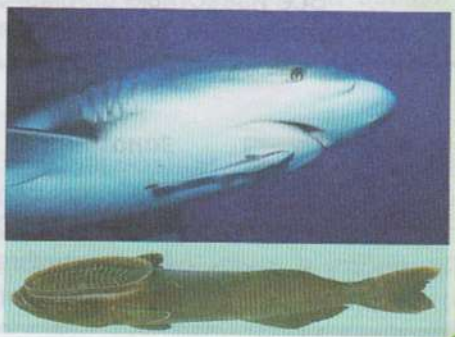
Рис. 187. Клубеньки на корнях бобовых растений

часть которой, поражённая стрекательными клетками актинии, не захватывается, падает на дно и поедается раком. Польза для обоих организмов очевидна, но связь их не обязательна. И рак, и актиния могут существовать самостоятельно.

Иногда мутуалистические отношения заходят так далеко, что превращаются в тесное физическое сожительство (***симбиоз***), когда представители разных видов образуют как бы один организм или одну колонию. Например, лишайники, представляющие симбиоз грибов и водорослей (рис. 186); бобовые растения с клубеньковыми бактериями (рис. 187); некоторые светящиеся рыбы и кальмары, у которых органы свечения представляют вместилища особых бактерий.

Комменсализм — одна из распространённых форм мутуалистических связей, при которой один вид получает пользу, а другому это безразлично. Например, в открытом океане акул, китов, морских черепах сопровождают небольшие рыбы-прилипалы (рис. 188), которые кормятся остатками пищи и экскрементами этих животных. Такая форма комменсализма получила название *нахлебничество*.

Рис. 188. Рыба-прилипала на акуле



Очень часто тела или места обитания животных служат убежищем для организмов других видов. Эта форма взаимоотношений получила название *квартирантство*. Мальки рыб прячутся под зонтиками медуз, а в гнёздах птиц живут мелкие клещи и на-

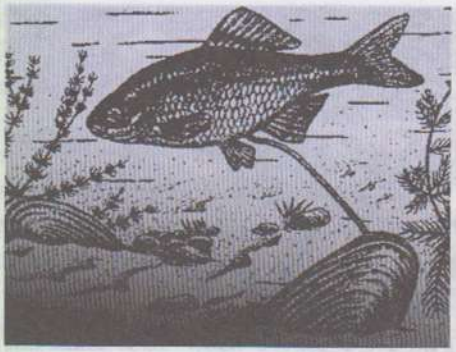


Рис. 189. Квартирантство



Рис. 190. Копытные животные африканских саванн

секомые. Особую важность приобретает использование чужих жилищ для сохранения потомства. Например, пресноводная рыба горчак откладывает икру в мантийную полость двустворчатого моллюска беззубки (рис. 189).

Ещё одной формой подобных связей является *сотрапезничество*, которое возникает, когда организмы разных видов начинают использовать разные части одного и того же ресурса. Например, копытные животные, обитающие в саванне, поедают разные части растений (рис. 190). Одни виды съедают верхушки трав, другие предпочитают есть стебли, а третьи — прикорневые розетки, и каждому виду достаётся пища. Сотрапезничество позволяет сходным видам избежать конкуренции.

Наличие и переплетение разнообразных биотических связей в природе вызывает так называемые «цепные реакции», когда в результате уничтожения или, наоборот, внедрения человеком отдельных видов может измениться все сообщество. Поэтому так важно знать и формы этих связей, и их количественные характеристики.

Все известные формы биотических связей между видами служат регуляторами численности животных и растений в биоценозе, определяя его устойчивость.



Запомните!

Биотические факторы среды. Пищевые (трофические) связи. Хищничество. Паразитизм. Конкуренция. Мутуалистические связи. Симбиоз. Комменсализм (сотрапезничество, нахлебничество, квартирантство).



Проверьте свои знания

1. Какие связи называются биотическими?
2. Опишите трофические связи между организмами.
3. Какие приспособления к хищничеству есть у животных? Можно ли считать, что хищники играют роль санитаров, оздоровителей популяций своих жертв?
4. Охарактеризуйте взаимоотношения «паразит — хозяин».
5. В чём отличие хищничества от паразитизма?
6. Что такое гнездовой паразитизм?
7. Между какими организмами возникает конкуренция? К каким результатам могут привести конкурентные взаимоотношения?
8. Приведите примеры конкурентных отношений между птицами в городе? Как избегают конкуренции птицы, живущие в одном лесу?
9. Приведите примеры мутуалистических взаимоотношений между организмами?
10. Чем комменсализм отличается от истинного симбиоза?



Подумайте!

1. Почему очень редко хищники могут полностью уничтожить популяции своих жертв?
2. Чем опасна специализация хищников на один вид добычи?
3. Какое значение имеют изменения организмов, вызванные их переходом к паразитическому образу жизни?
4. В чём отличие хищничества от паразитизма?
5. Почему насекомых-наездников относят к паразитам, а не к хищникам?

Это интересно!

1. Примером необязательной, но взаимовыгодной связи являются взаимоотношения мелких рыбок семейства губановых и крупных хищных рыб. Среди губановых имеются рыбы-чистильщики, освобождающие хищников от наружных паразитов, находящихся на их коже, в жаберной и ротовой полостях. Известны креветки, выполняющие ту же роль, что и

губаны. Рыбы, мелкие и крупные, приплывают к местам, где их ожидают креветки, принимают определённую позу — ложатся на бок, открывают пасть и ждут, пока с них не соберут паразитов. Встречается такое явление и среди позвоночных животных. Многие птицы кормятся на копытных, выбирая из их шерсти паразитов — клещей. Столь же часто птицы выщипывают зимнюю шерсть у оленей, лосей, коров и т.д. во время линьки, используя её при постройке гнёзд.

2. У человека некоторые паразиты не только снижают интенсивность жизнедеятельности, но зачастую приводят к инвалидности. В странах с тропическим и субтропическим климатом широко распространены круглые черви нитчатки, получившие это название благодаря нитевидной форме тела. Они имеют 5—10 см в длину и 0,2—0,36 мм в толщину. Поселяясь в лимфатических сосудах, нитчатки могут закупоривать их просвет и тем самым нарушать отток лимфы. Объём поражённого органа резко увеличивается, достигая громадных размеров. Если закупориваются лимфатические сосуды нижних конечностей, развивается слоновость.



§ 51. Структура экосистем

Вспомните. *Какие организмы называются автотрофами? Гетеротрофами?*

Как вы думаете. *Что такое экосистема? В чём различие понятий «биоценоз» и «биогеоценоз»? Какие виды называют средообразующими?*

Под действием абиотических и биотических факторов в природе формируются устойчивые сообщества живых организмов.

Биоценоз (сообщество) — это совокупность сосуществующих на определённой территории популяций разных видов живых организмов и все взаимодействия между ними.

Биоценоз подразделяют на *фитоценоз* (сообщество растений) и *зооценоз* (сообщество животных). Однако эти понятия не включают в себя ком-

поненты неживой природы — *биотоп*, поэтому в экологии чаще используют понятие «экосистема».

Экосистема — это устойчивое сообщество растений, животных и микроорганизмов на определённой территории, находящихся в постоянном взаимодействии с компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы (рис. 191).

Важно отметить, что это понятие очень широкое. Хвойный лес и болото, гниющий пень и лужа на дороге, аквариум и городской парк и даже вся биосфера планеты являются экосистемами. Они могут быть естественными и искусственно созданными человеком, могут существенно различаться по масштабам и возрасту, но в их состав обязательно будут входить тесно взаимодействующие компоненты живой и неживой природы.

Биогеоценоз — это экосистема, границы которой определены растительным сообществом.

Видовая структура экосистемы. Сообщество любой экосистемы характеризуется видовым разнообразием.

Видовое разнообразие — это число видов, входящих в биоценоз экосистемы, и их количественное соотношение.

Большое видовое разнообразие в пределах экосистемы является показателем её устойчивости. Высокая численность особей в популяциях свидетельствует о том, что данные виды оптимально приспособлены к конкретным условиям и важны для стабильного существования данной системы.

Рис. 191. Структура экосистемы (схема)



Подсчитать число особей в популяции обычно достаточно сложно, поэтому, характеризуя видовую структуру экосистемы, часто используют понятие *плотность популяции*. Она определяется количеством особей вида на единицу поверхности.

Виды, входящие в сообщество, могут быть массовыми, малочисленными и редкими. Массовые виды представлены всегда большим числом особей. Некоторые из них являются *средообразующими*, они своей жизнедеятельностью создают условия для обитания других видов. Например, особенности биоценоза елового леса (повышенная влажность, затенённость) связаны с елью как наиболее многочисленным растительным видом на данной территории.

Пространственная структура экосистемы. Помимо разнообразия видового состава, биоценозы характеризуются сложной пространственной структурой. Рассмотрим биоценоз лиственного леса (рис. 192). Растения, обитающие в лесу, различаются по высоте их надземных частей. В связи с этим в растительных сообществах выделяют несколько «этажей», или *ярусов*. Первый ярус — высокие (большие) деревья — составляют самые светолюбивые виды, такие, как дуб, липа. Второй ярус включает более низкие деревья — грушу, клён, яблоню, а также молодые растения первого яруса. Третий ярус состоит из кустарников — лещины, бересклета, калины и др. Четвёртый ярус — травянистый. Такими же этажами распределены в почве и корни растений. Ярусность надземных частей растений и их корней позволяет лучше использовать солнечный свет и минеральные запасы почвы.

Рис. 192. Ярусная структура лиственного леса



В травяном ярусе в течение сезона происходит смена растительного покрова. Одна группа трав, называемая эфемерами, светолюбивые — медуница, хохлатка, ветреница — начинает рост ранней весной, когда нет листвы на деревьях и поверхность почвы ярко освещена. Эти травы за короткий срок успевают образовать цветки, дать плоды и накопить запасные питательные вещества. Летом на этих местах под покровом распустившихся деревьев развиваются теневыносливые растения.

Кроме растений в лесу обитают и другие организмы. В почве живут бактерии, грибы, водоросли, простейшие, круглые и кольчатые черви, личинки насекомых (например, майского жука) и взрослые насекомые. В травяном и кустарниковом ярусах встречаются различные жуки, клещи, сплетают свои сети пауки. Выше, в кронах лиственных деревьев, обильны гусеницы пядениц, шелкопрядов, листовёрток, взрослые формы жуков-листоедов, хрущей. В очень больших количествах в лиственных лесах встречаются виды, питающиеся соком растений, — тли, червецы, клопы, а также потребители древесины.

В наземных ярусах обитают также многочисленные позвоночные — амфибии (лягушки, жабы), рептилии (змеи, ящерицы), разнообразные птицы, из млекопитающих — грызуны (полёвки, мыши), копытные (лоси, олени), хищники (лисица, волк). Верхнюю часть почвенного яруса осваивают кроты и землеройки.

Помимо ярусности, в сообществах наблюдается *листовая мозаика*, при которой каждый лист растения занимает такое положение, которое позволяет ему получать максимальное количество солнечного света и не затенять соседние.

Экологическая структура экосистемы. Все живые организмы, населяющие экосистемы, выполняют определённые функции, и в связи с этим их можно разделить на группы: продуценты, консументы и редуценты (рис. 193). Наличие этих групп является показателем стабильного существования системы.

Продуценты — это группа автотрофных организмов, которые способны создавать органические вещества, являющиеся пищей для всех остальных существ. Основными продуцентами (производителями) являются зелёные растения, а также некоторые бактерии.

Консументы — это группа гетеротрофных организмов, которые потребляют готовые органические вещества. К ним относятся самые разнообразные живые организмы — от бактерий до крупных млекопитающих.

Редуценты — это организмы, которые перерабатывают мёртвое органическое вещество, разлагая его до минеральных соединений, которые снова могут быть использованы продуцентами. К ним относятся многие бактерии, грибы, термиты, многоножки, дождевые черви и т.п.

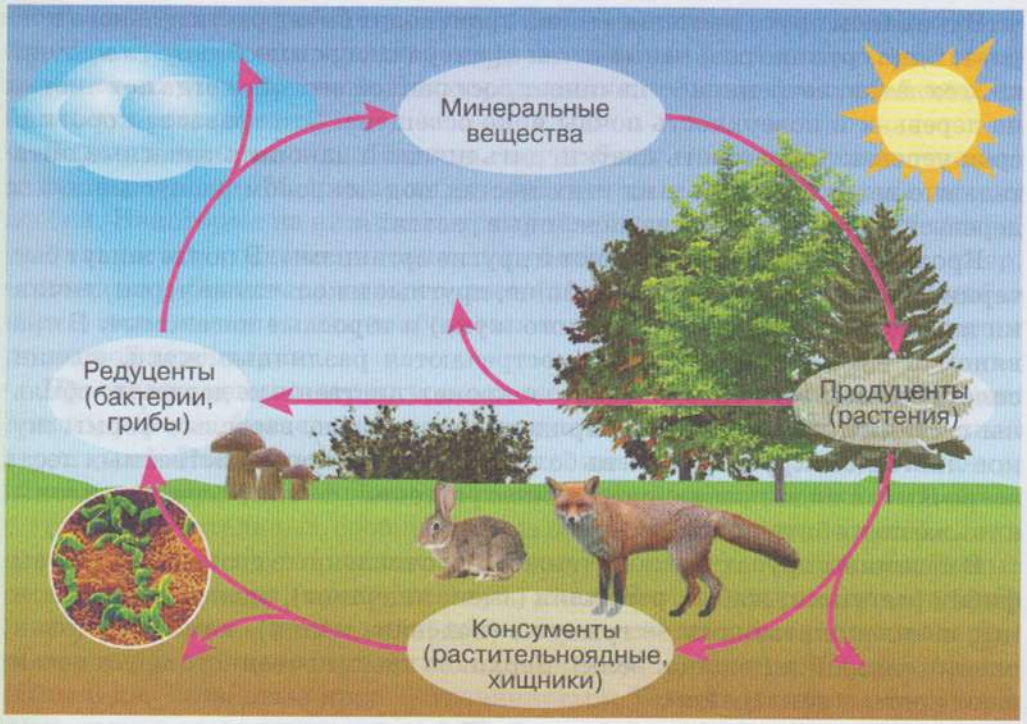


Рис. 193. Необходимые компоненты экосистемы

Несмотря на многообразие существующих в природе экосистем, все они обязательно имеют в своём составе все перечисленные группы организмов. Продуценты, консументы и редуценты в каждой экосистеме свои и отличаются от организмов других экосистем.

Экосистема пресного водоёма. В неглубоких водоёмах — прудах, мелких озёрах — солнечный свет проникает до дна, создавая условия для развития водорослей и высших водных растений (рис. 194). В толще воды обитают многочисленные одноклеточные и нитевидные многоклеточные водоросли. Последние в летнее время встречаются в виде тины. На дне некоторые мхи образуют обширные тёмно-зелёные скопления. Вблизи берегов растёт водяной хвощ, а на поверхности воды можно встретить водяной папоротник сальвинию. Широко представлены цветковые растения — камыш, тростник, рогоз, произрастающие у берегов. На поверхности воды плавают листья и цветки белых кувшинок или жёлтых кубышек. Нередко вся поверхность пресного водоёма покрыта мелкими пластинками ряски. Встречаются и другие водные растения, например пузырчатка, роголистник.

