

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

11



ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

11



Учебник для средних
общеобразовательных
учебных заведений

*Допущено
Министерством
образования и науки
Украины*

Перевод с украинского

Киев
«Генеза»
2002

Переведено с издания: Загальна біологія: Підручн. для 11 кл. серед. загальноосвіт. навч. закл. / М.Є. Кучеренко, Ю.Г. Вєрвєс, П.Г. Балан, В.М. Войцицький. – К.: Генеза, 2001. – 272 с.: іл. (Допущено Міністерством освіти України за рішенням Колегії Міністерства освіти України згідно з протоколом № 1/4-18 від 28 січня 1998 р.)

Авторский перевод с украинского

Підручник знайомить із сучасними досягненнями різних біологічних дисциплін. У ньому розглянуто основні закономірності життєвих явищ, особливості організації й функціонування всіх рівнів живої матерії. Особливу увагу приділено взаємозв'язку між живими організмами та їхнім середовищем життя, проблемам охорони природи, історичним гіпотезам еволюції органічного світу.

Общая биология: Учебн. для 11 кл. сред. общеобразоват. учебн. завед. / Н.Е. Кучеренко, Ю.Г. Вєрвєс, П.Г. Балан, В.М. Войцицкий. – К.: Генеза, 2001. – 272 с.: илл.
ISBN 966-504-139-8

Учебник знакомит с современными достижениями различных биологических дисциплин. В нем рассмотрены основные закономерности жизненных явлений, особенности организации и функционирования всех уровней живой материи. Особое внимание уделено взаимосвязи между живыми организмами и средой их обитания, проблемам охраны природы, историческим гипотезам эволюции органического мира.

ББК 28.0я 721

ISBN 966-504-139-8

© Кучеренко Н.Е., Вєрвєс Ю.Г., Балан П.Г.,
Войцицкий В.М., 2001
© Издательство «Генеза»,
художественное оформление,
иллюстрации, 2001

КАК РАБОТАТЬ С УЧЕБНИКОМ

ДОРОГИЕ ДРУЗЬЯ!

Вы продолжаете изучение курса «Общая биология». В 10-м классе вы уже ознакомились с молекулярным, клеточным и организменным уровнями организации живой материи, узнали о химическом составе и строении клеток, об основных процессах пластического и энергетического обмена, особенностях строения многоклеточных организмов, о механизмах регуляции их жизненных процессов. Вы научились проводить простые биохимические опыты, решать элементарные задачи по молекулярной биологии.

В 11-м классе вы узнаете об основных способах размножения живых существ, о наследственности и изменчивости организмов, об основных законах генетики, о высших уровнях организации живой материи: популяционно-видовом, биогеоценотическом и биосферном, о самых распространенных современных теориях эволюции, об историческом развитии органического мира и многом другом. Вы поймете, почему человеку важно сохранять видовое разнообразие живых существ на нашей планете, изучать законы природы и не нарушать их. Одна из основных задач этого учебника – привить вам экологическое мышление для того, чтобы полученные в школе знания вы смогли применить в своей повседневной практической деятельности. Вы также узнаете о современных достижениях таких перспективных отраслей биологии, как геномная и клеточная инженерия, биотехнология, их значении для дальнейшего прогресса человеческого общества.

Мы надеемся, что вам будет интересно изучать биологию, ведь не случайно ее считают наукой XXI столетия. От достижений биологии зависит решение таких важных проблем, как обеспечение человечества продуктами питания, разработка новых лекарственных препаратов, способов охраны окружающей среды, увеличение средней продолжительности жизни человека и многих других.

Напомним, что материал учебника разделен на разделы и параграфы, которые вы сможете найти, воспользовавшись «Содержанием». После названия каждого раздела перечислены ключевые вопросы, которые будут рассмотрены в соответствующих параграфах. Каждый параграф, кроме основного текста, имеет такие рубрики:

ВСПОМНИТЕ

перечислены вопросы, которые помогут вспомнить изученный ранее материал, что будет способствовать лучшему усвоению новых знаний;

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

содержит перечень вопросов для проверки усвоенных знаний;

ПОДУМАЙТЕ

приведены вопросы повышенной сложности.

В тексте параграфа основные положения, понятия и термины, на которые необходимо обратить особое внимание, выделены другим шрифтом. Текст, набранный более мелким шрифтом, содержит дополнительную информацию для тех из вас, кто хочет знать больше. Чтобы лучше усвоить материал, научитесь выделять главное и подтверждать его примерами, опираясь не только на текст учебника, но и на рассказ учителя и рекомендованную им литературу. Обязательно обращайте внимание на рисунки и схемы, иллюстрирующие и дополняющие текст параграфа. Они значительно облегчат вам работу с текстом.

После каждой темы под рубрикой «О чем мы узнали из этого раздела» в краткой форме обобщен материал соответствующего раздела, приведены итоговые задания, а также тематическая проверка знаний разного уровня сложности. Они помогут вам проверить свои знания по определенным разделам учебника, а краткий словарь — лучше усвоить основные термины. Приведенные после каждого раздела лабораторные работы позволят вам использовать на практике приобретенные теоретические знания.

Итак, успехов вам в изучении сложного и интересного мира живых существ!

РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ



Изучая этот раздел, вы узнаете о (об):

- основных формах размножения организмов и их биологическом значении;
- особенностях оплодотворения у различных групп организмов;
- основных этапах зародышевого развития организмов;
- типах послезародышевого развития организмов.

Научитесь:

- различать разные формы размножения.

§1 ТИПЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Каково биологическое значение процесса размножения организмов? Какие различают формы размножения?

В результате размножения родительские особи передают потомкам определенную наследственную информацию. В одних случаях наследственная информация передается почти полностью и особи дочернего поколения являются генетической копией родителей. Это наблюдается, например, при бесполом и вегетативном размножении или партеногенезе. В других случаях (при половом размножении) потомки определенным образом отличаются от родителей набором наследственной информации, что обуславливает изменчивость вида.

Какие особенности свойственны бесполому размножению? Бесполое размножение организмов осуществляется за счет отдельных неполовых клеток (путем их деления надвое, множественного деления, почкования) или за счет образований спор. Бесполое размножение наблюдается у одноклеточных и некоторых многоклеточных организмов (водоросли, грибы, высшие споровые растения).

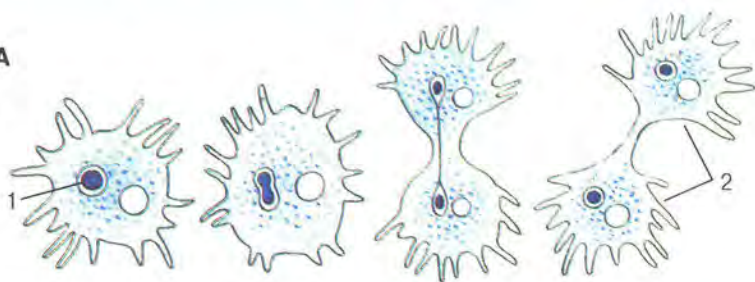
При делении клетки надвое (рис. 1) образуются две дочерние, каждая из которых вдвое меньше материн-



Рис. 1. Бесполое размножение. Деление клетки надвое

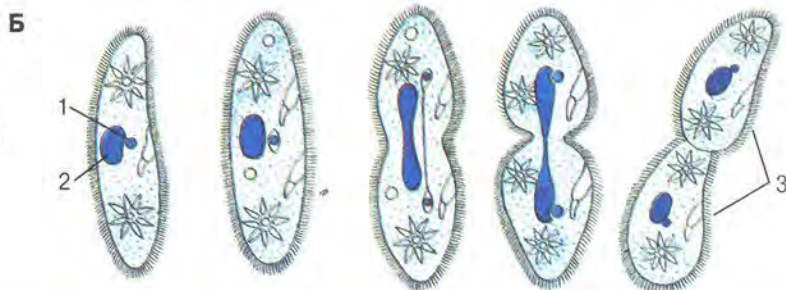
А – амёбы протей: **А**

- 1 – ядро;
2 – дочерние клетки



Б – инфузории-туфельки:

- 1 – малое ядро;
2 – большое ядро;
3 – дочерние клетки



ской. Органеллы материнской клетки при этом более или менее равномерно распределяются между дочерними. Если же определенная органелла находится в материнской клетке в единственном числе, то она попадает в одну из дочерних клеток, а в другой формируется заново (например, длинный жгутик у эвглены зеленой). Дочерние клетки, образовавшиеся путем деления, питаются, растут и, достигнув определенных размеров, начинают размножаться.

При множественном делении сначала многократно делится ядро материнской клетки (клетка становится многоядерной). Затем делится цитоплазма материнской клетки и образуется определенное количество дочерних (рис. 2). Такая форма бесполого размножения присуща, например, паразиту крови человека – малярийному плазмодию.

Клетки определенных организмов (например, дрожжей, некоторых инфузорий) могут размножаться почкованием: при этом от большей клетки (материнской) отделяется меньшая (дочерняя) (рис. 3).