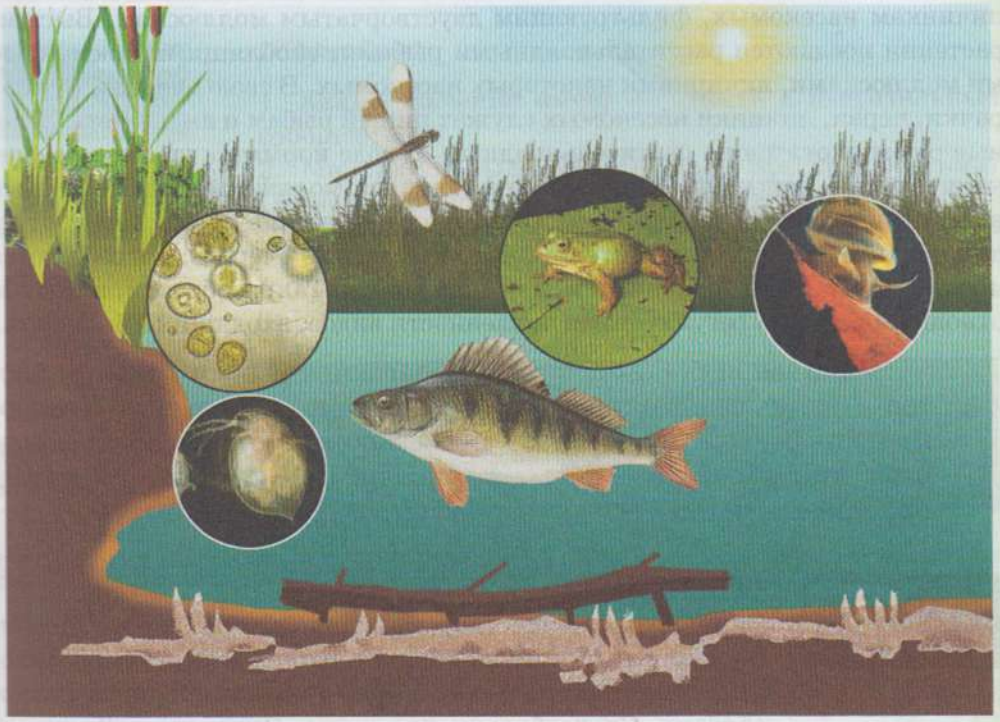


Рис. 194. Экосистема пресного водоёма

Животный мир пресноводного водоёма ещё более богат и разнообразен. В воде и в иле, покрывающем дно, обитают многочисленные простейшие, мелкие рачки (циклопы и дафнии), личинки насекомых, плоские черви (планарии). В грунте водоёмов распространены свободноживущие круглые и кольчатые черви. На листьях водных растений сидят пресноводные гидры, которые являются представителями кишечнополостных животных. Очень многочисленны разнообразные моллюски: беззубки, прудовики, катушки и др. Из насекомых часто встречаются крупные хищные клопы-гладыши, или водяные скорпионы. Наконец, в пресных водоёмах обычно обитают растительноядные и хищные рыбы, амфибии и их личинки — головастики. Вот далеко не полный перечень обитателей водоёма, который даёт представление о его видовом разнообразии.

В состав биоценоза всегда входит очень много, до нескольких тысяч, видов самого разного уровня организации — от бактерий до позвоночных. Их взаимоотношения в среде обитания в первую очередь определяются пищевыми потребностями. В приведённом примере одноклеточные водоросли служат пищей простейшим, низшим ракообразным — циклопам и дафниям,

личинкам насекомых, фильтрующим двустворчатым моллюскам. Высшие растения поедаются растительноядными рыбами, скоблящими брюхоногими моллюсками, личинками некоторых насекомых. В свою очередь, мелкие рачки, черви, личинки насекомых служат пищей рыбам и амфибиям. Хищные рыбы охотятся на растительноядных. В воде кормятся некоторые млекопитающие, например выхухоль, питающаяся моллюсками, насекомыми и их личинками, иногда рыбой. Мёртвые органические остатки падают на дно. На них развиваются бактерии, которые, в свою очередь, потребляются простейшими, фильтрующими моллюсками и т.д. Таким образом, пищевые отношения служат регуляторами численности видов, входящих в биоценоз.

В составе любой экосистемы выделяются два компонента: биотоп — комплекс факторов неживой природы и биоценоз — совокупность живых организмов. Целостность системы обеспечивается взаимодействием этих компонентов. Различают видовую, пространственную и экологическую структуру экосистем.



Запомните!

Биоценоз (сообщество): фитоценоз, зооценоз. Биотоп. Экосистема. Биогеоценоз. Структура экосистемы: видовая, пространственная, экологическая. Видовое разнообразие. Средообразующие виды. Ярусность. Листовая мозаика. Продуценты. Консументы. Редуценты.



Проверьте свои знания

1. Что такое биоценоз?
2. Что такое экосистема? Какие компоненты входят в состав экосистемы? Приведите примеры экосистем.
3. Чем различаются понятия «экосистема» и «биогеоценоз»?
4. Охарактеризуйте видовой состав лиственного леса. О чём свидетельствует богатое видовое разнообразие данной экосистемы?
5. Какую пространственную структуру имеет биоценоз лиственного леса?
6. Какие группы организмов входят в состав любой экосистемы?
7. Расскажите о видовом разнообразии обитателей пресного водоёма.
8. В каких отношениях находятся друг с другом обитатели биоценозов?



Подумайте!

1. Какое значение имеет ярусность в растительных сообществах?
2. Можно ли выделить ярусы в пресном водоёме? Перечислите обитателей каждого из них.



§ 52. Пищевые связи. Круговорот веществ и энергии в экосистемах

Вспомните. *Какие обязательные компоненты входят в состав любой экосистемы? Какие связи называются трофическими?*

Как вы думаете. *Чем пастбищные цепи питания отличаются от детритных? Что такое экологическая пирамида?*

Экосистема — открытая система. Все естественные экосистемы являются открытыми. В них постоянно поступает солнечная энергия, минеральные вещества почвы и газы атмосферы, вода, а выделяется теплота, кислород, диоксид углерода и продукты жизнедеятельности организмов. В экосистемах осуществляется постоянный ***круговорот веществ и энергии*** (рис. 195). В органических соединениях, созданных продуцентами, запасается энергия Солнца. Некоторое количество энергии расходуется самими продуцентами на реакции синтеза, транспорт веществ и другие процессы, поэтому консументы получают лишь её часть и тоже расходуют в процессе жизнедеятельности. Поэтому консументам второго порядка (хищникам) достаётся ещё меньше энергии. Следовательно, для поддержания устойчивости (равновесия) системы необходим постоянный приток солнечной энергии.

Пищевые цепи и трофические уровни. При изучении структуры любой экосистемы становится очевидным, что её устойчивость зависит от многообразия ***пищевых***, или ***трофических, связей***.

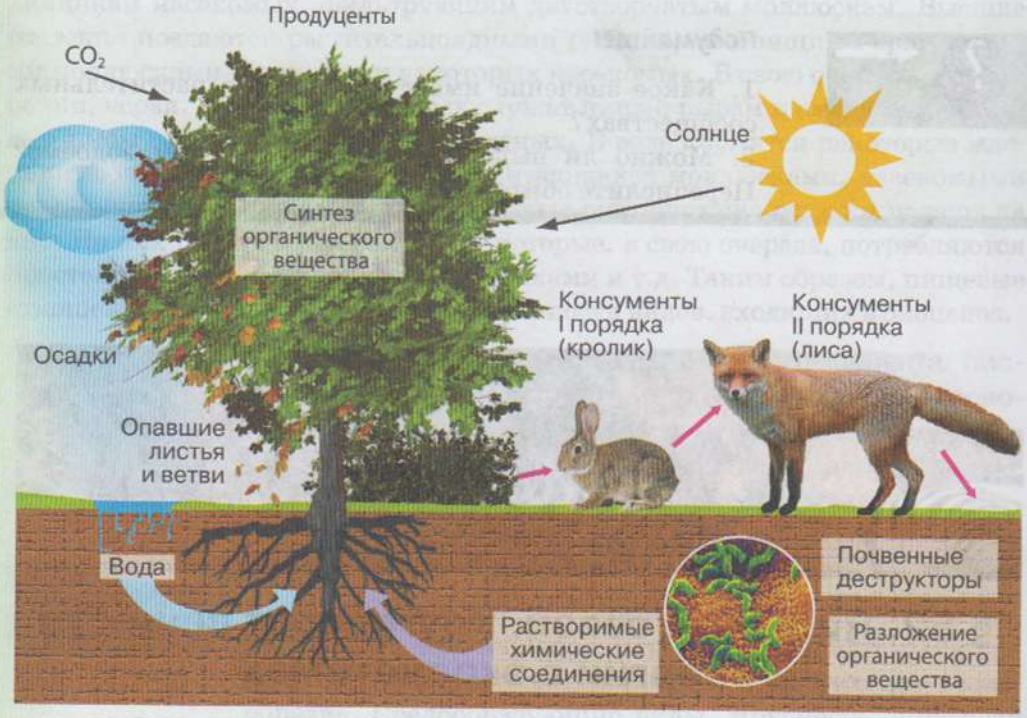


Рис. 195. Круговорот веществ в природе

Пищевая цепь (цепь питания) — это ряд живых организмов в экосистеме, по которому происходит передача энергии, заключённой в органических веществах, от автотрофных организмов к гетеротрофным.

Существуют два основных типа пищевых цепей — пастбищные и детритные. *Пастбищные* всегда начинаются с зелёных растений, которые поедают растительноядные животные, и заканчиваются хищниками и паразитами. *Детритные* цепи (рис. 196) начинаются мёртвым органическим веществом, которое было создано продуцентами, но не было использовано в пастбищных цепях. Оно разлагается бактериями и грибами, которые служат пищей различным простейшим (хищникам и паразитам), а те, в свою очередь, почвенным беспозвоночным, которые служат пищей уже для птиц, млекопитающих и других хордовых животных. Детритные пищевые цепи включают обычно большее число звеньев, чем пастбищные.

Каждый организм является звеном пищевой цепи и находится на определённом ***трофическом уровне***. Рассмотрим трофические уровни пастбищной пищевой цепи.



Рис. 196. Пример пищевых связей. Детритная цепь

Первый трофический уровень образуют зелёные растения, создающие первичную продукцию в экосистеме.

Второй трофический уровень объединяет гетеротрофных растительноядных животных и паразитические растения.

Третий трофический уровень включает плотоядных животных, поедающих травоядных. Их называют хищниками первого порядка. К ним относятся насекомоядные птицы, мелкие млекопитающие, рептилии и др.

Четвёртый трофический уровень образуют более крупные плотоядные животные (хищники второго порядка).

Пятый трофический уровень формируют редуценты — организмы, потребляющие мёртвое органическое вещество.

Очевидно, что в основе пастбищных цепей питания всегда лежат растения. Их биомасса (масса живого вещества) образуется в результате связывания солнечной энергии, создаётся так называемая первичная продукция. Растительная биомасса используется потребителями первого порядка — растительноядными животными в качестве источника энергии и материала для создания своей биомассы. В свою очередь, эти животные служат источником энергии и материала для потребителей второго порядка — хищников и т.д. Общая закономерность состоит в том, что количество особей, включённых в пищевую цепь, последовательно уменьшается, и численность жертв значительно больше численности их потребителей. Это происходит потому, что в каждом звене пищевой цепи, при каждом переносе энергии с одного трофического уровня на другой 80—90% её теряется, рассеиваясь в виде теплоты. Это обстоятельство ограничивает число звеньев в цепи (обычно их бывает от трёх до пяти).

В реальных условиях цепи питания могут иметь разное число звеньев. Кроме того, цепи питания могут перекрещиваться, образуя *сети питания*. Почти все виды животных, за исключением очень специализированных в пищевом отношении, используют не один какой-нибудь источник пищи, а несколько. Если один член биоценоза выпадает из сообщества, вся система не нарушается, так как используются другие источники питания. Чем больше видовое разнообразие в биоценозе, тем он устойчивее. В цепи питания «растения — заяц — лисица» всего три звена. Но лисица питается не только зайцами, но и мышами и птицами.

Рис. 197. Пирамида биомассы





Экологические пирамиды. Обычно размеры организмов с переходом на следующий трофический уровень возрастают, а их численность и биомасса снижаются (рис. 197). В среднем из 1 тыс. кг растений образуется 100 кг тела травоядных животных. Хищники, поедающие травоядных, могут построить из этого количества 10 кг своей биомассы, а вторичные хищники — только 1 кг. Например, человек за определённый промежуток времени съедает большую рыбу массой 10 кг. Пищу этой рыбы составляли мелкие рыбки, потребляющие зоопланктон, который, в свою очередь, жил за счёт фитопланктона, улавливающего солнечную энергию. Таким образом, для построения 1 кг тела человека требуется 10 тыс. кг фитопланктона. Следовательно, масса каждого последующего звена в цепи прогрессивно уменьшается. Эта закономерность носит название ***правила экологической пирамиды***. Пищевые взаимоотношения в экосистемах графически изображаются в виде пирамид. Различают *пирамиду чисел*, отражающую число особей на каждом этапе пищевой цепи, *пирамиду биомассы* — количество синтезированного на каждом уровне органического вещества, *пирамиду энергии* — количество энергии в пище. Все они имеют одинаковую направленность, различаясь в абсолютном значении цифровых величин.

Экосистемы — это открытые системы. Все их компоненты тесно взаимосвязаны. Все организмы экосистем занимают определённые трофические уровни и участвуют в круговороте веществ, включаясь в цепи питания. Графически пищевые взаимоотношения изображаются в виде экологических пирамид.



Запомните!

Круговорот веществ и энергии. Трофические (пищевые) связи. Трофические уровни. Цепи питания: пастбищные и детритные. Сети питания. Правило экологической пирамиды. Пирамиды: численности, биомассы, энергии.



Проверьте свои знания

1. Как происходит биологический круговорот веществ в экосистемах?
2. Какие связи называются трофическими?
3. Что такое цепь питания? Как связаны между собой продуценты и консументы в цепях питания?
4. Какие типы цепей питания вам известны?
5. Какие трофические уровни вам известны? Какие организмы занимают каждый из них?

6. Что такое сети питания? Приведите примеры.
7. В чём суть правила экологической пирамиды?
8. Охарактеризуйте понятие «биомасса». В результате чего она образуется?
9. Какие виды экологических пирамид существуют? Приведите примеры.



Подумайте!

Как будет выглядеть пирамида численности, отображающая пищевые связи между различными растительноядными насекомыми и деревом, на котором они обитают? Чем она будет отличаться от пирамиды биомассы?



§ 53. Устойчивость и смена экосистем

Вспомните. *Какие взаимоотношения могут возникать между организмами экосистемы? Что такое первичная продукция? Какая энергия поддерживает круговорот веществ в природе?*

Как вы думаете. *Какое состояние экосистемы называют равновесным? В чём различие молодых и зрелых экосистем?*

Причины устойчивости экосистем. Каждая экосистема — целостная саморегулирующаяся и самоподдерживающаяся динамическая структура. Она состоит из большого количества видов продуцентов, консументов и редуцентов. Устойчивость системы зависит от видового разнообразия и сложности пищевых связей. Чем сложнее и разветвлённее пищевые цепи, тем к меньшим последствиям приводят изменения окружающей среды, тем надёжнее система сохраняет свою целостность.

Пищевые отношения — самый важный, но не единственный тип отношений между видами в биоценозе. Один вид может влиять на другой разными путями. Организмы могут поселяться на поверхности или внутри тел особей



другого вида, могут формировать среду обитания для одного или нескольких видов, влиять на движение воздуха, температуру, освещённость окружающего пространства. Нередко один вид участвует в распространении другого. Животные переносят семена, споры, пыльцу растений, а также других более мелких животных. При поедании плодов и ягод не поддающиеся полному перевариванию семена выделяются вместе с помётом. Млекопитающие, птицы и насекомые переносят на своём теле многочисленных клещей. Распространению круглых червей — нематод — способствуют мухи.

Все эти многообразные связи обеспечивают возможность существования видов в биоценозе, удерживают их друг возле друга, превращая в стабильные саморегулирующиеся сообщества, находящиеся в состоянии *динамического равновесия* (все показатели системы колеблются около средней величины). Равновесное состояние означает, что то количество первичной продукции, которое создают продуценты, соответствует потребностям экосистемы. Биомасса при этом остаётся постоянной. Если затраты снизятся (сократится число потребителей), то вещество в экосистеме начнёт накапливаться, а если возрастут, то биомасса начнёт сокращаться. Например, при увеличении копытных животных в степи может произойти полное уничтожение растительности.