Спорообразование известно у многих эукариот: грибов, водорослей, мхов, хвощей, плаунов, папоротников. Споры этих организмов представляют собой отдельные специализированные клетки, окруженные,



Рис. 2.
Множественное деление клетки малярийного плазмодия:

- 1 – клетки паразита;
2 – эритроциты

как правило, защитными оболочками. Они служат для размножения и распространения организмов. В некоторых случаях споры имеют органеллы движения и способны активно передвигаться во влажной среде (например, у определенных видов водорослей и грибов) (рис. 4). Споры, не имеющие жгутиков, покрыты плотной оболочкой и способны сохранять жизнеспособность в течение нескольких десятков лет. Они распространяются ветром, водой, другими организмами.

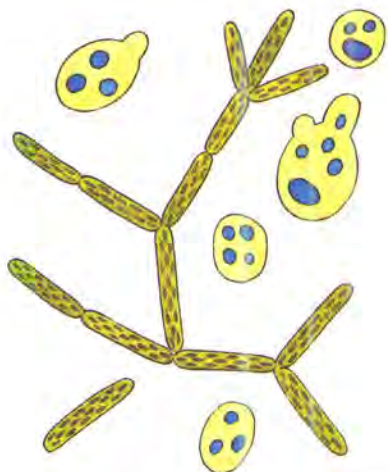


Рис. 3. Почкование дрожжей

У некоторых паразитических простейших (например, споровиков) споры – это одноклеточные или многоклеточные образования, окруженные плотной оболочкой. Эти споры не являются формой бесполого размножения, они служат для переживания неблагоприятного периода и распространения (например, для заражения новых хозяев). Подобное наблюдают и у некоторых групп бактерий. Как вы помните, споры бактерий часто характеризуются высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды.

Что характерно для вегетативного размножения? Вегетативное размножение, в отличие от бесполого, осуществляется многоклеточными частями, которые отделяются от материнского организма.

У многоклеточных водорослей, грибов и лишайников вегетативное размножение может осуществляться **фрагментацией** то есть отделением определенных многоклеточных частей тела или же специализированных образований (у лишайников).

Высшие растения могут размножаться вегетативными органами, их частями или видоизменениями (корневища, клубни, луковицы, клубнелуковицы, почки, усы и т.д.) (рис. 5).

Способы вегетативного размножения животных также разнообразны: почкование, упорядоченное или неупорядоченное деление тела и другие (рис. 6).

При **неупорядоченном делении** количество и размеры частей, на которые распадается организм, непостоянны. Этот вид вегетативного размножения известен среди беспозвоночных животных (губки, кишечнополостные, плоские и кольчатые черви, иглокожие).

При **упорядоченном делении** количество и размеры образовавшихся фрагментов более или менее по-

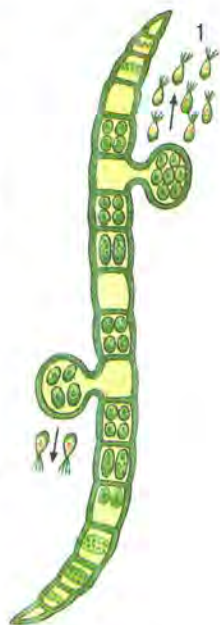


Рис. 4. Спорообразование у улотрикса:
1 – споры



Клубень
(картофель):
1 – глазки;
2 – проросток



Луковица
(лук репчатый)



Корневище
(ландыш):
1 – проросток

Рис. 5.
Вегетативное
размножение
растений

стоянны (морские звезды, некоторые медузы, полипы кишечнорастворных и др.).

Способность к делению (фрагментации) у некоторых видов животных бывает поразительной. Например, многощетинковый червь додекацерия может распадаться на отдельные сегменты (рис. 6). Каждый из образовавшихся сегментов на переднем конце начинает восстанавливать передний конец тела, а на заднем – хвостовой. Затем эти восстановившиеся участки отделяются от материнского сегмента и превращаются в самостоятельные дочерние особи. Через некоторое время материнский сегмент отделяет от себя еще пару дочерних особей, а затем погибает в результате истощения питательных веществ.

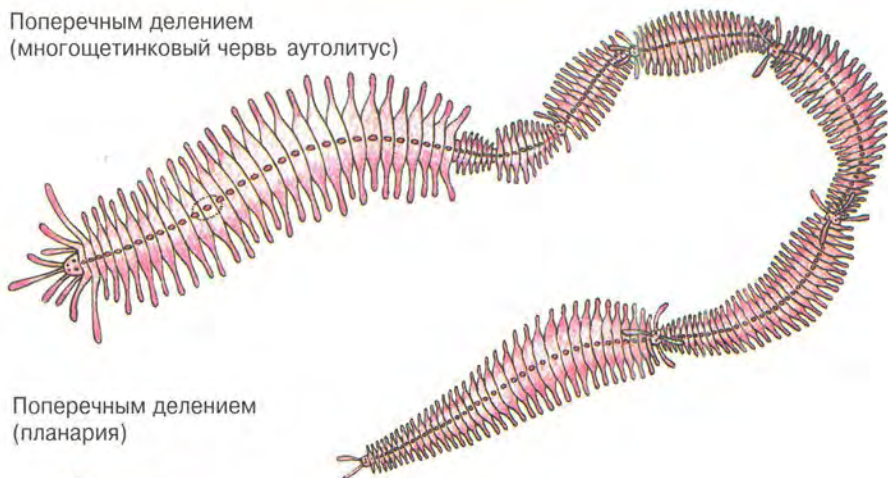
Еще один распространенный способ вегетативного размножения животных – **почкование**. В результате этого процесса от материнского организма отделяется одно или несколько многоклеточных образований – почек, которые со временем развиваются в самостоятельные организмы (полипы кишечнорастворных, некоторые кольчатые черви) (рис. 6). Если же почки остаются связанными с материнским организмом на протяжении всей жизни, то возникают колонии (например, губки, коралловые полипы). Особыми способами размножения являются полиэмбриония и партеногенез.

Что такое полиэмбриония и партеногенез? Полиэмбриония (от греч. *полис* – многочисленный и *эмбрион* – зародыш) – процесс развития нескольких зародышей из одной оплодотворенной яйцеклетки. Она встречается среди разных групп животных (у ресничных и кольчатых червей, иногда у членистоногих, рыб, птиц, млекопитающих). Как постоянное явление полиэмбриония встречается у некоторых насекомых (например, наездников) и млекопитающих (например, броненосцев). Известна полиэмбриония и у растений, когда в одном семени развивается несколько зародышей (тюльпаны, лилии, кувшинки, земляника и др.). Дополнительные зародыши в семени могут развиваться не только из оплодотворенной яйцеклетки, но и из других клеток семени.

У людей вследствие полиэмбрионии рождаются однояйцовые близнецы, обладающие идентичной наследственной информацией.

Партеногенез (от греч. *партенос* – девушка и *генезис* – происхождение) – развитие нового организма из неоплодотворенной яйцеклетки. Как и при полиэмбрионии, при партеногенезе дочерние организмы имеют наследственный материал, идентичный

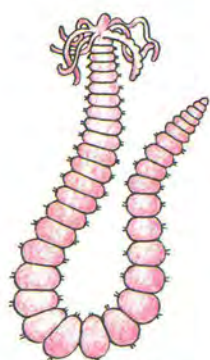
Поперечным делением
(многощетинковый червь аутолитус)



Поперечным делением
(планария)



Почкованием
(гидроидные полипы)



взрослая особь



развитие новых особей



отдельные сегменты

Множественной фрагментацией (кольчатый червь додекаceria)

Рис. 6. Вегетативное размножение животных

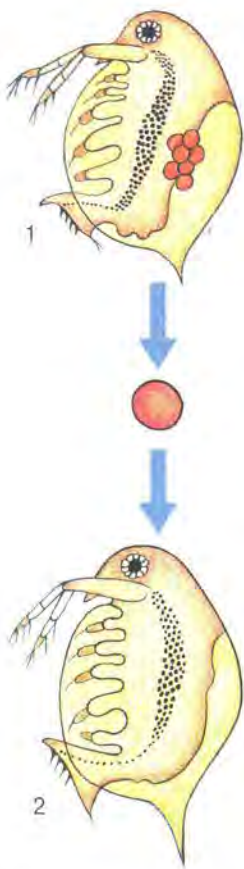


Рис. 7.
Партеногенетическое
размножение рачка
дафнии:

1 – материнская
особь;
2 – дочерняя особь

материнскому. Существуют организмы, для которых партеногенез является единственным способом размножения (некоторые насекомые – палочники, дыбки). А например, у ящериц существуют раздельнополые и партеногенетические популяции. В жизненном цикле тлей и дафний закономерно чередуются поколения, размножающиеся половым способом и партеногенетически (рис. 7).

Партеногенез по своим особенностям занимает промежуточное положение между бесполом и половым размножением. С одной стороны, новый организм развивается из специализированной половой клетки – яйцеклетки, с другой – развитию дочернего организма не предшествует оплодотворение.

Каково биологическое значение бесполого, вегетативного размножения и партеногенеза?

Бесполое и вегетативное размножение, полиэмбриония и партеногенез у некоторых групп организмов являются единственными способами размножения. У видов, способных к половому размножению, этими способами могут размножаться особи, по тем или иным причинам оказавшиеся изолированными от остальных. Виды с короткими жизненными циклами, благодаря этим формам размножения, за небольшой промежуток времени могут значительно увеличивать свою численность. Например, в результате полиэмбрионии у броненосцев из одной зиготы может развиваться до 12 зародышей, у наездников – до 3 000. Кроме того, при бесполом или вегетативном размножении новая особь, как правило, развивается быстрее, чем при половом.