Смена экосистем. Экосистема живёт и развивается как целостная система. В природе все менее устойчивые биогеоценозы со временем сменяются более устойчивыми. Эта смена определяется тремя факторами: упорядоченным процессом развития сообщества — установлением в нём стабильных взаимоотношений между видами; изменением климатических условий; изменением физической среды под влиянием жизнедеятельности организмов, составляющих сообщество. На ранних стадиях сообщество неустойчиво, его первичная продукция высока, а видовое разнообразие незначительно. На последующих стадиях видовое разнообразие растёт, и продукция расходуется более полно. Экосистема достигает равновесия, при котором количество вновь созданной биомассы равно количеству потреблённой. Если энергозатраты начинают превышать количество первичной продукции, то часть видов погибает и система возвращается в равновесное состояние, т.е. становится зрелой.

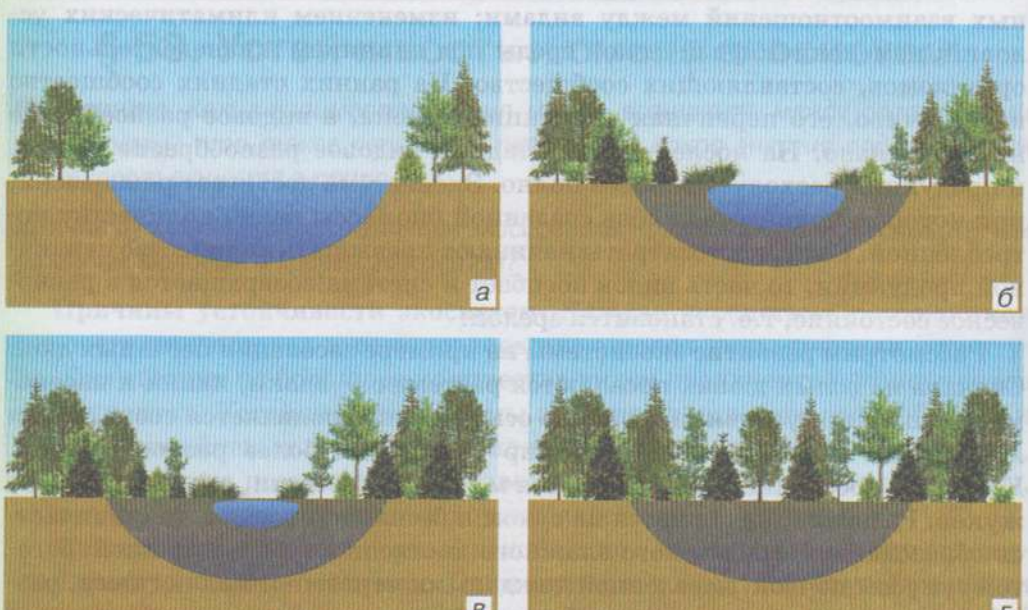
Рассмотрим развитие экосистемы на примере заселения песчаных дюн. Сначала на голых дюнах поселяются растения — злаки, ивняк и насекомые — пауки, кузнечики, роющие осы. Позднее появляется сосна, затем лиственные породы, животный мир становится более разнообразным. К первым поселенцам прибавляются муравьи, кобылки, различные виды жуков. Развитие, начавшееся на сухом и бесплодном месте, заканчивается образованием стабильного влажного лиственного леса с мощной, богатой гумусом почвой, населённой дождевыми червями и моллюсками, разнообразным животным миром. Таким образом, главную роль в развитии

биоценоза играют растения. Вызываемые ими изменения в почве служат основой для изменения видового состава биоценоза.

Примером смены сообщества как результата жизнедеятельности входящих в него организмов и изменения условий может служить также процесс зарастания озёр (рис. 198).

В воде любого озера обитает множество микроскопических организмов (водорослей, простейших и др.). Отмирая, они падают на дно вместе с частицами почвы, смываемыми в озеро со склонов во время дождей и таяния снега. Это постепенно приводит к образованию на дне толстого слоя ила и уменьшению глубины озера, что создаёт там условия для поселения мхов и многоклеточных водорослей. Особенно активно идёт этот процесс, если озеро по какой-либо причине лишается стока и вода в нём застаивается. Она содержит меньше кислорода, чем необходимо для дыхания водным животным, и большое количество углекислого газа, который служит источником углерода для воздушного питания растений. Органические остатки на дне теперь накапливаются ещё быстрее, и озеро становится мелководным. Появляются сосудистые растения с погружёнными в воду

Рис. 198. Смена сообществ при зарастании водоёма. Растительность продвигается от берегов к центру водной поверхности (*а*). Этот процесс продолжается, и озеро постепенно заполняется торфом (*б, в*). После того как озеро полностью заполнится торфом, на его месте вырастает лес (*г*)



побегами или плавающими на поверхности воды листьями (кувшинки, кубышки и др.). На следующей стадии зарастания по берегам озера поселяется камыш или тростник. По мере их отмирания образуется камышовый или тростниковый торф. При дальнейшем заполнении озера остатками отмерших растений появляются осоки, и озеро превращается в болото, а затем в луг, который сменяется лесом.

Разнообразие экосистем. Процессы, связанные со сменой экосистем, характеризуются определёнными общими закономерностями. Увеличивается видовое разнообразие и биомасса, цепи питания становятся более сложными. Всё это постепенно приводит к формированию стабильных, устойчивых систем. Какая именно экосистема возникнет, зависит от климатических условий данной местности. В зависимости от количества солнечной энергии, падающей на единицу земной поверхности, и, следовательно, температурных условий, а также от количества осадков формируются специфические сообщества растений и животных.

В высоких широтах (средняя годовая температура −7,6 °С, годовое количество осадков 531—782 мм) расстилается *тундра*. В этой природной зоне макрофлора представлена лишайниками, мхами, осоками, карликовыми деревьями, кустарничками. Макрофауна бедна и включает в себя насекомых, птиц, а из млекопитающих — оленей, овцебыков, росомах, песцов и леммингов. Млекопитающие и птицы появляются здесь главным образом летом вследствие сезонных миграций. В среднем на 100 км^2 в тундре обнаруживается около 100—150 видов живых организмов.

Южнее располагается *тайга*, где хвойные (ель обыкновенная, ель сибирская, пихта сибирская) занимают огромные территории. В зоне тайги средняя годовая температура составляет −1,5 °С, годовое количество осадков 554—884 мм. В тайге обитает 500—600 видов на 100 км^2.

При средней годовой температуре от +3 до +10 °С и годовом количестве осадков 814—874 мм развиваются *смешанные леса*. Биоценозы этой зоны включают 700—800 видов растений и животных на 100 км^2.

При уменьшении годового количества осадков до 424—633 мм в год и повышении средних летних температур до +20 °С возникает *степь* умеренной зоны. Основные компоненты её флоры — злаковые растения, фауна представлена в основном грызунами и копытными. Всего около 800—900 видов на 100 км^2.

Повышение среднегодовой температуры и уменьшение количества осадков приводят к появлению *пустыни*. Суточные колебания температур достигают 20—30 °С, а годовое количество осадков не превышает 200 мм в год. В тропических пустынях обнаруживается всего 300—400 видов организмов на 100 км^2.

В районе экватора в условиях высоких среднегодовых температур и количества осадков более 800 мм в год развиваются *тропические леса*, ха-

рактеризующиеся наибольшим видовым разнообразием (2000—3000 видов на 100 км^2) и самыми высокими показателями первичной продукции, т.е. растительной биомассы.

Морские и *пресноводные* экосистемы, независимо от широтного положения, характеризуются общими признаками. Наибольшим видовым разнообразием отличаются их прибрежные участки, поскольку там вода сильнее прогревается, есть условия для фотосинтеза, а сток с суши приносит дополнительные органические вещества для питания организмов. Необходимо также отметить, что наиболее богаты жизнью холодные воды, потому что содержат большее количество кислорода.

Экосистемы всегда стремятся к сохранению равновесия, количество новой биомассы в зрелой системе равно её общим энергозатратам. Если равновесие нарушается, происходит смена экосистемы. Разнообразие экосистем связано с многообразием климатических, почвенных, водных и топографических условий нашей планеты.



Запомните!

Динамическое равновесие. Зрелая экосистема. Молодая экосистема. Смена экосистем. Разнообразие экосистем.



Проверьте свои знания

1. Какое состояние экосистемы является равновесным?
2. Какое значение для устойчивости экосистемы имеет её видовое разнообразие?
3. Какие связи в экосистемах обеспечивают их устойчивость и способность к саморегуляции?
4. Каковы причины смены экосистем и как она осуществляется?
5. Опишите процесс заселения песчаной дюны.
6. Охарактеризуйте стадии зарастания водоёма. В чём причины этого процесса?
7. Приведите примеры, характеризующие влияние климатических условий на формирование фауны и флоры.
8. Дайте общую характеристику водных экосистем.



Подумайте!

1. Чем различаются молодые и зрелые экосистемы? Почему важно сохранять зрелые сообщества?
2. Как будет происходить восстановление елового леса на месте пожарища?





§ 54. Агроценозы. Влияние человека на экосистемы

Вспомните. *Чем различаются молодые и зрелые экосистемы? Какое влияние на экосистемы оказывает деятельность человека? Приведите примеры.*

Как вы думаете. *Что такое агроценозы? Чем отличаются естественные сообщества от искусственно созданных человеком?*

Агроценозы. В связи с развитием человеческого общества и увеличением численности населения планеты возникла необходимость создания искусственных экосистем, которые бы обеспечили потребность населения продуктами питания.

Агроценоз — это экосистема, искусственно созданная человеком.

К агроценозам относятся поля, пастбища, сады, парки и др. (рис. 199). Как и в естественных экосистемах, в них присутствуют все три группы ор-

Рис. 199. Искусственно созданные экосистемы









ганизмов. Продуценты — виды сельскохозяйственных растений и сорные травы. Консументы — черви, моллюски, насекомые, птицы и другие животные, питающиеся растениями, а также сам человек. Редуценты — почвенные бактерии и грибы.

В отличие от природных экосистем, которые являются саморегулирующимися и самоподдерживающимися, агроценозы нуждаются в постоянной заботе человека. Некоторые особенности делают невозможным их самостоятельное существование. Познакомимся с различиями между естественными и искусственными экосистемами более подробно.

В природных экосистемах существует богатое видовое разнообразие, что и делает их устойчивыми. В искусственных же сообществах растения представлены, как правило, одним видом. В идеале пищевая цепь агроценоза должна состоять из двух звеньев: растение — человек, растение —домашнее животное. В действительности, конечно, цепи получаются из трёх-четырёх звеньев, потому что на полях существуют животные, которые этими растениями питаются, и животные, поедающие их самих. Однако видовое разнообразие искусственных сообществ значительно уступает естественным. Нужно отметить также, что виды, составляющие естественные экосистемы, сформировались под действием естественного отбора и в связи с этим устойчивы к неблагоприятным факторам среды, а сорта растений выведены человеком и в первую очередь отвечают его запросам (урожайность, вкусовые качества). Безусловно, в настоящее время селекционная работа ведётся и в направлении повышения выносливости и устойчивости культурных растений к болезням и вредителям, но они всё равно заметно уступают в этом диким видам.

В природных экосистемах осуществляется полный круговорот веществ, а в агроценозах он неполный. Из почвы вместе с урожаем изымается большое количество различных химических элементов и их соединений.

Естественные экосистемы существуют на основе постоянного притока солнечной энергии и никаких дополнительных затрат не требуют. Агроценозы, помимо энергии Солнца, получают дополнительное количество веществ в виде минеральных и органических удобрений, которые вносит человек.

Человек заинтересован в поддержании агроценозов в молодом состоянии, потому что только тогда они дают хороший урожай, так как первичная продукция создаётся в большом количестве. Необходимыми действиями по поддержанию искусственных сообществ являются вспашка, полив и борьба с вредителями. Если человек прекращает эти действия, то агроценоз очень быстро зарастает, снижает урожайность и постепенно начинает превращаться в естественную экосистему, которая стремится к равновесию, к зрелому состоянию, а следовательно, даёт мало продукции. Все знают, как быстро зарастают заброшенные поля и огороды.

Влияние человека на экосистемы. Знания о структуре, развитии и смене экосистем позволяют человеку грамотно подходить к созданию искусственных сообществ и сохранению естественных. Например, известно, что молодые сообщества хотя и отличаются высокой продуктивностью, но не являются устойчивыми к воздействию факторов среды. И человек не может ради экономической выгоды превращать всю землю в пахотное поле. Необходимо чередовать агроценозы с естественными участками природы: лугами, перелесками, лесами. Это снижает опасность потери урожая вследствие, например, стихийного бедствия или увеличения численности вредителей.

Человек постоянно ищет пути повышения продуктивности агроценозов. Селекционеры выводят всё более высокоурожайные сорта растений и высокопродуктивные породы животных. Для защиты от вредителей используются не только химические вещества (яды), но и *биологические способы борьбы*. Привлечение на поля и в сады естественных врагов вредителей сельского хозяйства даёт хорошие результаты. Хищные и насекомоядные птицы, насекомые-наездники и яйцееды приводят к заметному сокращению численности вредителей и не наносят вреда урожаю.

Нередко необдуманные действия человека приводят к *экологическим нарушениям*. Вырубка леса и осушение болот приводят к снижению уровня грунтовых вод и, как следствие, к нарушению водного баланса территории. Избыточное орошение полей в условиях сухого и жаркого климата ведёт к засолению почвы и невозможности её дальнейшего использования. Сброс сточных вод, загрязнённых минеральными и органическими веществами, вызывает бурный рост водной растительности, что приводит к зарастанию водоёмов. Распашка степей на огромных площадях приводит к уничтожению плодородного слоя в результате ветровой эрозии.

Существует также немало трагичных примеров попыток человека внести новый вид организмов в уже существующие экосистемы. Оказавшись на новом месте и не встречая естественных врагов, переселенцы давали вспышку численности, которая приводила к гибели или сокращению численности местных популяций.

Классическим примером таких действий человека является завоз в 1787 г. в Австралию колючего растения опунции (рис. 200), которая распространилась очень широко, потеснив другие травы. В пищу скоту она не годилась, животные охотно её поедали, но гибли из-за колючек, которые повреждали их желудки. Врага опунции пришлось завозить из Аргентины. Кактусовая моль (бабочка-огнёвка) (рис. 201) сократила количество колючек и теперь сдерживает их численность.

В 1859 г. в Австралию завезли из Англии кроликов для спортивной охоты. Местные хищники — собаки динго — не справились с быстрыми зверь-



Рис. 200. Опунция



Рис. 201. Бабочка-огнёвка

ками, и скоро кролики уничтожили огромное количество пастбищ, где паслись ранее стада овец, очень важные для экономики континента. Для борьбы с зайцеобразными на материк были завезены лисы, которые, однако, выбрали себе в жертвы мелких сумчатых и нанесли серьёзный урон их численности. В результате с кроликами удалось справиться только тогда, когда был обнаружен паразит, сокращающий численность зверьков.

На протяжении тысячелетий в природе устанавливается равновесие между видами. Необдуманные действия человека легко могут его нарушить. Для рационального природопользования необходимы знания биологии и экологии всех экосистем.

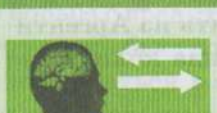
Агроценозы — искусственно созданные экосистемы, которые характеризуются высокой продуктивностью. Главная их задача — обеспечивать потребности населения в продуктах питания. В отличие от естественных экосистем, они характеризуются неустойчивостью и зависимостью от человека.

Для сохранения природного равновесия человек должен учитывать в своей деятельности закономерности функционирования и развития экосистем.



Запомните!

Агроценоз. Биологические способы борьбы с вредителями сельского хозяйства. Экологические нарушения.



Проверьте свои знания

1. Что такое агроценоз? Приведите примеры.
2. С какой целью человек создаёт искусственные экосистемы?



3. Что общего в искусственных и естественных экосистемах?
4. Каковы основные отличия агроценозов от естественных экосистем?
5. Составьте пищевые цепи, начинающиеся с яблони, картофеля.
6. Какие способы борьбы с вредителями сельского хозяйства называются биологическими? В чём их преимущество перед химическими?
7. Что такое экологическое нарушение? Приведите примеры.
8. Чем опасно искусственное заселение вида на новую территорию?



Подумайте!

1. Как можно поддерживать устойчивость агроценозов?
2. Как можно сократить потери энергии в цепях питания искусственной экосистемы?



§ 55. Биосфера. Структура и функции биосферы

Вспомните. *Какие функции выполняет вода в природе? Какова максимальная глубина Мирового океана?*

Как вы думаете. *Что такое биосфера? В чём различие понятий «биогенное вещество» и «биокосное вещество»? На какой высоте находится озоновый экран?*

Между сообществами нашей планеты существуют тесные взаимосвязи, они постоянно обмениваются друг с другом веществами и живыми орга-

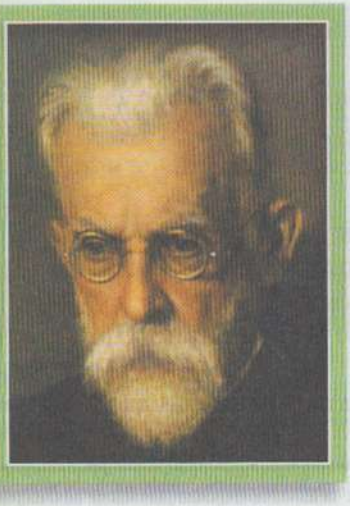


Рис. 202. В.И. Вернадский

низмами. В разных экосистемах встречаются одни и те же виды живых существ, а некоторые животные совершают миграции между ними (перелётные птицы). Процессы, которые происходят в одной экосистеме, неизбежно затрагивают процессы, протекающие в других. Следовательно, все экосистемы взаимозависимы. Постоянный обмен веществами и энергией между ними позволяет говорить о единой глобальной экосистеме — биосфере.

Впервые термин «биосфера» был предложен в 1875 г. австрийским учёным Эдуардом Зюссом, который подразумевал под ним тонкую плёнку жизни, влияющую на облик планеты.

Около 90 лет назад выдающийся русский учёный Владимир Иванович Вернадский (1863—1945) (рис. 202) разработал учение о биосфере — оболочке Земли, населённой живыми организмами. Он распространил понятие биосферы не только на организмы, но и на среду их обитания. Определил геологическую роль живых организмов и показал, что их деятельность представляет собой важнейший фактор преобразования минеральных оболочек планеты.

Биосфера — это оболочка планеты, состав, структура и энергетика которой определяются совместной деятельностью живых организмов.

Состав биосферы. В составе биосферы различают несколько взаимосвязанных типов вещества:

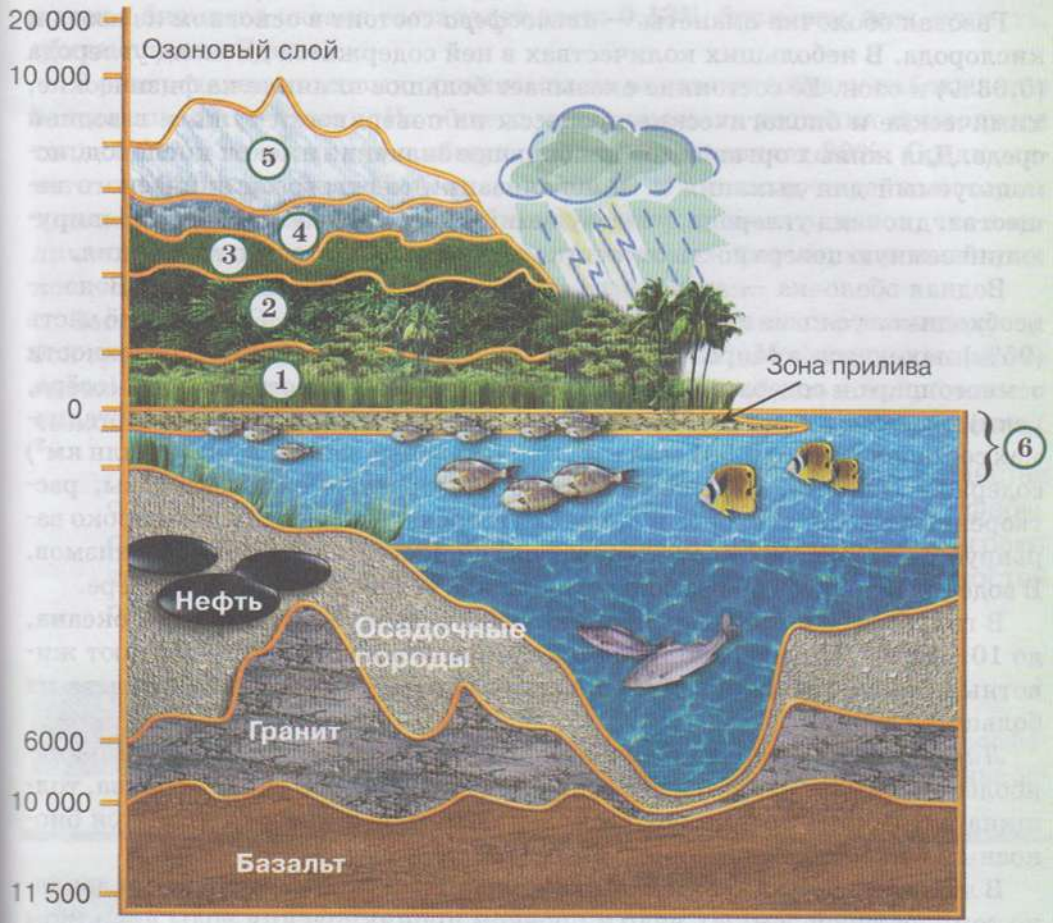
— *живое вещество* представляет собой совокупность живых обитателей планеты (растения, животные, грибы и бактерии);

— *биогенное вещество* создаётся в процессе жизнедеятельности организмов. Это газы атмосферы, каменный уголь, нефть, известняки и др.;

— *косное вещество* образуется без участия живых организмов. К нему относятся основные горные породы, лава вулканов, метеориты;

— *биокосное вещество* представляет собой совместный результат деятельности живых организмов и протекающих в природе абиогенных процессов. К нему относится верхний плодородный слой суши — почва.

Границы биосферы (рис. 203) определяются факторами среды, которые делают невозможным существование живых организмов. Верхняя граница проходит на высоте примерно 20 км от поверхности планеты и отграничена слоем озона, который задерживает губительную для жизни



1 — тропические леса;
2 — широколиственные леса;
3 — хвойные леса;
4 — альпийские луга;
5 — льды;
6 — зона фотосинтеза

Рис. 203. Границы биосферы

коротковолновую часть ультрафиолетового излучения Солнца. Так высоко достигают споры грибов и бактерий. Таким образом, живые организмы заселяют только нижний слой атмосферы — *тропосферу*.

Газовая оболочка планеты — *атмосфера* состоит в основном из азота и кислорода. В небольших количествах в ней содержатся диоксид углерода (0,03%) и озон. Её состояние оказывает большое влияние на физические, химические и биологические процессы на поверхности суши и в водной среде. Для живых организмов наибольшее значение имеют: кислород, используемый для дыхания и минерализации мёртвого органического вещества, диоксид углерода, участвующий в фотосинтезе, и озон, экранирующий земную поверхность от жёсткого ультрафиолетового излучения.

Водная оболочка — *гидросфера* — важнейшая оболочка Земли. Вода — необходимое условие существования живых организмов. Основная её часть (95%) находится в Мировом океане. Он занимает около 70% поверхности земного шара и содержит 1300 млн км^3 воды. Поверхностные воды (озёра, реки) включают всего 0,182 млн км^3, а количество воды в живых организмах составляет всего 0,001 млн км^3. Значительные запасы воды (24 млн км^3) содержат ледники. Большое значение для организмов имеют газы, растворённые в воде: кислород и диоксид углерода. Их содержание широко варьируется в зависимости от температуры и присутствия живых организмов. В воде содержится в 60 раз больше диоксида углерода, чем в атмосфере.

В гидросфере организмы проникают на всю глубину Мирового океана, до 10—11 км. На дне скапливаются органические остатки и обитают животные, приспособившиеся к большому давлению и отсутствию света на больших глубинах.

Литосфера — твёрдая оболочка планеты. Для живых организмов наиболее значимым является верхний плодородный слой суши — почва, толщина которой не превышает нескольких метров и которая является биокосным веществом биосферы.

В литосфере жизнь встречается до глубины 3,5—7,5 км, что обусловлено температурой земных недр и уровнем проникновения воды в жидком состоянии. Однако основная масса организмов, обитающих в пределах литосферы, находится в почвенном слое, глубина которого не превышает нескольких метров.

Живое вещество биосферы. Хотя границы биосферы довольно узки, живые организмы в их пределах распределены очень неравномерно. На большой высоте и в глубинах гидросферы и литосферы организмы встречаются относительно редко. Жизнь сосредоточена главным образом на поверхности Земли, в почве и в приповерхностном слое океана. Это связано с наиболее благоприятными условиями, которые сформировались на границах геосфер планеты. Здесь достаточное количество воды, света, минеральных веществ, кислорода, благоприятный температурный режим и т.д.



Общую массу живых организмов планеты оценивают в $2{,}43 \cdot 10^{12}$ т. Биомасса организмов, обитающих на суше, на 99,2% представлена зелёными растениями и на 0,8% — животными и микроорганизмами. Суммарная биомасса океана составляет всего 0,13% биомассы всех существ, обитающих на Земле.

В распределении живых организмов по видовому составу наблюдается важная закономерность. Из общего числа видов на растения приходится только 21%, но их вклад в общую биомассу составляет 99%. Среди животных 96% видов беспозвоночные и только 4% позвоночные, из которых только десятая часть — млекопитающие. Можно сделать вывод, что в количественном отношении на планете преобладают формы, стоящие на относительно низком уровне эволюционного развития.

Эволюция биосферы обусловлена тесно взаимосвязанными между собой тремя группами факторов: развитием нашей планеты как космического тела и протекающих в её недрах химических преобразований, биологической эволюции живых организмов и развитием человеческого общества.

Биосфера — живая оболочка планеты. Масса живого вещества составляет всего 0,01 — 0,02% от косного вещества биосферы, однако в геохимических процессах Земли живые существа играют ведущую роль. Изучение биосферы, её свойств и закономерностей развития становится актуальной задачей нашего времени.



Запомните!

Геосферы планеты: литосфера, атмосфера, гидросфера. Биосфера. Вещество: живое, биогенное, биокосное, косное.



Проверьте свои знания

1. Что такое биосфера? Какие вещества входят в её состав?
2. Где проходят границы биосферы? Чем они определяются?
3. Охарактеризуйте оболочки Земли, в которых обитают живые организмы,— атмосферу, гидросферу, литосферу.
4. Дайте характеристику живого вещества биосферы.
5. Сравните суммарную биомассу суши и океана. Какой вклад в биомассу Земли вносят растения и животные?





Подумайте!

1. Почему наиболее благоприятные условия для живых организмов формируются на границах геосфер?
2. Почему основную биомассу на суше образуют растительные организмы, а в водной среде — животные?



§ 56. Роль живых организмов в биосфере

Вспомните. *Как происходит круговорот веществ в природных экосистемах? В чём сущность и планетарное значение фотосинтеза? Как изменялся состав атмосферы в процессе эволюции? С чем связаны эти изменения?*

Как вы думаете. *Как живые организмы влияют на биосферу?*

Функции живого вещества в биосфере. Благодаря способности к размножению и расселению, в результате обмена веществ и преобразования энергии живые организмы способствуют миграции химических элементов в биосфере. Различий между химическими элементами, входящими в состав неорганических и органических веществ, не существует, все они неоднократно проходили через тела бесчисленных поколений организмов, населяющих Землю. Главная функция биосферы, таким образом, заключается в обеспечении круговорота химических элементов, который выражается в циркуляции веществ между атмосферой, почвой, гидросферой и живыми организмами.

Живое вещество биосферы выполняет ряд важных функций. Одной из важнейших является ***энергетическая функция***. Она заключается в способности живых организмов связывать и запасать солнечную энергию в виде энергии химических связей. В настоящее время огромное количество энергии Солнца запасено в виде месторождений топливных полезных ископаемых (газа, угля, нефти, торфа).

Газовая функция живого вещества тесно связана с процессами фотосинтеза и дыхания.

Процессы окисления и восстановления элементов с переменной валентностью (сера, азот, железо, марганец), которые осуществляются бактериями, позволяют выполнять живому веществу биосферы ***окислительно-восстановительную функцию***.

Многие организмы обладают способностью накапливать в себе определённые химические элементы, выполняя тем самым ***концентрационную функцию***. Например, морские водоросли накапливают в своих клетках йод, а хвощи — кремний.

Круговорот воды. Вода испаряется с поверхности открытых водоёмов и листьев растений. Воздушными течениями она переносится на большие расстояния. Выпадая на поверхность суши в виде осадков, она способствует разрушению горных пород, делает их доступными для растений и микроорганизмов, размывает верхний почвенный слой и уходит вместе с растворёнными в ней химическими соединениями и взвешенными органическими частицами в моря и океаны (рис. 204). Циркуляция воды между океаном и сушей представляет собой важнейшее звено в поддержании жизни на Земле. Благодаря этому процессу происходит постепенное разрушение литосферы, компоненты которой переносятся в воды Мирового океана.

Круговорот углерода. Углерод входит в состав разнообразных органических веществ, из которых состоит всё живое, поэтому его круговорот полностью зависит от жизнедеятельности организмов. В процессе фотосинтеза зелёные растения используют углерод диоксида углерода для синтеза органических соединений, а освободившийся в ходе этого процесса кислород поступает в атмосферу. Им дышат различные животные и растения, а конечный продукт дыхания — углекислый газ — выделяется в атмосферу

Рис. 204. Круговорот воды в биосфере



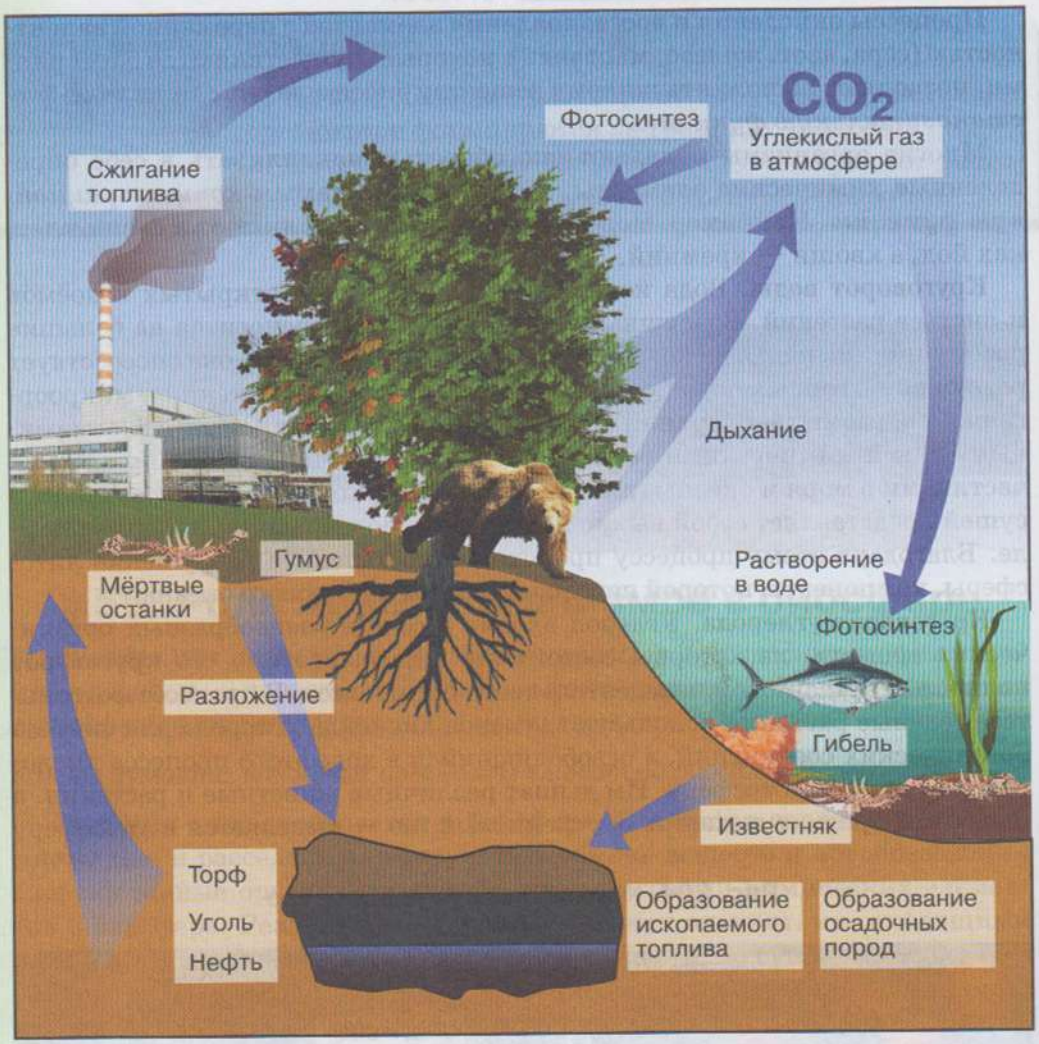


Рис. 205. Круговорот углерода в биосфере

(рис. 205). Углерод, растворённый в воде, используется некоторыми животными для формирования своего скелета. Мёртвое вещество впоследствии оседает на дно, и углерод накапливается там в виде карбонатов. На суше некоторое количество углерода изымается из круговорота вследствие образования торфа. Однако при сжигании топливных полезных ископаемых большое количество углерода в виде углекислого газа выделяется в атмосферу, поэтому каждый год количество углерода в атмосфере увеличивается, что может привести к нарушению экологического равновесия.