В результате бесполого и вегетативного размножения, полиэмбрионии или партеногенеза дочерние особи, как правило, по набору наследственной информации являются точными копиями родительских. Человек использует эту особенность при размножении культурных растений, поддерживая из поколения в поколение свойства определенных сортов.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое размножение? Каково его биологическое значение?
2. Назовите основные формы размножения организмов.
3. Что такое бесполое размножение? Какие формы бесполого размножения вам известны?
4. Что такое вегетативное размножение? Охарактеризуйте его основные формы.
5. Что такое полиэмбриония?
6. Что такое партеногенез?
7. Каково биологическое значение бесполого, вегетативного размножения и партеногенеза?

ПОДУМАЙТЕ

Чем отличаются однайцовые близнецы от разнаяйцовых? Популяцию насекомых составляют только самки. Назовите возможные способы размножения этих животных.

§2 ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Каковы особенности полового размножения по сравнению с бесполом и вегетативным? Что такое зигота, гаплоидный, диплоидный и полиплоидный набор хромосом, плацента?

Половой процесс – соединение генетического материала двух различных клеток. Он может осуществляться в формах конъюгации или копуляции.

Что такое конъюгация и копуляция? **Конъюгация** (от лат. *conjugatio* – соединение) – общее название нескольких форм полового процесса, известных у некоторых групп организмов.

У бактерий в процессе конъюгации две временно контактирующие клетки через временный цитоплазматический мостик обмениваются участками своих молекул ДНК. У некоторых зеленых, диатомовых водорослей и грибов при конъюгации происходит слияние двух сходных безжгутиковых клеток (рис. 8, 9). Через образовавшиеся цитоплазматические мостики содержимое одной клетки (условно называемой мужской) переходит в другую (женскую). В результате слияния образуется **зигота**, которая делится после периода покоя.

У одноклеточных животных инфузорий в процессе конъюгации происходит обмен ядрами: через цитоплазматические мостики мигрирующие (мужские) ядра каждой из клеток переходят в другие и там сливаются со стационарными (женскими). После обмена ядрами клетки расходятся и путем нескольких делений у каждой из них восстанавливается характерный набор ядер.

Биологическое значение конъюгации заключается в обмене наследственным материалом между особями. Это усиливает наследственную изменчивость и повышает устойчивость популяций организмов к изменениям условий окружающей среды.

Копуляция (от лат. *copulatio* – соединение) – слияние двух половых клеток (гамет). При этом половые клетки могут быть одинаковыми (например, у хламидомонады) или же отличаться по форме, размерам и особенностям строения (высшие растения, хордовые животные и т.д.).

Каково строение половых клеток? Половые клетки передают наследственную информацию от особей родительского поколения потомкам. По сравнению с неполовыми (соматическими) клетками они имеют половинный (как правило, гаплоидный) набор

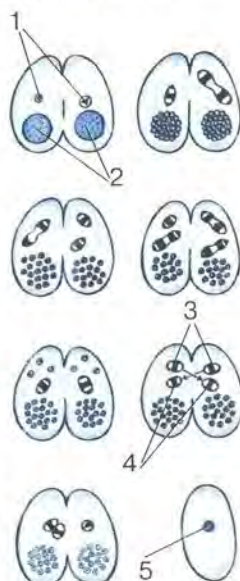


Рис. 8. Конъюгация у инфузории-туфельки:

1 – малые ядра;
2 – большие ядра;
3 – мигрирующие ядра;
4 – стационарные ядра;
5 – ядро, образовавшееся путем слияния мигрирующего и стационарного ядер

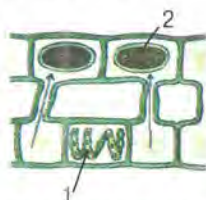


Рис. 9. Конъюгация у водоросли спирогиры:

1 – хлоропласт;
2 – зигота

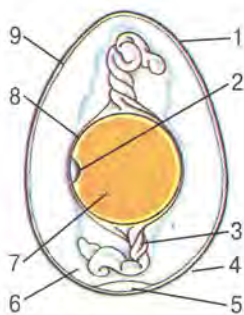


Рис. 10.
Строение
яйцеклетки курицы:
1 – скорлупа;
2 – зародышевый
диск; 3 – канатик;
4 – надскорлуповая
оболочка;
5 – воздушная
камера; 6 – белочная
оболочка; 7 – желток;
8 – желточная
оболочка;
9 – подскорлуповая
оболочка

хромосом. Поэтому при слиянии половых клеток в оплодотворенной яйцеклетке восстанавливается характерный для организмов данного вида набор хромосом.

Женские половые клетки – **яйцеклетки** – отличаются от мужских большими размерами, так как содержат запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша. Яйцеклетки могут быть окружены несколькими различными оболочками. Например, у птиц яйцеклетка дополнительно покрыта толстой белочной оболочкой, двумя тонкими подскорлуповыми, твердой известковой скорлупой и тонким наружным кутикулярным слоем (рис. 10). Эти оболочки выполняют защитную функцию, а белочная служит также источником воды для развивающегося зародыша.

Размеры яйцеклетки зависят от количества запасных питательных веществ в цитоплазме. Например, у млекопитающих, зародыши которых получают питательные вещества от организма матери через плаценту, размеры яйцеклетки (без наружных оболочек) варьируют от 50 мкм (мышевидные грызуны – полевки) до 180 мкм (овцы). Диаметр яйцеклетки человека составляет 90 мкм (рис. 11).

Если же в яйцеклетке накапливается значительный запас питательных веществ (желток), ее диаметр (без наружных оболочек) может составлять несколько сантиметров: 5–7 (акулы), 8 (страусы). С учетом наружных оболочек размеры таких яйцеклеток еще больше. Например, у африканского страуса длина яйца может достигать 15 см и более при массе 1,5–2 кг.

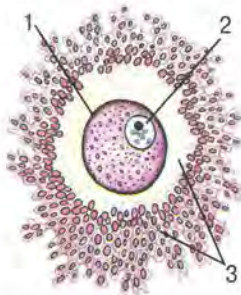


Рис. 11.
Строение
яйцеклетки
млекопитающих:
1 – желточная
оболочка;
2 – ядро;
3 – вторичные
оболочки

Мужские половые клетки – **сперматозоиды** – по размерам меньше яйцеклеток. Их длина составляет от 10 до 800 мкм, но в некоторых случаях может достигать 8 000 мкм (ракушковые раки). Сперматозоиды часто имеют жгутики (хвост) и способны к активному движению. Сперматозоиды со жгутиками характерны для различных групп организмов (зеленые водоросли, высшие споровые растения, хордовые животные и другие).

Рассмотрим строение сперматозоида млекопитающих (рис. 12). Он имеет короткую **головку**, в которой содержится ядро. На ее переднем конце находится особая органелла (**акросома**), формирующаяся за счет элементов комплекса Гольджи. Она обеспечивает проникновение сперматозоида в яйцеклетку (выделяет ферменты, растворяющие ее оболочку) и переход яйцеклетки от состояния покоя к периоду развития.

За головкой расположена **шейка**, а за ней — промежуточный отдел и **хвост**. В шейке содержатся одна или две центриоли, а в промежуточном отделе — митохондрии, обеспечивающие энергией работу хвоста.

У части высших (большинство голосеменных, покрытосеменных) и низших (красные водоросли) растений, грибов, некоторых групп животных (аскариды, речные раки) сперматозоиды жгутиков не имеют.

Что такое раздельнополые и гермафродитные организмы? В половом процессе, как правило, принимают участие две особи. У них в особых половых железах образуются половые клетки — мужские или женские. Животные, имеющие только один тип половых желез и образующие только один тип половых клеток, называются **раздельнополыми**. В некоторых случаях мужские и женские половые железы закладываются в одном организме, который способен продуцировать как мужские, так и женские половые клетки. Таких животных называют **гермафродитами***. Часто гермафродиты могут одновременно образовывать мужские и женские половые клетки (например, многие плоские черви). Иногда организм сначала функционирует как особь одного пола, а через определенное время — другого (некоторые рыбы, ракообразные). Изредка гермафродитные особи встречаются у раздельнополых животных и человека.

Биологическое значение гермафродитизма заключается в том, что у гермафродитных организмов повышается вероятность оставить потомство, уменьшаются затраты энергии на поиски партнера для размножения. Это особенно важно для организмов, ведущих прикрепленный образ жизни, паразитов (рис. 13), а также видов, обитающих на больших глубинах (определенные виды ракообразных, рыб, двусторчатых моллюсков).

У большинства гермафродитов существуют различные механизмы, препятствующие самооплодотворению (неодновременное созревание мужских и женских половых клеток, определенные особенности строения половой системы и т.д.).

Виды растений, у которых органы, формирующие мужские и женские половые клетки, расположены на разных особях, называют **двудомными** (кукушкин лен, ива, облепиха), на одной особи — **однодомными** (например, кукуруза).