Круговорот азота. Атмосферный азот включается в круговорот благодаря деятельности азотфиксирующих бактерий и водорослей, синтезирующих нитраты, пригодные для использования растениями (рис. 206). Часть азота фиксируется в результате образования оксидов во время электрических разрядов в атмосфере. Соединения азота из почвы поступают в растения и используются для построения белков. После отмирания живых организмов гнилостные бактерии разлагают органические остатки до аммиака. Хемосинтезирующие бактерии превращают аммиак в азотистую, а затем в азотную кислоту. Некоторое количество азота благодаря деятельности денитрифицирующих бактерий поступает в воздух.

Круговорот серы. Сера входит в состав ряда аминокислот и также представляет собой важный элемент для живых организмов. Находящиеся глубоко в почве и в морских осадочных породах соединения серы с металлами — сульфиды — переводятся микроорганизмами в доступную форму — сульфаты, которые и поглощаются растениями. С помощью бактерий осуществляются отдельные реакции окисления — восстановления. Глубоко залегающие сульфаты восстанавливаются до сероводорода, который поднимается вверх и окисляется аэробными бактериями до сульфатов. Разложение трупов животных или растений обеспечивает возврат серы в круговорот.

Рис. 206. Круговорот азота в биосфере



Круговорот фосфора. Фосфор сосредоточен в отложениях, образовавшихся в прошлые геологические эпохи. Постепенно он вымывается из них и попадает в экосистемы или вносится на поля как удобрение. Растения используют только часть этого фосфора; много его уносится реками в моря и снова накапливается в осадках. Вместе с выловом рыбы, содержащей этот элемент, на сушу возвращается примерно 60 тыс. т элементарного фосфора, добывается же ежегодно 1—2 млн т фосфорсодержащих пород. Хотя их запасы велики, в будущем придётся предпринимать специальные меры для возвращения фосфора в круговорот веществ.

Живое вещество играет ведущую роль в формировании облика нашей планеты. Выполняя в биосфере различные функции, оно является мощной геологической силой. Круговороты химических элементов осуществляются с участием живых существ.



Запомните!

Функции живого вещества биосферы: энергетическая, газовая, окислительно-восстановительная, концентрационная.



Проверьте свои знания

1. В чём заключается главная функция биосферы?
2. Какие функции выполняет живое вещество биосферы?
3. Как происходит круговорот воды в природе?
4. Какие организмы поглощают диоксид углерода из атмосферы? Каким путём связанный углерод вновь в неё возвращается?
5. Опишите круговорот азота в природе.
6. Какую роль играют микроорганизмы в круговороте серы?
7. Как деятельность человека влияет на круговорот серы? Фосфора?



Подумайте!

Какие факторы, кроме деятельности живых организмов, влияют на состояние нашей планеты?



§ 57. История взаимоотношений человека с природой

Вспомните. *Каковы основные этапы антропогенеза? Какие ресурсы планеты относятся к исчерпаемым?*

Как вы думаете. *Что такое ноосфера? Чем прямое влияние человека на растительный и животный мир планеты отличается от косвенного воздействия?*

В самом начале своего эволюционного развития человек оказывал воздействие на окружающую среду не более и не менее других видов живых организмов. Однако воздействие его на природу существенно изменилось, когда люди перешли от собирательства к охоте около 50—40 тыс. лет назад, а позднее и к земледелию. С этого момента в эволюции биосферы стал действовать новый фактор — *антропогенный* (от *греч.* anthropos — человек).

Начальные этапы воздействия человека на природу. Первая созданная человеком культура — *палеолит* (каменный век) — продолжалась примерно 20—30 тыс. лет и совпала с длительным периодом оледенения. Экономической основой жизни человеческого общества была охота на крупных животных: благородного и северного оленя, шерстистого носорога, осла, лошадь, мамонта, тура и многих других. На стоянках человека каменного века находят многочисленные кости диких животных — свидетельство успешной охоты. Уже неандертальцы имели много различных каменных орудий, которые они использовали в качестве наконечников для копий и кинжалов. Кроманьонцы научились изготавливать орудия из костей животных (рыболовные крючки, гарпуны), делать силки для птиц и ловушки для зверей. Владели навыками загонной охоты (рис. 207).

Интенсивное истребление крупных травоядных животных привело к сравнительно быстрому сокращению их численности и исчезновению многих видов. Если мелкие травоядные могли восполнять потери от нападений охотников благодаря высокой рождаемости, то крупные животные в силу эволюционной истории были лишены этой возможности. Дополнительные трудности для травоядных животных возникли вследствие изменения при-



Рис. 207. Охота кроманьонцев. Наскальные рисунки

родных условий в конце палеолита. 10—13 тыс. лет назад наступило резкое потепление, отступил ледник, а в Европе распространились леса. Многие животные стали вымирать. Это создало новые условия, разрушило сложившуюся экономическую базу человеческого общества. Закончился период его развития, характеризовавшийся только использованием пищи, т.е. чисто потребительским отношением к окружающей среде.

В эпоху *неолита*, наряду с охотой (на лошадь, дикую овцу, благородного оленя, кабана, зубра, козла и др.), рыбной ловлей и собирательством (моллюски, орехи, ягоды, плоды), все большее значение приобретал процесс производства пищи. Осуществлялись первые попытки одомашнивания животных и разведения растений, зарождалось производство керамики. При изучении стоянок кроманьонцев археологами были обнаружены кости домашних животных (коз, овец, свиней), а также найдены свидетельства того, что уже 9—10 тыс. лет назад люди выращивали пшеницу, ячмень и чечевицу. Позднее началось освоение минеральных ресурсов, зародилась металлургия.

В разных местах Передней и Средней Азии, Кавказа, Южной Европы развивались зачатки земледельческого и скотоводческого хозяйства. Стада домашних животных вытаптывали растительность, и на смену степям приходили пустыни. Широко использовавшийся огонь — и для уничтожения растительности в условиях подсечного земледелия, и как средство охоты — приводил к сокращению лесов. Происходили разрушения естественных природных сообществ, и сокращалась численность видов живых организмов. Однако глобального воздействия на биосферу антропогенный фактор на ранних этапах развития человечества ещё не оказывал.

Современный этап воздействия человека на биосферу. Рост населения (рис. 208), качественный скачок в развитии науки и техники за последние

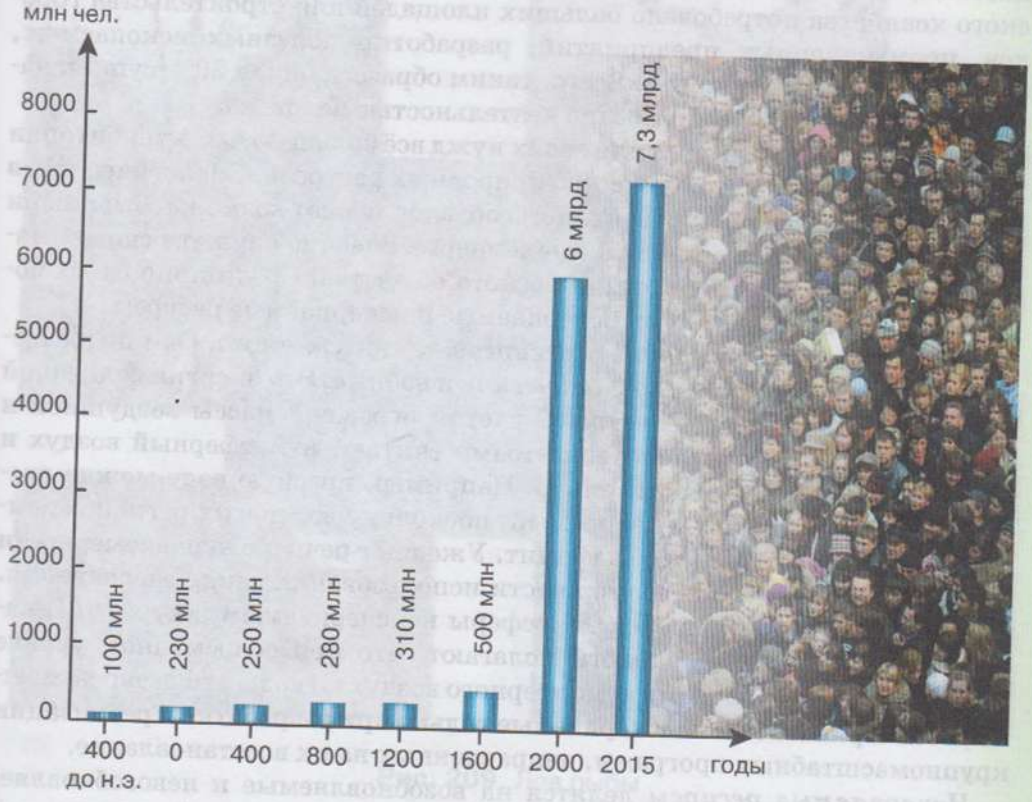


Рис. 208. Рост численности населения Земли

два столетия, и особенно в наши дни, привели к тому, что деятельность человека стала фактором планетарного масштаба, направляющей силой дальнейшей эволюции биосферы. В.И. Вернадский считал, что влияние научной мысли и человеческого труда обусловило переход биосферы в новое состояние — ноосферу (сферу разума).

Ноосфера — это новое эволюционное состояние биосферы, при котором разумная деятельность человека становится решающим фактором её развития.

В современных условиях значительная часть поверхности Земли распахана или представляет собой полностью или частично окультуренные

пастбища для домашних животных. Развитие промышленности и сельского хозяйства потребовало больших площадей для строительства городов, промышленных предприятий, разработки полезных ископаемых, сооружения коммуникаций. Всего, таким образом, около 20% суши к настоящему времени преобразовано деятельностью человека.

Сейчас люди используют для своих нужд всё большую часть территории планеты и всё большее количество природных ресурсов. Биологические, в том числе пищевые, ресурсы планеты обусловливают возможности жизни человека на Земле, а минеральные и энергетические служат основой материального производства человеческого общества. Среди природных богатств планеты различают неисчерпаемые и исчерпаемые ресурсы.

Неисчерпаемых природных ресурсов не так уж много. Они подразделяются на *космические, климатические* и *водные*. Это энергия солнечной радиации, морских волн, ветра. С учётом огромной массы воздушной и водной среды планеты неисчерпаемыми считают атмосферный воздух и воду. Выделение это относительно. Например, пресную воду можно рассматривать как ресурс исчерпаемый, поскольку во многих регионах земного шара возник острый её дефицит. Уже идёт речь и о неравномерности её распределения, и о невозможности использования ввиду загрязнения. Условно считают и кислород атмосферы неисчерпаемым ресурсом. В настоящее время учёные-экологи полагают, что при современном уровне технологии использования атмосферного воздуха и воды эти ресурсы можно рассматривать как неисчерпаемые только при разработке и реализации крупномасштабных программ, направленных на их восстановление.

Исчерпаемые ресурсы делятся на возобновляемые и невозобновляемые. К *возобновляемым ресурсам* относятся растительный и животный мир, плодородие почв. Большую роль в жизни человека играет лес, который имеет немаловажное значение как географический и экологический фактор. Леса предотвращают эрозию почвы, задерживают поверхностные воды, способствуют поддерживанию уровня грунтовых вод. В лесах обитают животные, представляющие материальную и эстетическую ценность для человека: копытные и пушные звери, промысловые и певчие птицы. В нашей стране леса занимают около 760 млн га, или 33% от всей территории, и являются одним из основных её природных богатств.

Несмотря на длительную историю культурного земледелия и животноводства, дикая природа продолжает служить для человека существенным источником продуктов питания, например рыбы (рис. 209). В разных странах мира в белковом рационе человека рыба составляет от 17 до 83%. Из неё, кроме того, получают витамины, кормовую муку для скота, а малоценные сорта рыб перерабатывают на удобрение для полей. Основная доля рыбных богатств (около 90%) сосредоточена в морях. При этом около 9%



Рис. 209. Лов рыбы

всего улова приходится на материковый шельф — на прибрежные воды глубиной до 200 м, которые составляют всего 8% всей площади Мирового океана. Важным объектом морского промысла также являются водные млекопитающие. Киты и ластоногие служат источником мяса и жира, а некоторые виды добывают ради шкур с прочным и красивым мехом.

Значение диких растений и животных для человека не исчерпывается их пищевой ценностью. Дикорастущие виды растений до сих пор являются исходным материалом для селекции, а среди диких животных есть виды, перспективные для одомашнивания.

К *невозобновляемым ресурсам* относятся полезные ископаемые. Их использование человеком началось в эпоху неолита. Первыми металлами, которым люди нашли применение, были самородное золото и медь. Добывать и плавить руды, содержащие медь, а также олово, серебро, свинец, умели уже за 4 тыс. лет до н.э. В настоящее время человек вовлёк в сферу своей промышленной деятельности преобладающую часть известных минеральных ресурсов. Из земных недр извлекается всё больше различных

руд, каменного угля, нефти и газа. Научно-технический прогресс открывает всё новые области применения чёрных и цветных металлов, различного неметаллического сырья. В результате расширяется разработка бедных руд, увеличивается добыча нефти со дна моря.

Таким образом, человечество интенсивно потребляет как живые, так и минеральные природные ресурсы. Однако такое использование окружающей среды имеет свои отрицательные последствия.

Отрицательное влияние человека на растительный и животный мир. Воздействие человека на живую природу складывается из прямого влияния и косвенного воздействия путём изменения природной среды.

Прямое влияние. Одна из форм прямого воздействия на растения — рубка леса. Выборочные и санитарные рубки, регулирующие состав и качество леса и необходимые для удаления повреждённых и больных деревьев, существенно не влияют на видовой состав лесных биоценозов. Другое дело — сплошная вырубка древостоя. Оказавшись внезапно в условиях открытого местообитания, растения нижних ярусов леса испытывают неблагоприятное влияние прямого солнечного излучения. У тенелюбивых растений травянистого и кустарничкового ярусов разрушается хлорофилл, угнетается рост, и некоторые виды исчезают. На месте вырубок поселяются светолюбивые растения, устойчивые к повышенной температуре и недостатку влаги. Меняется и животный мир: виды, связанные с древостоем, исчезают или мигрируют в другие места.

Ощутимое воздействие на состояние растительного покрова оказывает массовое посещение лесов отдыхающими и туристами. В этих случаях вредное влияние заключается в вытаптывании, уплотнении почвы и её загрязнении. Угнетение корневой системы приводит к засыханию древесных растений. Вытаптывание трав нарушает существенные этапы круговорота веществ, обрекая деревья на частичное голодание.

Прямое влияние человека на животный мир заключается в истреблении видов, представляющих для него пищевую или другую пользу. Считается, что с 1600 г. человеком было истреблено более 160 видов и подвидов птиц (рис. 210) и не менее 100 видов млекопитающих. В длинном списке значатся: тур — дикий бык, обитавший когда-то на территории всей Европы; стеллерова корова — водное млекопитающее, относящееся к отряду сиреновых, описанная русским натуралистом Г.В. Стеллером; дикая лошадь тарпан, обитавшая на юге России и исчезнувшая более 100 лет назад, и многие другие.

Некоторые виды современных животных находятся на грани вымирания или сохранились только в заповедниках. Такова судьба бизонов, десятками миллионов населявших когда-то прерии Северной Америки, и зубров, прежде широко распространённых в лесах Европы. На Дальнем

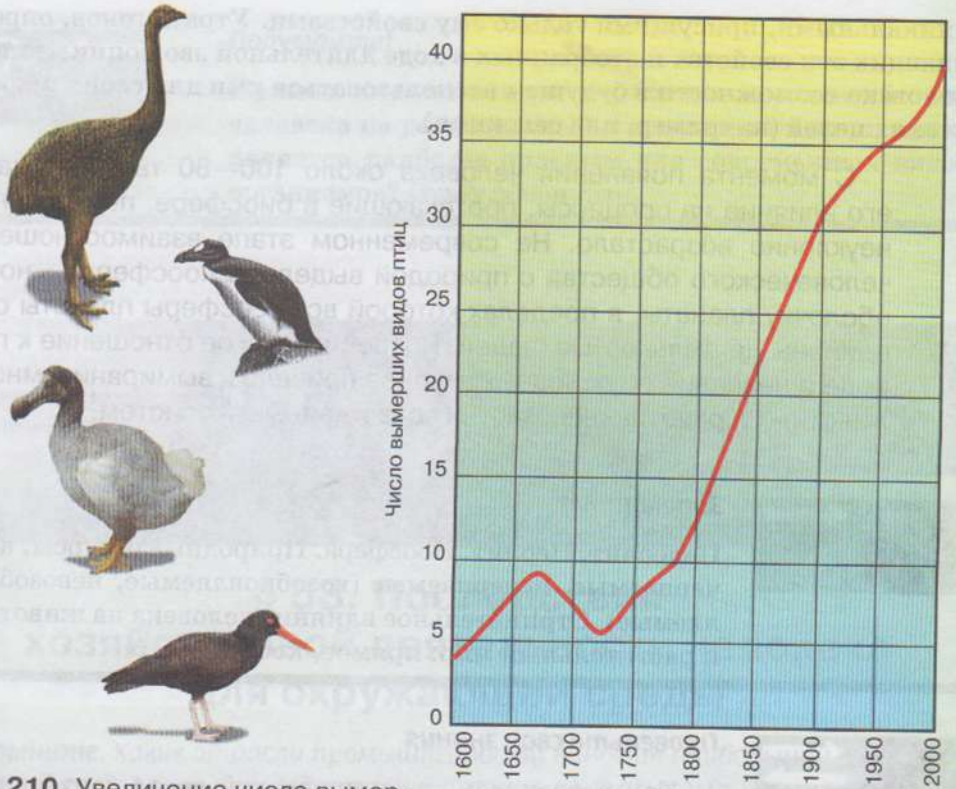


Рис. 210. Увеличение числа вымерших видов птиц (с 1600 по 2000 г.)

Востоке в настоящее время почти полностью истреблён пятнистый олень, а промысел китообразных привёл на грань вымирания несколько видов китов: серого, гренландского и голубого.

Косвенное воздействие. На численность животных оказывает влияние и хозяйственная деятельность человека, не связанная с промыслом. Например, резкое снижение численности уссурийского тигра произошло в результате освоения территорий в пределах ареала его обитания и сокращения кормовой базы, а в Тихом океане ежегодно гибнет несколько десятков тысяч дельфинов, так как в период лова рыбы они попадают в сети и не могут из них выбраться.

Исчезновение сравнительно небольшого числа видов животных и растений может показаться не очень существенным. Однако главная ценность современных видов заключается не только в хозяйственном значении. Каждый из них выполняет определённую роль в биоценозах и занимает место в цепях питания. Исчезновение того или иного вида ведёт к уменьшению устойчивости экосистем. Ещё важнее то, что каждый вид обладает

уникальными, присущими только ему свойствами. Утрата генов, определяющих эти свойства и отобранных в ходе длительной эволюции, лишает человека возможности в будущем воспользоваться ими для своих практических целей (например, для селекции).

С момента появления человека около 100—80 тыс. лет назад его влияние на процессы, протекающие в биосфере, постепенно и неуклонно возрастало. На современном этапе взаимоотношений человеческого общества с природой выделяют ноосферу — новую оболочку планеты, в пределах которой все геосферы планеты объединены деятельностью людей. Потребительское отношение к природе и незнание её основных законов привело к вымиранию многих животных и разрушению многих естественных экосистем.



Запомните!

Палеолит. Неолит. Ноосфера. Природные ресурсы: неисчерпаемые, исчерпаемые (возобновляемые, невозобновляемые). Отрицательное влияние человека на животный и растительный мир: прямое, косвенное.



Проверьте свои знания

1. Как отразилась на окружающей среде деятельность первобытного человека?
2. К какому периоду развития человеческого общества относится зарождение сельскохозяйственного производства?
3. Дайте характеристику современного этапа воздействия человека на природу.
4. Дайте классификацию природных ресурсов планеты.
5. Как человек использует неисчерпаемые ресурсы?
6. Что такое исчерпаемые природные ресурсы? Какие из них являются возобновляемыми?
7. Как в ходе развития человеческого общества изменилось использование невозобновляемых природных ресурсов?
8. Каковы последствия прямого воздействия человека на животный и растительный мир?
9. В чём суть косвенного воздействия человека на организмы?



Подумайте!

Прямое или косвенное отрицательное воздействие человека на растительный и животный мир планеты является наиболее опасным для современных видов организмов? Ответ обоснуйте.



§ 58. Последствия хозяйственной деятельности человека для окружающей среды

Вспомните. *Какие отрасли промышленности наносят наибольший вред окружающей среде? Какое воздействие на организмы оказывает повышенный уровень радиации? На какой высоте находится озоновый слой? Какую функцию он выполняет?*

Как вы думаете. *Какие экологические проблемы возникли в результате хозяйственной деятельности людей? Чем глобальные экологические проблемы отличаются от региональных?*

С увеличением плотности населения Земли растёт и степень воздействия человека на окружающую среду. При современных темпах и уровне развития производительных сил деятельность человеческого общества сказывается на биосфере в целом, т.е. приобретает глобальный характер.

Загрязнение воздуха. В процессе своей деятельности человек загрязняет воздушную среду. Над городами и промышленными районами в атмосфере возрастает концентрация газов, которые обычно в сельской местности содержатся в очень небольших количествах или совсем отсутствуют. Загрязнённый воздух очень вреден для здоровья. Кроме того, различные газы, соединяясь с атмосферной влагой и выпадая в виде *кислотных дождей*, ухудшают качество почвы и снижают урожай.

Основные причины загрязнения атмосферы — сжигание природного топлива и металлургическое производство. Если в XIX и в начале XX в. поступающие в окружающую среду продукты сгорания угля и жидкого топлива почти полностью ассимилировались растительностью Земли, то в настоящее время содержание вредных продуктов сгорания неуклонно возрастает. Из печей, топок, выхлопных труб автомобилей в воздух попадает целый ряд загрязняющих веществ (рис. 211). Среди них особенно выделяется сернистый ангидрид — ядовитый газ. Его концентрация в атмосфере особенно высока в окрестностях медеплавильных заводов. Сернистый газ вызывает разрушение хлорофилла в листьях растений, недоразвитие пыльцевых зёрен, засыхание и опадание листьев, хвои. Часть сернистого ангидрида окисляется до серного ангидрида, который легко растворяется в воде. Растворы сернистой и серной кислот, выпадая с дождями на поверхность Земли, причиняют вред живым организмам, разрушают здания. Почва приобретает кислую реакцию, из неё вымывается перегной — гумус — органическое вещество, содержащее все компоненты, необходимые для развития растений. Кроме того, в ней снижается количество солей кальция, магния, калия. В кислых почвах уменьшается и число обитающих в ней

Рис. 211. Загрязнение воздуха: выбросы промышленных предприятий и выхлопные газы автомобильного транспорта







видов животных, замедлена скорость разложения листового опада. Всё это создаёт неблагоприятные условия для роста растений.

Каждый год в результате сжигания топлива в атмосферу поступают миллиарды тонн диоксида углерода. Половина этого газа, образующегося при сгорании ископаемого топлива, поглощается океаном и зелёными растениями, а остальное накапливается в воздухе. Содержание диоксида углерода в атмосфере постепенно возрастает и за последние 100 лет увеличилось более чем на 10%. Диоксид углерода препятствует тепловому излучению в космическое пространство, создавая так называемый *парниковый эффект*. Изменение содержания этого газа в атмосфере в значительной мере влияет на климат Земли.

Промышленные предприятия и автомобили служат причиной поступления в атмосферу многих ядовитых соединений — оксидов азота, оксида углерода, соединений свинца (каждый автомобиль выделяет за год 1 кг свинца), различных углеводородов — ацетилена, этилена, метана, пропана, толуола, бензпирена и др. Вместе с капельками воды они образуют ядовитый туман — *смог*, вредно действующий на организм человека и на растительность городов. Жидкие и твёрдые частицы (пыль), взвешенные в воздухе, уменьшают количество солнечной радиации, достигающей поверхности Земли. Так, в больших городах солнечной радиации меньше, чем в сельской местности, на 15%, а ультрафиолетовых лучей — на 30% (в зимние месяцы она может совсем исчезнуть).

Вещества, которые используют в качестве компонентов аэрозолей и хладагентов в холодильных установках (хлорфторуглеводороды), попадая в атмосферу, разлагаются с выделением хлора и фтора. Они вызывают превращение озона в кислород, разрушая тем самым защитную оболочку нашей планеты. Происходит *истощение озонового слоя*, и возникают так называемые «озоновые дыры». Чрезмерное количество ультрафиолета вызывает рак кожи.

Загрязнение пресных вод. Масштабы использования водных ресурсов быстро увеличиваются. Это связано с ростом населения и улучшением санитарно-гигиенических условий жизни человека, развитием промышленности и орошаемого земледелия. Суточное потребление воды на хозяйственно-бытовые нужды в сельской местности составляет 50 л на одного человека, а в городах — 150 л.

Огромное количество воды используется в промышленности. На выплавку 1 т стали необходимо 200 м^3 воды, 1 т никеля — 4000 м^3. На производство 1 т бумаги требуется 100 м^3 воды, на изготовление 1 т синтетического волокна — от 2500 до 5000 м^3. Промышленность поглощает 85% всей воды, расходуемой в городах, оставляя на хозяйственно-бытовые цели около 15%.

Ещё больше воды необходимо для орошения. В нашей стране ежегодно на орошение расходуется более 150 км^3, в то время как на все другие нуж-

ды — около 50 км^3. Использование воды рек Средней Азии на орошение привело к сокращению акватории Аральского моря.

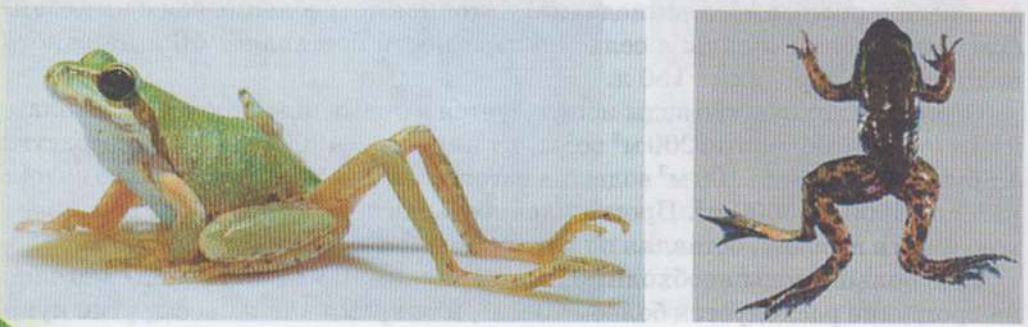
Кроме высокого уровня расхода, нехватка воды вызывается её растущим загрязнением вследствие сброса в реки отходов промышленного и особенно химического производства и коммунальных сточных вод. Бактериальное загрязнение и ядовитые химические вещества (например, фенол) приводят к омертвению водоёмов. Вредные последствия имеет также молевой сплав леса по рекам, который часто сопровождается заторами. При длительном пребывании древесины в воде она теряет деловые качества, а вымываемые из неё вещества губительно действуют на рыб.

В реки и озёра поступают и вымываемые из почвы дождями минеральные удобрения — нитраты и фосфаты, которые в больших концентрациях способны резко изменять видовой состав водоёмов, а также различные ядохимикаты — пестициды, используемые в сельском хозяйстве для борьбы с насекомыми-вредителями (рис. 212). Для аэробных организмов, обитающих в пресных водах, неблагоприятным фактором служит и сброс предприятиями тёплых вод. В тёплой воде кислород плохо растворяется, и его дефицит может приводить многие организмы к гибели.

Постоянный *перерасход воды* и *загрязнение пресных вод* ведёт к опасности «водного голода», что обусловливает необходимость разработки мероприятий по рациональному использованию водных ресурсов.

Загрязнение Мирового океана. Значительному загрязнению подвергаются воды морей и океанов. С речным стоком, а также от морского транспорта в моря поступают отходы: нефтепродукты, соли тяжёлых металлов, ядовитые органические соединения, в том числе пестициды. Памятна катастрофа — взрыв нефтяной платформы в Мексиканском заливе (апрель 2010 г.), со временем переросшая в техногенную катастрофу сначала локального, а затем и большего масштаба, с негативными последствиями для экосистемы

Рис. 212. Дефекты конечностей древесных лягушек вызваны воздействием пестицидов



огромного региона на многие десятилетия вперёд. Загрязнение морей и океанов достигает таких масштабов, что в ряде случаев выловленные рыбы и моллюски оказываются непригодными для употребления в пищу.

Антропогенные изменения почвы. Плодородный слой почвы формируется очень долго. В то же время ежегодно вместе с урожаем из почвы изымаются десятки миллионов тонн азота, калия, фосфора — главных компонентов питания растений. Основной фактор плодородия почвы — перегной (гумус), который содержится в чернозёмах в количестве менее 5% от массы пахотного слоя. На бедных почвах перегноя ещё меньше. При отсутствии пополнения почв соединениями азота его запас может быть израсходован за 50—100 лет. Этого не происходит, поскольку культурное земледелие предусматривает внесение в почву органических и неорганических минеральных удобрений. Азотные удобрения быстро расходуются, поэтому их приходится вносить ежегодно. При недостаточном применении органических и неорганических удобрений происходит *истощение почвы* и урожаи падают.

Неблагоприятные изменения в почве наступают и в результате неправильных севооборотов, т.е. ежегодного посева одних и тех же культур, например картофеля. Включение же в севообороты бобовых культур позволяет обогатить почву азотом. Посевы клевера и люцерны благодаря связыванию N_2 симбиотическими клубеньковыми бактериями задерживают в почве до 300 кг азота на 1 га.

К числу антропогенных изменений почвы относится эрозия.

Эрозия — это процесс разрушения и снос почвенного слоя потоками воды или ветром.