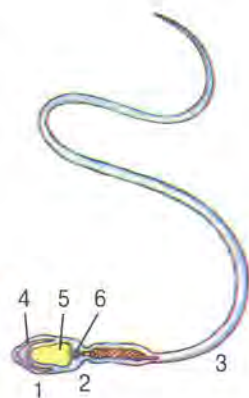


Рис. 12.
Строение сперматозоида:
1 — головка;
2 — шейка;
3 — хвост;
4 — акросома;
5 — ядро;
6 — центриоля

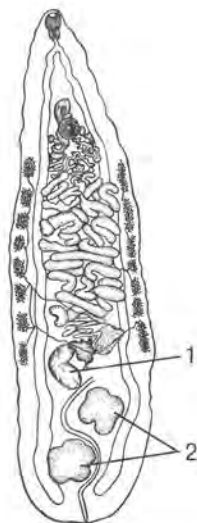


Рис. 13.
Кошачья двуустка (гермафродит):
1 — яичник;
2 — семенники

*Гермафродит — обоеполое существо из греческой мифологии, сын бога Гермеса и богини Афродиты.

1. Что такое половое размножение? 2. В каких формах может осуществляться половой процесс? 3. Каковы особенности строения половых клеток? 4. Каких особей называют раздельнополыми, а каких – гермафродитами? 5. В чем заключается биологическое значение гермафродитизма? 6. Какие растения называют однодомными, а какие – двудомными?

Почему в яйцеклетке по сравнению со сперматозоидом имеется больший запас питательных веществ?

§3 ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Какие типы оплодотворения известны у растений и животных? Что такое митоз и мейоз? Каково строение генеративных органов у цветковых растений? Как происходит процесс мейоза?

Процесс образования половых клеток называется **гаметогенезом** (от греч. *гамете* – жена или *гаметес* – муж и *генезис*).

Как образуются половые клетки? Рассмотрим процессы образования половых клеток на примере млекопитающих (рис. 14).

Яйцеклетки и сперматозоиды, как правило, имеют гаплоидный (одинарный) набор хромосом. Они образуются в половых железах из первичных диплоидных половых клеток.

Процесс образования половых клеток проходит ряд последовательных стадий: размножения, роста, созревания и формирования.

На **стадии размножения** первичные половые клетки делятся путем последовательных митозов, в результате чего их количество многократно возрастает. На **стадии роста** образовавшиеся клетки увеличиваются до определенных размеров. На **стадии созревания** первичные диплоидные половые клетки делятся мейотически и превращаются в незрелые гаплоидные гаметы. Этот процесс имеет свои особенности при образовании сперматозоидов и яйцеклеток.

При созревании мужских половых клеток в результате двух мейотических делений образуются четыре одинаковые гаплоидные клетки. На **стадии формирования** ядро и цитоплазма сперматозоидов уплотняются, благодаря чему размеры зрелого сперматозоида уменьшаются. Только после созревания сперматозоиды способны самостоятельно двигаться и оплодотворять яйцеклетку.

При созревании женских половых клеток после первого деления мейоза образуются две разные по разме-



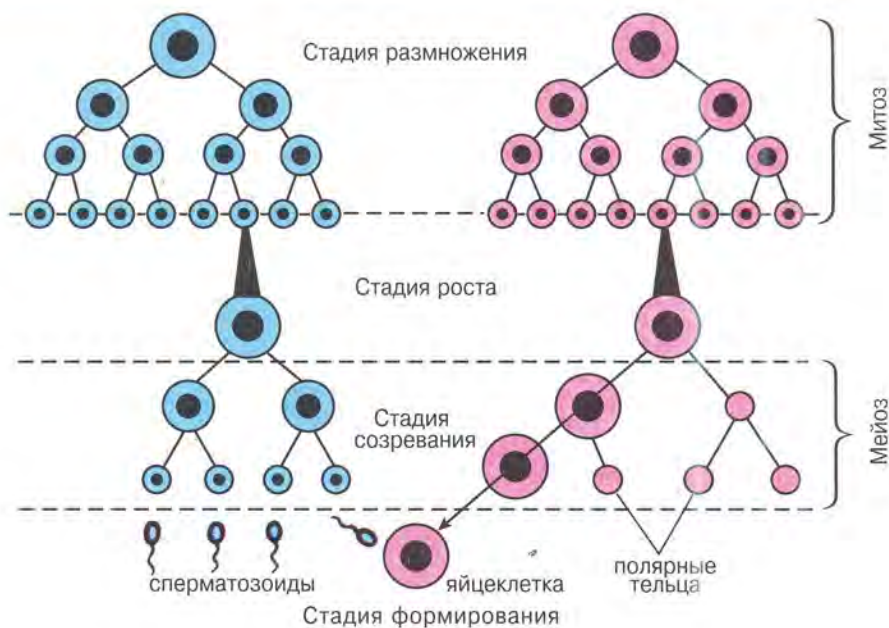


Рис. 14. Схема развития сперматозоида и яйцеклетки

рам гаплоидные клетки: крупная, содержащая запас питательных веществ, и мелкая – полярное тельце. После второго деления мейоза образуются четыре гаплоидные клетки: одна крупная яйцеклетка и три мелких полярных тельца. Полярные тельца в процессе размножения участия не принимают и через некоторое время исчезают. На стадии формирования у яйцеклетки образуется часть внешних оболочек.

Различия в образовании сперматозоидов и яйцеклеток объясняются тем, что сперматозоид при оплодотворении только вносит в яйцеклетку половину наследственного материала и поэтому его масса не имеет значения для развития будущего зародыша. Яйцеклетка, кроме своей половины наследственного материала, содержит все органеллы и запас питательных веществ, используемых зародышем в процессе его развития. Сохраняя максимальную массу цитоплазмы, яйцеклетка должна стать гаплоидной. Это достигается двумя последовательными, но неравномерными делениями мейоза: мелкие полярные тельца как раз и предназначены для удаления излишнего наследственного материала.

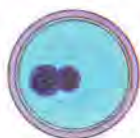
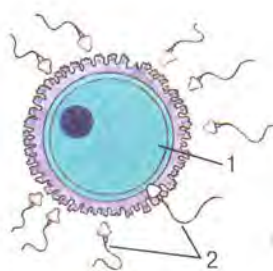


Рис. 15.
Оплодотворение:
1 – яйцеклетка;
2 – сперматозоиды

Как происходит оплодотворение у разных групп живых существ? У животных оплодотворение может быть внешним и внутренним. При **внешнем оплодотворении** женская и мужская половые клетки сливаются вне половой системы самки (или гермафродитной особи). Внешнее оплодотворение чаще всего встречается у обитателей водоемов (многощетинковые черви, двусторчатые моллюски, речной рак, ланцетники, большинство костных рыб, земноводных), а также у некоторых наземных животных (например, дождевых червей).

Внутреннее оплодотворение, происходящее в органах половой системы самки (или гермафродитной особи), присуще большинству наземных животных (плоские и круглые черви, брюхоногие моллюски, насекомые, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие), а также некоторым обитателям водоемов (хрящевые рыбы).

В процессе оплодотворения происходит активация яйцеклетки, проникновение в нее сперматозоида и слияние их ядер (рис. 15). После проникновения сперматозоида свойства оболочки яйцеклетки изменяются и она становится непроницаемой для других сперматозоидов.

Для процесса оплодотворения водорослям и высшим споровым растениям необходима влага, в которой передвигаются подвижные сперматозоиды. У голосеменных и покрытосеменных процесс оплодотворения не зависит от влажности среды. У этих групп растений процессу оплодотворения предшествует процесс опыления. **Опыление** – это перенос пыльцевого зерна, содержащего мужские половые клетки, с пыльников тычинок на рыльце пестика (покрытосеменные) или на семязачаток (голосеменные). Опыление у покрытосеменных может происходить с помощью животных-опылителей (насекомые, мелкие птицы), ветра, воды, а у голосеменных только с помощью ветра.

Опыление может быть перекрестным (если пыльцевое зерно попадает на рыльце пестика другого цветка) или же происходит самоопыление (пыльцевое зерно попадает на рыльце пестика того же цветка).

Рассмотрим процесс оплодотворения у растений на примере покрытосеменных. Впервые его исследовал в 1898 году украинский ученый С.Г. Навашин. Этот процесс получил название **двойного оплодотворения** (рис. 16).

После того, как пыльцевое зерно попадает на рыльце пестика, оно набухает и начинается формирование



Сергей Гаврилович Навашин
(1857–1930)

пыльцевой трубки. В пыльцевую трубку переходят три гаплоидные клетки – вегетативная и два спермия. Вегетативная клетка создает питательную среду для спермиев и со временем исчезает. Через особое отверстие в оболочках семязачатка (пыльцевход) пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок, состоящий из семи клеток. На его полюсах расположены шесть гаплоидных клеток, одна из которых яйцеклетка. В центре зародышевого мешка располагается клетка (центральная клетка) с двумя гаплоидными ядрами. Со временем эти ядра сливаются, образуя вторичное диплоидное ядро.

Один из спермиев, попав в зародышевый мешок, сливается с яйцеклеткой. В результате образуется диплоидная зигота, из которой развивается зародыш. Второй спермий сливается с центральной клеткой, в результате чего она становится триплоидной (имеет три гаплоидных набора хромосом). В дальнейшем из этой клетки развивается особая ткань – **эндосперм** (от греч. *эндон* – внутренний и *сперма* – семенная жидкость), клетки которой содержат питательные вещества, необходимые для развития зародыша.