Широко распространена и наиболее разрушительна *водная эрозия*. Она возникает на склонах и развивается при неправильной обработке земли. Вместе с талыми и дождевыми водами с полей ежегодно уносятся в реки и моря миллионы тонн почвы. *Ветровая эрозия* наиболее сильно проявляется в южных степных областях нашей страны. Она возникает в районах с сухой обнажённой почвой, с изреженной растительностью. Чрезмерный выпас скота в степях и полупустынях способствует ветровой эрозии и быстрому разрушению травяного покрова. Для восстановления слоя почвы толщиной 1 см в естественных условиях требуется 250—300 лет. Следовательно, пыльные бури приносят невосполнимые потери плодородного слоя почвы.

Значительные территории со сформированными почвами изымаются из сельскохозяйственного оборота вследствие открытого способа разработки полезных ископаемых, залегающих на небольшой глубине. Вырытые глубокие карьеры и отвалы грунта разрушают не только земли, подлежащие

обработке, но и окружающие территории, при этом нарушается гидрологический режим местности, загрязняются воды, почва и атмосфера, снижается урожай сельскохозяйственных культур. В районах подземной добычи полезных ископаемых формируется *провально-терриконовый тип местности*. Эти две особенности рельефа тесно связаны друг с другом. Провалы образуются в результате возникновения пустот под земной поверхностью, а терриконы — в тех местах, где складывается пустая порода.

Радиоактивное загрязнение биосферы. Проблема радиоактивного загрязнения возникла в 1945 г. после взрыва атомных бомб, сброшенных на японские города Хиросиму и Нагасаки. Испытания ядерного оружия, производимые до 1963 г. в атмосфере, вызвали глобальное радиоактивное загрязнение. Чернобыльская авария — разрушение 26 апреля 1986 г. четвёртого энергоблока Чернобыльской атомной электростанции, расположенной на территории Украины, носило взрывной характер, реактор был полностью разрушен, и в окружающую среду было выброшено большое количество радиоактивных веществ. В результате аварии из сельскохозяйственного оборота было выведено около 5 млн га земель, вокруг АЭС создана 30-километровая зона отчуждения, уничтожены и захоронены сотни мелких населённых пунктов. Повреждения АЭС в Японии в марте 2011 г. также привели к большому выбросу радиоактивных веществ.

При взрыве атомных бомб или разрушении ядерных реакторов возникает очень сильное ионизирующее излучение, радиоактивные частицы рассеиваются на большие расстояния, заражая почву, водоёмы, живые организмы. Многие радиоактивные изотопы имеют длительный период полураспада, оставаясь опасными в течение всего времени своего существования. Все эти изотопы включаются в круговорот веществ, попадают в живые организмы и оказывают губительное действие на клетки. Очень опасен стронций-90 вследствие своей близости к кальцию. Накапливаясь в костях скелета, он служит постоянным источником облучения организма. Радиоактивный цезий (^{137}Cs) сходен с калием, его в больших количествах обнаруживают в мышцах поражённых животных. Исследования показали, что в организме эскимосов Аляски, питающихся мясом северных оленей, содержится цезий-137.

У ядерных взрывов любого происхождения есть ещё одна отрицательная сторона. При ядерном взрыве образуется громадное количество мелкой пыли, которая долго держится в атмосфере и поглощает значительную часть солнечной радиации. Расчёты отечественных учёных, подтверждённые специалистами разных стран мира, показывают, что даже при ограниченном, локальном применении ядерного оружия образовавшаяся пыль будет задерживать большую часть солнечного излучения. Наступит длительное похолодание («ядерная зима»), которое неизбежно приведёт к гибели всего живого на Земле.



В настоящее время практически любая территория планеты от Арктики до Антарктиды подвержена многообразным антропогенным влияниям. Очень серьёзный характер приобрели последствия разрушения природных экосистем и загрязнения окружающей среды. Вся биосфера находится под всё усиливающимся давлением деятельности человека, поэтому актуальной задачей становятся природоохранительные мероприятия.



Запомните!

Кислотные дожди. Парниковый эффект. Истощение озонового слоя. Смог. Перерасход воды. Загрязнение пресных вод. Истощение почвы. Эрозия (водная, ветровая). Провально-терриконовый тип местности. Радиоактивное загрязнение.



Проверьте свои знания

1. Каковы причины и последствия загрязнения атмосферы?
2. Как возникают кислотные дожди? Какой вред они наносят природе?
3. В чём суть понятия «парниковый эффект»? Каковы причины его возникновения?
4. Каково значение озонового слоя планеты? Каковы причины его разрушения?
5. На какие нужды человек тратит наибольшее количество пресной воды?
6. Как происходит загрязнение вод Мирового океана?
7. Как сказывается хозяйственная деятельность человека на структуре и плодородии почвы?
8. Что такое эрозия? Какие виды эрозии вам известны?
9. Каковы основные причины радиационного загрязнения? В чём его опасность для живых организмов?



Подумайте!

1. Каковы причины возможного возникновения «водного голода» в ряде районов мира?
2. Какие предприятия вашей местности оказывают негативное воздействие на окружающую среду?



§ 59. Охрана природы и рациональное природопользование

Вспомните. *Какие функции в природе выполняет лес? Какое значение имеют зелёные насаждения в городах? Каких редких животных своего региона вы знаете? В чём суть биологического метода борьбы с вредителями в сельском хозяйстве?*

Как вы думаете. *Какие существуют пути решения экологических проблем? Чем заповедники отличаются от заказников?*

В наши дни потребительское отношение к природе, расходование её ресурсов без осуществления мер по их восстановлению уходят в прошлое. Проблема рационального использования природных ресурсов, охрана природы от губительных последствий хозяйственной деятельности человека приобрели огромное значение. Общество в интересах настоящих и будущих поколений принимает необходимые меры для охраны и научно обоснованного, рационального использования земли и её недр, водных ресурсов, растительного и животного мира, для сохранения в чистоте воздуха и воды, обеспечения воспроизводства природных богатств и улучшения окружающей человека среды. Не будет преувеличением сказать, что охрана среды обитания людей — дело всего человечества.

Охрана природы и рациональное природопользование — проблема комплексная, и её решение зависит как от последовательного осуществления государственных мероприятий, так и от расширения научных знаний. Здесь будут рассмотрены лишь некоторые примеры, показывающие направленность и эффективность природоохранительных мер.

Для вредных веществ в атмосфере законодательно установлены *предельно допустимые концентрации (ПДК)*, не вызывающие у человека ощутимых последствий. С целью предотвращения загрязнения атмосферы разработаны мероприятия, обеспечивающие правильное сжигание топлива, переход на газифицированное теплоцентральное отопление, установку на промышленных предприятиях *очистных сооружений*. Помимо предохранения воздуха от загрязнения, очистные сооружения позволяют экономить сырьё и возвращать

в производство многие ценные продукты. Например, улавливание серы из выделяющихся газов даёт возможность увеличить выпуск серной кислоты, улавливание цемента сберегает продукцию, равную производительности нескольких заводов. На алюминиевых заводах установка фильтров на трубах предотвращает выброс в атмосферу фтора. Бытовые и промышленные сточные воды подвергаются механической, физико-химической и биологической обработке (рис. 213). Биологическая очистка заключается в разрушении растворённых органических веществ микроорганизмами. Вода пропускается через специальные резервуары, содержащие так называемый активный ил. Активный ил содержит микроорганизмы, окисляющие фенолы, жирные кислоты, спирты, углеводороды, нефть и т.д.

Очистка сточных вод не решает всех проблем. Поэтому всё больше предприятий переходит на новую технологию — *замкнутый цикл*, при котором очищенная вода вновь поступает в производство. Новые технологические процессы позволяют в десятки раз сократить расход воды.

Помимо строительства очистных сооружений, ведутся поиски *безотходных и малоотходных технологий*, при использовании которых образование отходов было бы сведено к минимуму. Этой же цели служат улучшение конструкции автомобилей, переход на другие виды топлива (сжиженный газ, этиловый спирт), при сжигании которого образуется меньше вредных веществ. Разрабатываются автомобили с электрическим двигателем для передвижения в пределах города.

Большое значение имеют правильная планировка городов и *зелёные насаждения*. Деревья очищают воздух от взвешенных в нём жидких и твёр-

Рис. 213. Сооружение по очистке воды




Клён


Липа


Конский каштан

Рис. 214. Растения, очищающие воздух от сернистого газа

дых частиц (аэрозолей), поглощают вредные газы. Например, сернистый газ хорошо поглощается листьями тополя, липы, клёна, конского каштана (рис. 214). Фенолы — сиренью, шелковицей и бузиной.

Охрана недр заключается прежде всего в предотвращении непроизводительных трат органических и минеральных ресурсов — их *комплексном использовании*. Например, много каменного угля теряется при подземных пожарах, горючий газ сгорает в факелах на нефтепромыслах. Разработка технологии комплексного извлечения металлов из руд позволяет получать дополнительно такие ценные элементы, как титан, кобальт, вольфрам, молибден и др.

Для повышения продуктивности сельского хозяйства громадное значение имеют *правильная агротехника* и осуществление специальных мероприятий по охране почвы. Например, борьба с оврагами успешно ведётся путём посадки растений — деревьев, кустарников, трав. Растения уменьшают скорость течения воды и защищают почву от смыва. Окультуривание оврагов позволяет использовать их в хозяйственных целях. Посев завезённой из Америки аморфы, имеющей мощную корневую систему, не только эффективно предотвращает смыв почвы: само растение даёт бобы, имеющие высокую кормовую ценность. Разнообразие посадок и посевов по оврагу способствует образованию стойких биоценозов. В зарослях поселяются птицы, что имеет немаловажное значение для борьбы с вредителями. *Защитные лесонасаждения* в степях препятствуют водной и ветровой эрозии полей.

Развитие *биологических методов борьбы с вредителями* позволяет резко сократить использование в сельском хозяйстве пестицидов.

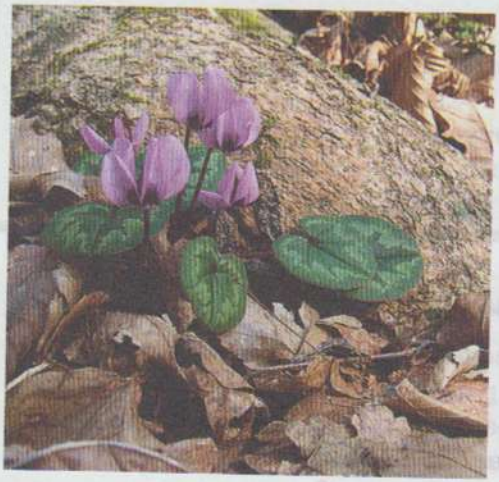
Сохранение животного и растительного мира. В настоящее время в охране нуждаются 2000 видов растений (рис. 215), 236 видов млекопитающих, 287 видов птиц. Международным союзом охраны природы (МСОП) учреждена специальная Красная книга, в которой сообщаются сведения об исчезающих видах и даются рекомендации по их сохранению. Многие виды животных, находящиеся под угрозой исчезновения, сейчас восстановили свою численность. К ним относятся лоси, сайгаки, белые цапли, гаги.



Венерин башмачок



Водяной орех, или чилим



Цикламен колхидский



Ятрышник шлемоносный

Рис. 215. Редкие виды растений

Сохранению видов животных и растений способствует организация *заповедников* и *заказников*. Помимо охраны редких и исчезающих видов, заповедники служат базой для одомашнивания диких животных, обладающих ценными хозяйственными свойствами. Они служат также центрами по расселению животных, исчезнувших в данной местности, или целям обогащения местной фауны. В России хорошо прижилась североамериканская ондатра, дающая ценный мех. В суровых условиях Арк-

тики успешно размножается овцебык, завезённый из Канады и Аляски. Восстановлена численность бобров, почти исчезнувших в нашей стране в начале века.

Подобные примеры многочисленны. Они показывают, что бережное отношение к природе, основанное на глубоких знаниях биологии растений и животных, не только сохраняет её, но и даёт значительный экономический эффект.

Охрана окружающей среды — это поддержание устойчивого состояния биосферы, при котором её абиотические параметры не ухудшаются, а количество видов не сокращается. Развитие современного общества должно происходить без вступления в конфликт с природными законами.



Запомните!

Предельно допустимые концентрации (ПДК). Очистные сооружения. Технологии замкнутого цикла. Безотходные и малоотходные технологии. Комплексное использование ресурсов. Лесонасаждения. Заповедники. Заказники.



Проверьте свои знания

1. Сформулируйте, зачем и почему необходимы бережное отношение к природе и её охрана.
2. В чём значение рационального научно обоснованного природопользования для сохранения многообразия животного и растительного мира?
3. Что такое предельно допустимые концентрации веществ?
4. Каким образом можно сократить выброс вредных веществ предприятий в окружающую среду?
5. Какие древесные породы лучше всего очищают воздух от вредных примесей?
6. Какое значение имеют защитные лесопосадки?
7. Для чего создаются заповедники и заказники? В чём их различие?



Подумайте!

1. Почему необходимо создавать международные организации по охране природы и заключать международные соглашения по вопросам природопользования?
2. Какой вклад может внести каждый из нас в дело защиты природы?

ЗАДАНИЕ

Подготовьте сообщения об охраняемых территориях нашей страны. Какие редкие растения и животные там обитают?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Очень широк круг вопросов, с которыми мы познакомились в процессе учёбы, и это не случайно. Сложность и многообразие жизни, развивавшейся и усложнявшейся миллиарды лет, столь велики, что одни её явления мы только начинаем понимать, а другие ещё только ждут изучения.

Возникновение жизни и функционирование живых организмов обусловлено естественными законами. Познание этих законов позволяет не только составить научную картину мира, но и даёт возможность использовать их для практических целей. Раскрытие молекулярных основ наследственности сделало возможным возникновение генетической инженерии, на основе изучения взаимоотношений между организмами созданы биологические методы борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур, многие приспособления живых организмов послужили моделями для конструирования эффективных искусственных сооружений и механизмов. В то же время незнание или игнорирование законов биологии приводит к тяжёлым последствиям как для природы, так и для человека.

Настало время, когда от поведения каждого из нас — и на работе, и в часы отдыха — зависит сохранение и процветание окружающего нас мира.

Исключительная способность живой природы к восстановлению создала иллюзию её неуязвимости к разрушительным действиям человека, безграничности её ресурсов. Мы показали, что это не так. Вся хозяйственная деятельность человека сейчас должна строиться с учётом принципов организации биосферы. Если убеждённость в этом возникнет при чтении настоящей книги, её задача будет выполнена.

СЛОВАРЬ

Автотрофные организмы — это организмы, способные создавать органические вещества из неорганических, используя энергию Солнца или энергию окислительно-восстановительных реакций.
Агроценоз — экосистема, искусственно созданная человеком.
Аллели гена — альтернативные варианты генов одного и того же локуса хромосомы.
Аминокислота — мономер молекулы белка.
Аналогичные органы — это органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различное строение и происхождение.
Ароморфоз — крупное эволюционное преобразование, которое приводит к усложнению организации, поднимает её на более высокий уровень.
Атавизмы — признаки, характерные для далёких предков, отсутствующие у современных организмов данного вида, но иногда появляющиеся в потомстве.
Аутосомы — хромосомы, одинаковые у представителей разных полов.

Бактериофаг — вирус бактерий.
Бесполое размножение — это процесс появления и развития нового организма из соматических клеток.
Биогеоценоз — это экосистема, границы которой определены растительным сообществом.
Биосинтез — процесс создания органических веществ из более простых соединений, идущий с поглощением энергии.
Биосфера — это оболочка планеты, состав, структура и энергетика которой определяются совместной деятельностью живых организмов.
Биотехнология — это производство необходимых человеку продуктов и материалов из живых клеток или с их помощью.
Биоценоз (сообщество) — это совокупность сосуществующих популяций разных видов живых организмов и все взаимодействия между ними.
Борьба за существование — это совокупность многообразных и сложных взаимоотношений, существующих между организмами и условиями среды.
Брожение — процесс получения организмом энергии за счёт окисления углеводов при отсутствии или недостатке кислорода.
Буферность — способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию своего содержимого на постоянном уровне.

Вид — это совокупность особей, сходных по строению, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Все особи одного вида имеют одинаковый кариотип, сходное поведение и занимают определённый ареал распространения.
Видовое разнообразие — это число видов, входящих в биоценоз, и их количественное соотношение.
Вирус — неклеточная форма жизни.
Включения — непостоянные структуры цитоплазмы клеток.