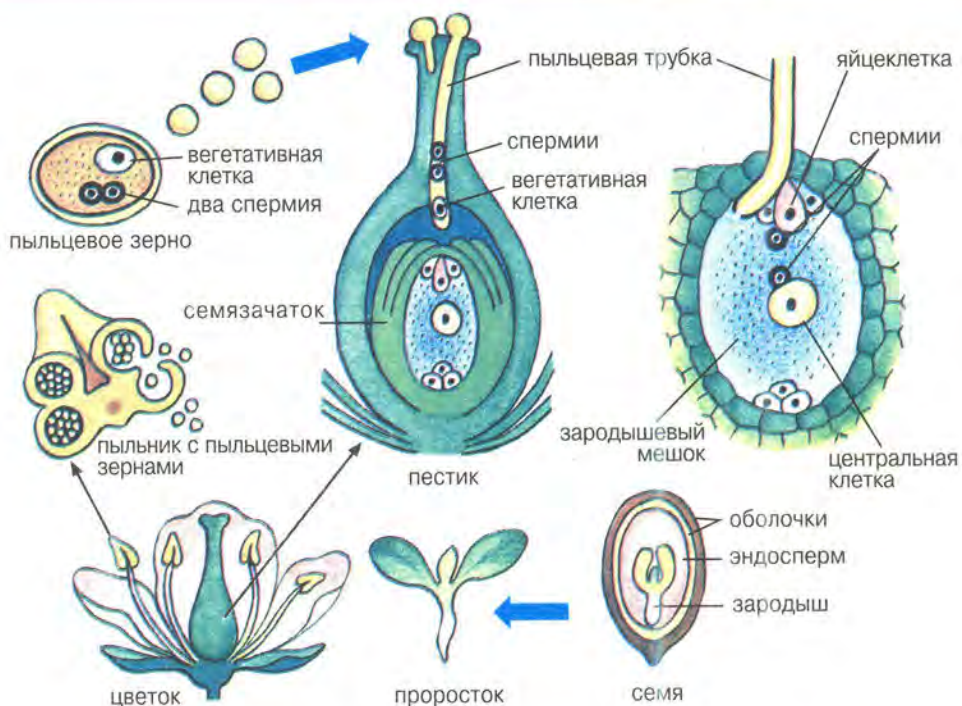


Рис. 16. Двойное оплодотворение у цветковых растений

Двойное оплодотворение у покрытосеменных – это по сути два разных процесса, поскольку зародыш развивается только из оплодотворенной яйцеклетки.

Процесс оплодотворения имеет большое биологическое значение, поскольку способствует восстановлению хромосомного набора, характерного для особей определенного вида.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Чем отличается процесс образования женских и мужских половых клеток у млекопитающих? 2. Что такое оплодотворение? Каково его биологическое значение? 3. Какие формы оплодотворения наблюдаются у животных? 4. Какие особенности процесса оплодотворения у разных групп растений?

ПОДУМАЙТЕ

Чем можно объяснить различия в процессах образования мужских и женских половых клеток?

Почему оплодотворение у водорослей и высших споровых растений возможно только во влажной среде?

§4 ЭТАПЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Что такое индивидуальное развитие? Какие этапы индивидуального развития вам известны у животных и растений? Что такое зародышевое и послезародышевое развитие? Из каких фаз состоит клеточный цикл?

Индивидуальное развитие, или **онтогенез** (от греч. *онтос* – существующее и *генезис*), – это развитие особи от ее рождения до конца жизни (смерть или новое деление особи). У разных групп организмов онтогенез имеет свои особенности, которые, в частности, зависят от способа размножения. У одноклеточных организмов онтогенез совпадает с клеточным циклом.

Продолжительность онтогенеза может быть различной. Например, у мексиканского кипариса – до 10 000, у драцены – до 6 000 лет. Имеются «долгожители» и среди животных. Некоторые виды черепах живут до 150 лет, белуга – до 100. У беспозвоночных значительная продолжительность жизни наблюдается у некоторых моллюсков, членистоногих (например, у речного рака – до 20 лет).

Какие периоды выделяют в онтогенезе? В онтогенезе выделяют зародышевый (эмбриональный) и послезародышевый (постэмбриональный) периоды.

Зародышевый период индивидуального развития – это время, когда новый организм (зародыш, или эмбрион) развивается внутри материнского или внутри яйца, семени и т.д. Он завершается рождением (выходом из оболочек яйца, прорастанием).

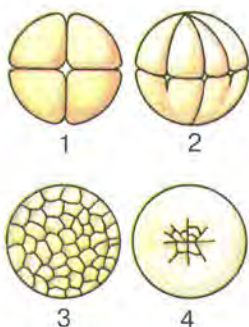


Рис. 17.
Типы дробления
яйцеклеток:
полное (1, 2, 3)
и неполное (4)

Послезародышевый период начинается с момента рождения (выхода из оболочек яйца, прорастания) и продолжается до приобретения организмом способности к размножению.

У организмов некоторых видов смерть наступает сразу после размножения (насекомые-поденки, лососевые рыбы: горбуша, кета и т.д.). У других организмов (большинство позвоночных животных, речной рак, некоторые насекомые, высшие растения) способность к размножению сохраняется еще некоторое время. После утраты способности к размножению у таких организмов смерть наступает не сразу, а через некоторое время – от нескольких дней до нескольких лет или десятков лет. Этот период называют **периодом старения**, когда в организме постепенно снижается уровень обмена веществ, наступают необратимые изменения, которые, в конце концов, приводят к смерти.

Какие этапы выделяют в процессе зародышевого развития животных? Зародышевое развитие животного организма начинается с дробления *зиготы* (рис. 17). **Дробление** – это ряд последовательных митотических делений зиготы или неоплодотворенной яйцеклетки. При этом образовавшиеся в результате дробления клетки (бластомеры) не растут в интерфазе и поэтому их размеры после каждого деления уменьшаются.

На характер дробления влияет количество и расположение питательных веществ (желтка) в яйцеклетке. Если она имеет небольшое количество питательных веществ, распределенных более или менее равномерно (кишечнополостные, ланцетник, плацентарные млекопитающие), наблюдается **полное дробление**, то есть зигота делится полностью.

Полное дробление может быть равномерным или неравномерным. При **равномерном дроблении** образовавшиеся клетки (бластомеры) имеют приблизительно одинаковые размеры (морские ежи, ланцетники, плацентарные млекопитающие), а при **неравномерном** – после каждого деления возникают крупные и мелкие бластомеры.

Если же в яйцеклетке желтка много и он занимает большую ее часть, то наблюдается **неполное дробление**. При этом делится не вся зигота, а только определенная ее часть. Так, у птиц и пресмыкающихся цитоплазма с ядром сконцентрирована на одном из полюсов яйцеклетки в виде зародышевого диска, который и дробится (рис. 17; 4).

Процесс дробления завершается формированием **бластулы** (от греч. *бластос* – зародыш) – полого образования различной формы, стенки которого состоят из одного слоя бластомеров (рис. 18).

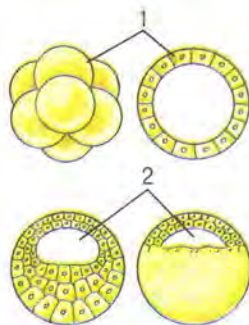


Рис. 18.
Типы бластул:
1 – бластомеры;
2 – полость бластулы

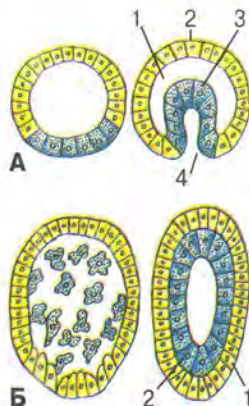


Рис. 19.
Типы гаструляции
А. Впячивание:
1 – полость бластулы;
2 – эктодерма;
3 – энтодерма;
4 – первичный рот
Б. Перемещение:
1 – энтодерма;
2 – эктодерма

У некоторых видов животных (некоторые кишечнополостные, плоские черви, членистоногие, большинство млекопитающих) в результате дробления образуется **морула** (от лат. *морум* – тутовая ягода). Стадия морулы соответствует стадии бластулы, однако морула лишена полости и представляет собой скопление бластомеров, более или менее тесно прилегающих друг к другу.

После образования бластулы начинается процесс образования и формирования **гастрюлы** (от греч. *гастер* – желудок). Чаще всего этот процесс происходит путем впячивания части бластомеров вовнутрь (рис. 19). При этом образуется два слоя клеток: наружный – **эктодерма** (от греч. *ектос* – снаружи и *дерма* – кожа) и внутренний – **энтодерма** (от греч. *энтос* – внутри и *дерма*). Эти слои тела зародыша многоклеточных животных называют **зародышевыми листками**.

У других животных (например, некоторых кишечнополостных) внутренний зародышевый листок (энтодерма) образуется благодаря перемещению части бластомеров в полость бластулы (рис. 19).

При дальнейшем развитии из зародышевых листков формируются все ткани и органы животного. На месте впячивания образуется первичный рот, ведущий в замкнутую полость первичной кишки. Между эктодермой и энтодермой сохраняются остатки полости бластулы. На стадии гастрюлы завершается зародышевое развитие некоторых беспозвоночных (например, кишечнополостных): тело таких животных состоит из двух слоев клеток, у них сохраняется первичный рот, ведущий в полость первичной кишки.

У большинства же многоклеточных животных после образования эктодермы и энтодермы наступает этап формирования третьего (среднего) зародышевого листка – **мезодермы** (от греч. *мезос* – средний и *дерма*), расположенного между наружным и внутренним. Мезодерма может закладываться различными путями. У большинства беспозвоночных две или несколько клеток зародыша перемещаются в пространство между экто- и энтодермой и располагаются по бокам первичного рта. В результате последовательных делений эти клетки формируют мезодерму (рис. 20; I).

У других животных (иглокожие, хордовые) в полость бластулы впячиваются боковые выросты стенки первичной кишки. Они обособливаются и образуют замкнутые мешки, из которых и формируется мезодерма (рис. 20; II).

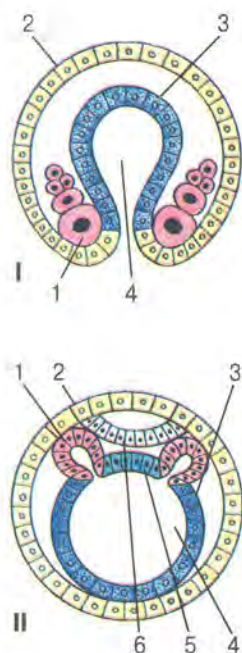


Рис. 20.
Типы образования мезодермы (I, II):
1 – мезодерма;
2 – эктодерма;
3 – энтодерма;
4 – полость первичной кишки;
5 – зачаток хорды;
6 – нервная пластинка

Следует отметить, что первичный рот, возникающий на стадии гастролы, не всегда сохраняется у взрослых животных. У иглокожих, хордовых животных на его месте возникает анальное отверстие, а на противоположном конце тела образуется углубление, соединяющееся с кишечником, появляется так называемый вторичный рот.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое онтогенез? 2. Охарактеризуйте основные периоды онтогенеза. 3. Что такое дробление? Как проходит этот процесс? 4. Что такое бластула? Каково ее строение? 5. Что такое гастролы? Как она формируется? 6. Что такое мезодерма? Как она формируется?

ПОДУМАЙТЕ

Чем дробление зиготы отличается от типичного клеточного деления?

§5 ФОРМИРОВАНИЕ ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ ЗАРОДЫША

ВСПОМНИТЕ

Что такое ткани, органы, зародышевые листки?

Как вы уже знаете, первично сходные между собой клетки бластулы со временем дают начало различным зародышевым листкам. Это происходит в результате дифференциации клеток.

Что такое дифференциация клеток? Дифференциация (от лат. *дифференция* – отличия) – появление в ходе онтогенеза отличий в строении и функциях клеток, тканей и органов, образующихся из одной зиготы. Совокупность процессов, обеспечивающих в онтогенезе многоклеточных организмов формирование, существование и восстановление различных тканей, называют **гистогенезом** (от греч. *хистос* – ткань и *генезис*). Процессы образования зачатков органов и их дифференциацию во время онтогенеза называют **органогенезом** (от греч. *органон* – орган и *генезис*).

Мы уже упоминали, что у растений все типы тканей формируются из образовательной ткани. У животных процессы гистогенеза более сложные: ткани разных типов развиваются из производных разных зародышевых листков (экто-, энто- и мезодермы). В этих процессах важная роль принадлежит межклеточным взаимодействиям, влиянию биологически активных веществ и т.д.

Клетки, дающие начало клеткам разных типов, входящим в состав различных тканей, бывают стволовыми, полустволовыми (клетки-предшественники) и зрелыми (дифференцированные).

Стволовые клетки способны к дифференциации и дают начало новым клеткам при формировании тканей или в процессе их обновления (регенерации). У млекопитающих, например, из стволовых клеток кроветворных органов образуются эритроциты, лейкоциты и клетки, из которых формируются тромбоциты. Стволовые клетки способны к самоподдержанию: после деления материнской клетки только одна из двух дочерних клеток дифференцируется, другая же остается стволовой. **Полустволовые клетки** (клетки-предшественники) дифференцированы, как и зрелые. Однако, в отличие от последних, сохраняют способность к делению.

Формирование зачатков органов зародыша и их дальнейшая дифференциация происходят одновременно с образованием тканей, так как в этих процессах принимают участие различные типы клеточных элементов и тканей.

Как происходит органогенез? Рассмотрим процессы формирования тканей и органов на примере хордовых животных (рис. 21). Выделяют фазу образования комплекса осевых органов (нервной трубки, хорды, кишечника) и фазу формирования остальных органов. Во время последней разные участки организма приобретают особенности строения, присущие взрослым особям данного вида.

Нервная трубка начинает формироваться после начала образования мезодермы. Зародыш в этой фазе развития называется **нейрулой** (от греч. *нейрон* — нерв) (рис. 21). Сначала утолщается участок эктодермы на спинной стороне зародыша, которая превращается в нервную пластинку. Со временем края нервной пластинки приподнимаются и образуют нервные валики, между которыми возникает продольная борозда

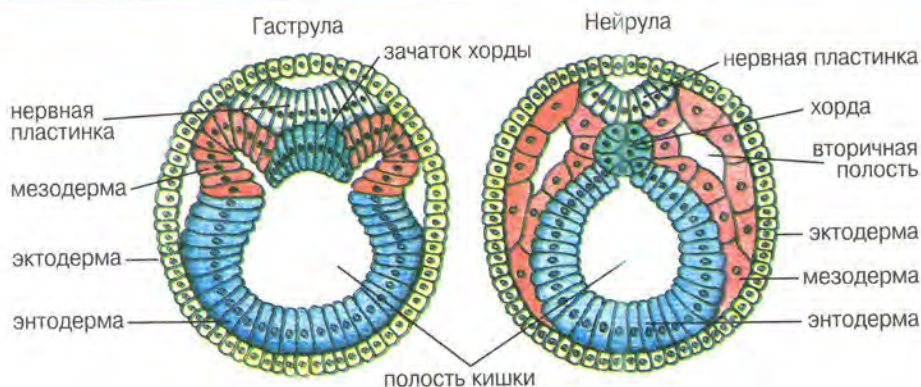


Рис. 21. Гистогенез и органогенез (ланцетник)

— будущая полость центральной нервной системы. На спинной стороне зародыша нервные валики смыкаются, и нервная пластинка превращается в нервную трубку, отделяющуюся от остальной части эктодермы. Над нервной трубкой за счет эктодермы образуется покровный эпителий. Расширенный передний конец нервной трубки позвоночных животных со временем образует пять первичных мозговых пузырей, отвечающих отделам головного мозга. От отдела, отвечающего будущему промежуточному мозгу, в обе стороны выпячиваются глазные пузыри, из которых развиваются глаза.

У представителей подтипа Бесчерепные (ланцетник) головной мозг не образуется: нервная трубка имеет только незначительное утолщение передней части.

На этой фазе зародышевого развития процессы органогенеза происходят не только в эктодерме, но и в других зародышевых листках. Зародыш постепенно приобретает черты взрослого организма. Под нервной трубкой закладывается хорда, а под хордой — кишечник. **Хорда** (от греч. *хорде* — струна) — несегментированная спинная ось представителей типа Хордовые. Это эластичный тяж, образующийся из выпячивания спинной части первичного кишечника, расположенного под нервной трубкой.

Как правило, хорда имеется только у зародышей, а у взрослых особей ее замещает хрящевой или костный позвоночник. Только у некоторых хордовых животных (ланцетники, осетрообразные, двоякодышащие рыбы и т.д.) хорда сохраняется на протяжении всей жизни.

Из **эктодермы**, кроме нервной ткани, формируются элементы органов чувств, наружный слой кожи (эпидермис) и кожные железы, передняя и задняя кишки беспозвоночных животных, наружные жабры земноводных и т.д.

Энтодерма дает начало органам пищеварительной системы и пищеварительным железам (печень, поджелудочная железа), хорде, плавательному пузырю рыб, внутренним жабрам, легким, частям некоторых желез внутренней секреции (гипофиза, щитовидной железы).

Из **мезодермы** формируются зачатки скелета, мускулатуры, кровеносной системы, половых и выделительных органов, соединительнотканые слои кожи, плевра, брыжжейка брюшной полости тела, перикард и т.д.