Гаметогенез — это процесс развития половых клеток.
Ген — это участок молекулы ДНК, определяющий возможность развития отдельного элементарного признака или синтез одной белковой молекулы.
Генотип — это совокупность генов одного организма.
Генофонд — это совокупность генотипов популяции.
Геохронологическая шкала — это шкала геологического времени, показывающая последовательность и соподчинённость этапов развития земной коры и органического мира Земли.
Гетеротрофные организмы — это организмы, использующие в качестве источника углерода и энергии органические вещества.
Гибридологический метод — это система скрещиваний в ряду поколений, дающая возможность анализировать наследование отдельных признаков и свойств организмов, а также обнаруживать возникновение наследственных изменений.
Гомеостаз — это свойство живых систем поддерживать постоянство своей внутренней среды, а также основные черты присущей им организации, несмотря на непрерывную изменчивость параметров окружающей среды.
Гомологичные органы — это органы, имеющие сходное строение и общее происхождение независимо от выполняемой ими функции.

Денатурация — это утрата структуры, присущей данной белковой молекуле.
Дигибридное скрещивание — это скрещивание, при котором прослеживается наследование двух пар альтернативных признаков.

Естественный отбор — это процесс выживания и размножения наиболее приспособленных к конкретным условиям существования особей.

Жизненный цикл клетки — это промежуток времени от момента возникновения клетки в результате деления до её гибели или до конца последующего деления.

Зигота — оплодотворённая яйцеклетка.

Идиоадаптация — приспособление к конкретным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации.
Изменчивость — это общее свойство живых организмов приобретать в процессе индивидуального развития признаки и свойства, отличные от качеств других особей того же вида.
Изоляция — разделение географическими, экологическими или иными факторами популяций одного вида (близкородственных видов), ограничивающее или исключающее скрещивание особей разных групп.
Индивидуальное развитие (онтогенез) — это период, который включает всю совокупность преобразований особи от момента её возникновения до конца жизни.
Искусственный отбор — это процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений путём систематического сохранения и размножения особей с определёнными, ценными для человека признаками и свойствами в ряду поколений.

Кариотип — это совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки.
Комбинативная изменчивость — это изменчивость, вызванная новой комбинацией генов в потомстве при половом размножении.
Конвергенция — схождение признаков у организмов разных систематических групп, обитающих в сходных условиях.
Конъюгация — это процесс тесного сближения гомологичных хромосом в процессе мейоза.
Кроссинговер — это обмен участками гомологичных хромосом.

Макроэволюция — надвидовая эволюция, которая ведёт к образованию из видов новых родов, из родов — новых семейств и т.д.
Мейоз — это способ деления половых клеток.
Микроэволюция — процесс образования новых видов.
Мимикрия — сходство с защищёнными животными.
Митотический цикл — это совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов, протекающих в период подготовки клетки к делению, а также на протяжении самого деления (митоза).
Митоз — это способ деления соматических клеток.
Моногибридное скрещивание — это скрещивание двух организмов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков.

Наследственность — это общее свойство живых организмов сохранять и передавать из поколения в поколение признаки, свойства и особенности своего развития.

Ноосфера — это новое эволюционное состояние биосферы, при котором разумная деятельность человека становится решающим фактором её развития.
Норма реакции — это пределы вариативной изменчивости признака.
Нуклеиновые кислоты — это полимеры, построенные из огромного числа мономерных единиц, называемых нуклеотидами.
Нуклеотид — это мономер нуклеиновых кислот ДНК и РНК.

Общая дегенерация — это направление эволюции, позволяющее достигнуть биологического процветания через упрощение организации.
Ограничивающий фактор — это фактор, находящийся в недостатке или избытке по сравнению с оптимальной величиной.
Оплодотворение — процесс слияния гамет.
Органоиды — постоянные, жизненно важные составные части клеток.

Партеногенез — развитие организма из неоплодотворённой яйцеклетки.
Пищевая цепь (цепь питания) — это ряд живых организмов в экосистеме, по которому происходит передача энергии, заключённой в органических веществах, от автотрофных организмов к гетеротрофным.
Пластический обмен (ассимиляция) — совокупность реакций биологического синтеза в живом организме, идущая с затратой энергии.
Половое размножение — это смена поколений и развитие организмов на основе специализированных — половых — клеток, образующихся в половых железах.
Половой диморфизм — внешние различия между особями мужского и женского пола в пределах одного вида.
Популяционные волны — колебания численности особей, составляющих популяцию.
Популяция — это совокупность особей данного вида, занимающих определённый участок территории внутри ареала вида, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций.
Постэмбриональное развитие — это период в индивидуальном развитии организма, который начинается в момент рождения или выхода из яйцевых оболочек и заканчивается старением и смертью.
Признак — это любая особенность строения организма, за исключением последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК.
Прокариоты — это организмы, в клетках которых нет оформленного ядра.

Раса — это исторически сложившаяся группа людей, связанная единством происхождения, которое выражается в общих наследственных морфоло-

гических и физиологических признаках, варьирующихся в определённых пределах.

Регенерация — это совокупность процессов, направленных на восстановление изношенных или разрушенных частей организма.

Ренатурация — общее свойство белков восстанавливать утраченную структуру.

Рудименты — это органы, утратившие своё значение в ходе эволюции, но всё ещё сохранившиеся у организмов.

Свойство — это любая функциональная особенность организма, в основе которой лежит определённый структурный признак.

Селекция — это наука о создании новых и улучшении уже существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов.

Симбиоз — форма взаимоотношений между организмами, при которой оба партнёра или один из них извлекает пользу от другого.

Среда обитания — это часть природы, которая окружает живые организмы и оказывает на них прямое или косвенное воздействие.

Стресс — это реакция организма, развивающаяся при возникновении угрозы нарушения гомеостаза из-за воздействия неблагоприятных условий.

Терморегуляция — это способность организмов поддерживать температуру своего тела на относительно постоянном уровне, независимо от температуры окружающей среды.

Транскрипция — это процесс переписывания информации с ДНК на иРНК.

Трансляция — это процесс преобразования последовательности триплетов нуклеотидов в последовательность аминокислотных звеньев, идущий на рибосомах.

Фенотип — это совокупность всех признаков и свойств организма.

Фотопериодизм — это реакция организмов на изменение длины светового дня.

Фотосинтез — это процесс превращения поглощённой организмом энергии света в химическую энергию органических соединений.

Хемосинтез — процесс преобразования энергии химических реакций неорганических веществ в химическую энергию синтезируемых органических соединений.

Хроматин — это глыбки, гранулы и нитевидные структуры ядра, состоящие из ДНК и белков.

Хромосома — это самостоятельная ядерная структура, имеющая плечи и первичную перетяжку — центромеру.

Цитология — это наука о клетке, особенностях её строения и жизнедеятельности.

Эволюция — это необратимое и направленное развитие живой природы, сопровождающееся образованием новых видов и прогрессивным усложнением форм жизни.

Экологические факторы — это любые компоненты среды, способные оказывать влияние на организмы.

Экология — это наука, изучающая взаимоотношения организмов между собой и с окружающей средой обитания.

Экосистема — это устойчивое сообщество растений, животных и микроорганизмов, находящихся в постоянном взаимодействии с компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы.

Эмбриональное развитие (эмбриогенез) — это период развития особи от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек.

Эрозия — это процесс разрушения и снос почвенного слоя потоками воды или ветром.

Эукариоты — это организмы, в клетках которых есть ядро.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От аторов 3

Глава 1. МНОГООБРАЗИЕ МИРА ЖИВОЙ ПРИРОДЫ
§ 1. Уровни организации живой материи 6
§ 2. Свойства живых систем 9

Глава 2. ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ
§ 3. Неорганические вещества, входящие в состав клетки 17
§ 4. Органические вещества, входящие в состав клетки. Белки 19
§ 5. Углеводы. Липиды. Нуклеиновые кислоты 25

Глава 3. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТОК
§ 6. Прокариотическая клетка 32
§ 7. Эукариотическая клетка 36
§ 8. Ядро 45
§ 9. Деление клеток 50
§ 10. Клеточная теория строения организмов 56
§ 11. Неклеточные формы жизни — вирусы 59

Глава 4. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ
§ 12. Пластический обмен 64
§ 13. Энергетический обмен 68
§ 14. Особенности пластического обмена растительной клетки 71

Глава 5. РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ
§ 15. Бесполое размножение 77
§ 16. Половое размножение 80
§ 17. Оплодотворение 88
§ 18. Эмбриональный и постэмбриональный периоды развития 93
§ 19. Развитие организмов и окружающая среда 100

Глава 6. ГЕНЕТИКА
§ 20. Основные понятия генетики. Гибридологический метод изучения наследственности 108
§ 21. Моногибридное скрещивание. Законы Менделя 114
§ 22. Дигибридное и полигибридное скрещивание. Третий закон Менделя 120

§ 23. Сцепленное наследование генов. Взаимодействие генов 124
§ 24. Генетика пола. Наследование признаков, сцепленных с полом . . 130
§ 25. Изменчивость 135

Глава 7. СЕЛЕКЦИЯ
§ 26. Методы селекции 142
§ 27. Центры многообразия и происхождения культурных растений. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова 147
§ 28. Селекция микроорганизмов 152
§ 29. Основные направления современной селекции 155

Глава 8. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА
§ 30. Развитие биологии в додарвиновский период 160
§ 31. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка 164
§ 32. Предпосылки возникновения дарвинизма 167
§ 33. Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе 174
§ 34. Учение Ч. Дарвина о естественном отборе 179
§ 35. Вид. Критерии и структура вида 185
§ 36. Факторы эволюции 190
§ 37. Формы естественного отбора 194
§ 38. Приспособленность организма к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора 199
§ 39. Главные направления эволюции 208
§ 40. Доказательства эволюции органического мира 213

Глава 9. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ
§ 41. Современные представления о возникновении жизни 223
§ 42. Развитие жизни на Земле в архейскую и протерозойскую эры . . . 228
§ 43. Развитие жизни в палеозойскую эру 233
§ 44. Развитие жизни в мезозойскую и кайнозойскую эры 240
§ 45. Положение человека в системе животного мира 245
§ 46. Эволюция приматов 249
§ 47. Стадии эволюции человека 254

Глава 10. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ
§ 48. Экологические факторы 263
§ 49. Абиотические факторы среды 267
§ 50. Биотические факторы среды 274
§ 51. Структура экосистем 282
§ 52. Пищевые связи. Круговорот веществ и энергии в экосистемах . . 289

§ 53. Устойчивость и смена экосистем 294
§ 54. Агроценозы. Влияние человека на экосистемы 299
§ 55. Биосфера. Структура и функции биосферы 303
§ 56. Роль живых организмов в биосфере 308
§ 57. История взаимоотношений человека с природой 313
§ 58. Последствия хозяйственной деятельности человека для окружающей среды 321
§ 59. Охрана природы и рациональное природопользование 328

Заключение 334
Словарь 335

Учебное издание

ИННОВАЦИОННАЯ ШКОЛА

Данилов Сергей Борисович
Романова Надежда Ивановна
Владимирская Алла Ивановна

БИОЛОГИЯ

Учебник для 9 класса
общеобразовательных организаций

Руководитель Центра естественно-научных дисциплин *С.В. Банников*
Ответственный редактор *С.Н. Новикова*
Макет, художественное оформление *А.С. Побезинского*
Художники *М.И. Ляпина, В.А. Сурков*
Редактор карт *И.Г. Старкова*
Корректор *Л.Н. Федосеева*
Вёрстка *Ю.А. Костиной, Л.Х. Матвеевой*

Подписано 19.05.15. Формат 70x90/16
Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 21,16.
Тираж 3000 экз. Заказ №12536.
Изд. № 18121.

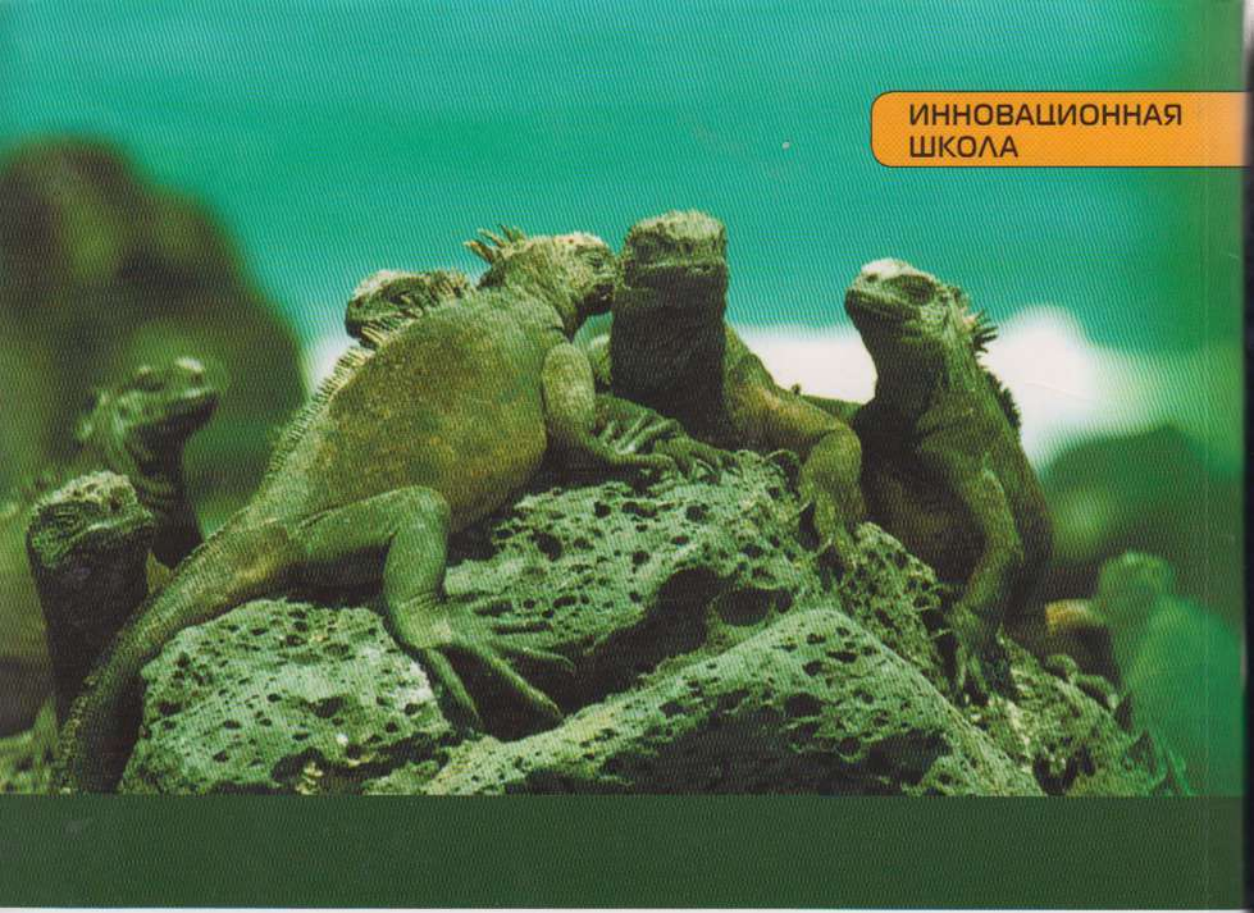
ООО «Русское слово — учебник».
125009, Москва, ул. Тверская, д. 9/17, стр. 5.
Тел.: (495) 969-24-54, (499) 689-02-65.

ISBN 978-5-00092-010-7



Отпечатано в типографии ООО «ЛД-ПРИНТ»
196644, Санкт-Петербург, Колпинский р-н, пос. Саперный,
территория предприятия «Балтика», д. б/н, лит. Ф.
тел. (812) 462-83-83, e-mail: office@ldprint.ru

ИННОВАЦИОННАЯ ШКОЛА





«РУССКОЕ СЛОВО»