У высших растений зародыш развивается иначе, чем у животных: все его ткани и органы формируются из первичной образовательной ткани. Зародыш голо-

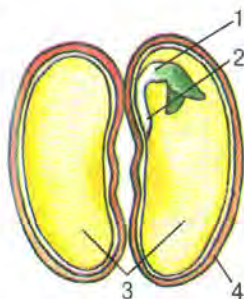


Рис. 22.
Строение семени фасоли:
1 — стебель;
2 — корень;
3 — семядоли;
4 — семенная
кожура

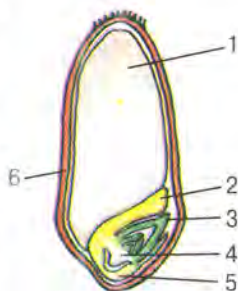


Рис. 23.
Строение семени пшеницы:
1 — эндосперм;
2 — семядоля;
3 — почка;
4 — стебель;
5 — корень;
6 — околоплодник,
сросшийся
с кожурой

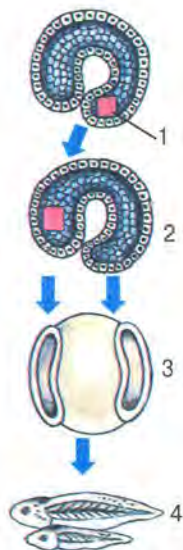


Рис. 24.
Взаимное влияние
частей
развивающегося
зародыша:

1 – пересаживаемый
участок;
2 – стадия гаструлы;
3 – стадия нейрулы;
4 – развитие
дополнительного
зародыша

семенных и покрытосеменных растений состоит из зародышевого корешка и побега. Зародышевый побег, в свою очередь, состоит из первых листочков (семядолей), стебля, на верхушке которого расположен конус нарастания (почка). Развиваясь, эти органы дают начало соответствующим органам взрослого растения. У покрытосеменных и голосеменных зародыш является составной частью семени и содержит запас питательных веществ (рис. 22, 23). Вам уже известно, что семя формируется из семязачатка.

Какие условия необходимы для нормального развития зародыша животных? Развитие многоклеточного организма животных объединяет такие сложные процессы, как деление клеток, их миграция и взаимодействие. При условии нормального развития формирование отдельных частей зародыша и организма в целом согласованы по месту и времени. Это объясняется тем, что из определенных blastomeres в будущем развиваются определенные структуры организма. Кроме того, зачатки одних органов развиваются под влиянием других, заложенных ранее.

Таким образом, развитие зародыша – это цепочка взаимодействий его частей.

Явление взаимодействия частей развивающегося зародыша было подтверждено экспериментально (рис. 24): участок гаструлы земноводных, расположенный над верхней губой первичного рта, из которого в дальнейшем должна была формироваться спинная часть первичной кишки, пересадили на брюшную сторону другого зародыша, находящегося на той же стадии развития (из этого участка должен был развиваться эпителий). Со временем, под влиянием пересаженного участка, на брюшной стороне зародыша-хозяина сформировался второй (дополнительный) зародыш, соединенный с ним брюшной частью.

Однако описанное явление может наблюдаться только на самых ранних этапах формирования гаструлы, пока не началась дифференциация пересаженных участков.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Каково значение дифференциации клеток? 2. Что такое гистогенез и органогенез? Какова связь между этими процессами? 3. Чем отличаются процессы гистогенеза у растений и животных? 4. Какие части зародыша животных формируются из экто-, энто- и мезодермы? 5. В чем заключается явление взаимодействия частей развивающегося зародыша?

ПОДУМАЙТЕ

Чем отличается зародышевое развитие высших растений и животных?

§6 ПОСЛЕЗАРОДЫШЕВОЕ РАЗВИТИЕ ЖИВОТНЫХ. РОСТ И РЕГЕНЕРАЦИЯ ОРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Какие существуют типы послезародышевого развития животных? Как происходит послезародышевое развитие покрытосеменных растений? Что такое регенерация? Что такое гормоны, нейрогормоны и фитогормоны?

Послезародышевое (постэмбриональное) развитие животных – это период, продолжающийся от рождения (выхода из оболочек, покрывающих зародыш) до наступления половой зрелости. В этот период организм растет, дифференцируются некоторые его органы (например, половые железы).

Каким может быть послезародышевое развитие животных? Послезародышевое развитие животных может быть прямым или косвенным. При **прямом развитии** только что родившееся животное в целом напоминает взрослую особь. Прямое развитие возможно благодаря эмбрионизации. **Эмбрионизация** – явление, при котором зародышевый период удлиняется благодаря питанию эмбриона за счет ресурсов материнского организма (плацентарные млекопитающие, некоторые хрящевые рыбы) или запасных питательных веществ яйца (пресмыкающиеся, птицы) (рис. 25).

Биологическое значение эмбрионизации заключается в том, что животное рождается или выходит из оболочек яйца на более высоком уровне развития. Это уменьшает уязвимость его организма при неблагоприятном действии факторов среды обитания.

У плацентарных млекопитающих, некоторых сумчатых, акул, скорпионов одна из зародышевых оболочек срастается со стенками матки (расширения яйцепроводов). Через стенки этого образования зародыш получает питательные вещества и кислород, а также выводятся конечные продукты обмена и углекислый газ. Процесс рождения зародыша у таких животных называют **настоящим живорождением**.

Явление, при котором зародыш развивается за счет запасных питательных веществ яйца внутри материнского организма и освобождается от оболочек яйца еще в органах половой системы, называют **яйцеживорождением** (некоторые ящерицы, змеи, аквариумные рыбы – гуппи и меченосцы, насекомые – тли и другие животные).



Рис. 25.
Прямое развитие
птиц: 1 – синицы
(гнездовой тип);
2 – перепела
(выводковый тип)

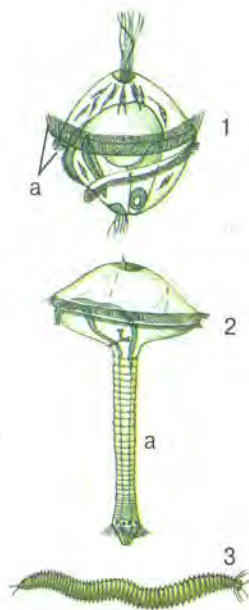


Рис. 26.
Непрямое развитие
(многощетинковый
червь *нереис*):

1 – личинка
(а – реснички);
2 – развивающаяся
личинка (а – зона
образования новых
сегментов);
3 – взрослый червь

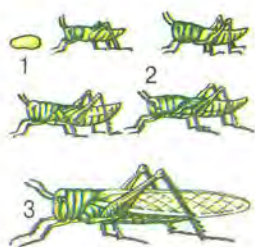


Рис. 27.
Непрямое развитие
насекомых
с неполным
превращением

(перелетная саранча):
1 – яйцо; 2 – личинки
разных стадий;
3 – взрослое
насекомое

Когда зародыш развивается в яйце и выходит из его оболочек вне материнского организма, то происходит **яйцeroждение** (большинство пресмыкающихся, членистоногих, птицы, первозвери, кишечноплостные и т.д.).

Прямое развитие характерно для некоторых кишечноплостных (гидры), ресничных и малощетинковых червей, ракообразных (дафнии, речной рак), моллюсков (пресноводные и наземные брюхоногие, головоногие), пауков, скорпионов, хрящевых рыб, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.

Непрямое развитие сопровождается значительными изменениями строения организма, благодаря которым личинка превращается во взрослую особь.

Личинка – фаза послезародышевого развития многих беспозвоночных (большинство кишечноплостных, плоских, круглых, кольчатых червей, моллюсков, насекомых (рис. 26), некоторых позвоночных животных, у которых запасы питательных веществ в яйце недостаточны для завершения процессов формирования органов и их систем. Непрямое развитие происходит в несколько последовательных этапов (фаз), на каждом из которых животное характеризуется определенными особенностями строения и жизненных функций. Например, у насекомых при развитии с неполным превращением выделяют фазы яйца, личинки и взрослого насекомого (клопы, стрекозы, тараканы, прямокрылые, вши) (рис. 27), а при развитии с полным превращением – яйца, личинки, куколки и взрослого насекомого (бабочки, жуки, перепончатокрылые, двукрылые, блохи) (рис. 28). При этом особое значение имеет фаза куколки, на которой происходит полная перестройка организма: с участием лизосом переваривается большинство личиночных органов, а из особых групп зародышевых клеток формируются ткани и органы половозрелого насекомого.

Непрямое развитие известно у многих кишечноплостных, плоских и многощетинковых червей, насекомых, клещей, моллюсков, костных рыб, а также иглокожих, ланцетников, земноводных и т.д.

Непрямое развитие обеспечивает несколько важных биологических функций, способствующих существованию вида.

Питательная функция. На определенной фазе развития животное получает наибольшее количество питательных веществ, необходимых для завершения развития. Например, у насекомых – это фаза личинки (у гусениц некоторых видов бабочек за время развития масса тела увеличивается в 10 000 раз и более).

Как вы знаете, взрослые насекомые не растут и питаются только для поддержания определенного уровня обмена веществ или созревания половых клеток. У некоторых видов насекомых взрослые особи вообще не питаются, используя питательные вещества, накопленные личинками (поденки, тутовый шелкопряд, оводы).

Рациональное использование ресурсов. Разные фазы развития часто разделены пространственно, а также по способу и объекту питания. Таким образом животные определенных видов избегают чрезмерного роста численности популяций, что могло бы привести к истощению ресурсов, необходимых для их существования. Это явление, например, наблюдается у насекомых, развивающихся с полным превращением, проходных рыб, паразитических организмов, развивающихся со сменой хозяев, земноводных и т.д.

Функция расселения. Личинки многих животных, ведущих малоподвижный или прикрепленный образ жизни (губки, коралловые полипы, двусторчатые моллюски, ланцетники, усоногие раки и т.д.), способны активно или пассивно (с помощью течений, ветра, других организмов) расселяться, обеспечивая распространение вида.

Обеспечение заражения хозяев. Паразитические животные часто попадают разными путями в организм хозяина на фазе личинки. Так, с пищей попадают в организм человека личинки кошачьей двуустки, цепней, широкого лентеца, трихинеллы; с водой — печеночного сосальщика; через кожу — анкилостомы и т.д. В организме хозяина личинки паразитов мигрируют в определенные ткани и органы, где и завершается их развитие.

Мы уже упоминали, что всем организмам присущи рост и развитие. Многие организмы способны к регенерации.

Каковы особенности роста и регенерации организмов? Рост организмов — это постепенное увеличение их массы и размеров благодаря тому, что процессы пластического обмена преобладают над энергетическими. Характер роста особей каждого вида определен наследственно и зависит от регуляторных механизмов организма, внешних условий и т.д. У животных рост регулируется нервной системой, а также биологически активными веществами (гормонами, нейрогормонами); у растений на рост влияют фитогормоны.

Рост бывает ограниченным и неограниченным. **Ограниченный рост** происходит в тех случаях, когда



Рис. 28.
Непрямое развитие насекомых с полным превращением (колорадский жук):
1 — яйца;
2 — личинка;
3 — куколка;
4 — взрослое насекомое



Рис. 29.
Регенерация
целостных
организмов
у планарии
из разных
фрагментов тела
одной особи

особь прекращает его, достигнув определенных размеров и, как правило, половой зрелости (одноклеточные организмы, членистоногие, круглые черви, птицы, млекопитающие и т.д.). При **неограниченном росте** увеличение размеров и массы тела организмов продолжается до их смерти (многие высшие растения, многоклеточные водоросли, грибы, ленточные и многостетинковые черви, рыбы, пресмыкающиеся и др.).

В зависимости от строения покровов тела, особенностей индивидуального развития и условий среды обитания рост организмов бывает непрерывным или периодическим. В случае **непрерывного** роста организм постепенно увеличивается, пока не достигнет определенных размеров или не наступит его смерть. **Периодический рост** наблюдают в тех случаях, когда периоды увеличения размеров организма чередуются с периодами прекращения роста. Например, животные, имеющие плотную кутикулу (круглые черви, членистоногие), растут только в те периоды, когда сбрасывают старые покровы и еще не затвердели новые (период линьки). Рост прекращается и тогда, когда под воздействием неблагоприятных условий организмы переходят в состояние покоя (период зимнего покоя, летней засухи и т.д.). Рост растений, насекомых можно прекратить и искусственно, воздействуя на них биологически активными веществами (гормонами, фитогормонами и т.д.), которые прекращают деление клеток или замедляют обмен веществ.

Исключительно важное значение для реализации индивидуального развития имеет **регенерация** (от лат. *регенератио* – восстановление) (рис. 29, 30). Это процессы восстановления организмом утраченных или поврежденных частей, а также целостного организма из определенной его части. Благодаря процессам регенерации постоянно обновляются клетки и ткани, срок функционирования которых истек (железистые клетки эпителия кишечника, клетки крови и т.д.), что необходимо для нормального функционирования организма. Процессы регенерации лежат и в основе вегетативного размножения организмов.

У разных групп животных может быть разная способность к регенерации. Например, известны случаи, когда у примитивных губок целостный организм регенерировал из растертой клеточной массы. У гидры организм может восстанавливаться из $\frac{1}{200}$ части, а у ресничных червей –

из $\frac{1}{100}$. Хорошо развита способность к регенерации у много- и малощетинковых червей, некоторых ракообразных (например, крабов), иглокожих.

Среди позвоночных животных регенерацию целостных органов можно наблюдать у хвостатых земноводных (например, тритоны способны восстанавливать конечности, хвост, глаза, некоторые внутренние органы), ящериц (восстановление части хвоста). С повышением уровня организации способность к регенерации уменьшается. Так, у птиц и млекопитающих (в том числе и человека) сохраняется только способность к заживлению ран, срастанию костей, восстановлению клеток и тканей, чей срок функционирования исчерпан.

Хорошо развита способность к регенерации и у растений, способных восстанавливать поврежденные или утраченные ткани и органы, а также целостный организм из определенной его части: видоизмененных побегов, корневых, листовых, стеблевых черенков и т. д.

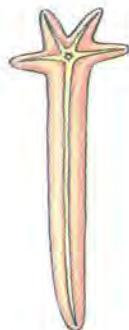


Рис. 30.
Регенерация
новой морской
звезды из
отрезанного луча

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое послезародышевое развитие? 2. Что такое эмбрионизация развития? Каково ее биологическое значение? 3. Что такое личинка? Какие функции, необходимые для существования и распространения вида, выполняют личиночные фазы развития? 4. В чем состоит отличие прямого и непрямого типов развития? 5. Что такое рост? Какие типы роста вам известны? 6. Что такое регенерация? Какие виды регенерации вам известны? 7. Что такое яйцeroждение, яйцеживорождение и живорождение? Приведите примеры животных, у которых они наблюдаются.

ПОДУМАЙТЕ

В чем заключается биологическое значение прямого и непрямого типов развития у животных?
В чем состоит биологическое значение регенерации?

§7 ПОНЯТИЕ О ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ОРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Что такое жизненный цикл? Что такое изменчивость и партеногенез? Из курсов биологии 6-го и 7-го классов – жизненные циклы растений и животных.

Все живые организмы имеют определенный жизненный цикл, который должен обеспечить непрерывность существования вида.

Что такое жизненный цикл? Жизненный цикл – это период между одинаковыми фазами развития двух или большего количества последовательных поколений. У многоклеточных организмов индивидуальное развитие завершается смертью. Непрерывность жизненного цикла организмов обеспечивают гаметы, передающие наследственную информацию особям дочернего поколения.



Рис. 31.
Жизненный цикл
папоротника:
1 – заросток (поло-
вое поколение);
2 – бесполое
поколение

Продолжительность жизненного цикла у различных организмов может быть разной. Например, у бактерий или дрожжей промежуток между делениями клетки часто не превышает 30 минут, тогда как у многих высших растений и позвоночных животных он продолжается на протяжении многих лет. Например, сосна обыкновенная начинает размножаться на 30–40-м году жизни, рыба белуга – на 12–18-м. Длительные жизненные циклы наблюдаются и у беспозвоночных животных. Например, личинки одного из южноамериканских видов цикад развиваются на протяжении 17 лет. Продолжительность жизненного цикла зависит от количества поколений, сменяющих друг друга на протяжении года, или количества лет, на протяжении которых развивается одно поколение.

Что такое простые и сложные жизненные циклы? При простом жизненном цикле все поколения не отличаются друг от друга. Простой жизненный цикл характерен для различных животных: гидра, молочно-белая планария, дождевой червь, речной рак, паук-крестовик, прудовики, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие.

Сложные жизненные циклы сопровождаются закономерным чередованием разных поколений. Например, у некоторых водорослей (бурых, красных) наблюдается чередование полового поколения, преимущественно гаплоидного, и бесполого, преимущественно диплоидного. Среди высших растений только у мохообразных доминирует половое поколение, тогда как у остальных (папоротникообразные, хвощеобразные, плаунообразные, голосеменные, покрытосеменные) – бесполое (рис. 31).

Правильное чередование в жизненном цикле поколений, размножающихся бесполом и половым способами, наблюдается у некоторых простейших (фораминиферы, споровики) и кишечнополостных.

Вспомним, например, жизненный цикл медузы аурелии (рис. 32). Бесполое поколение этого животного – полипы – размножается почкованием, образуя новые полипы. При помощи поперечного деления полипы дают начало особям полового поколения – медузам. Мужские и женские особи медуз размножаются половым способом. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается личинка, которая некоторое время плавает при помощи ресничек, а затем оседает на дно и превращается в полип.

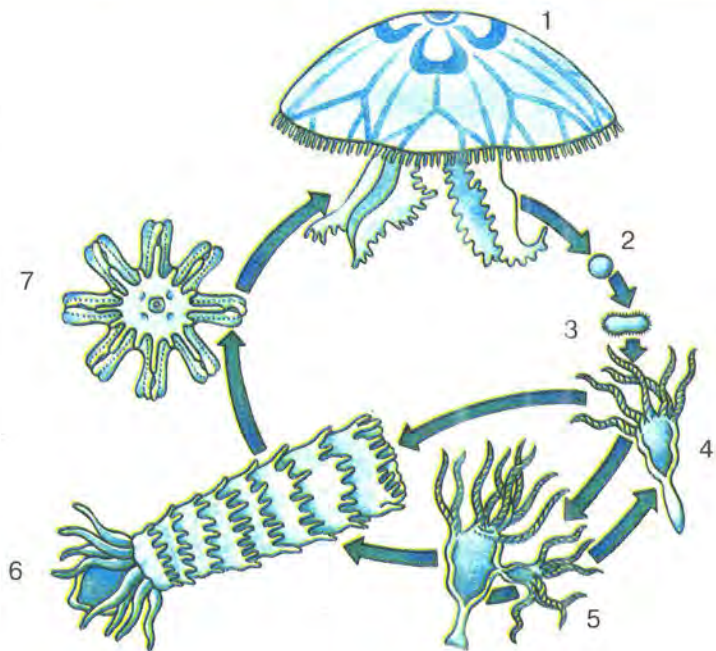
У других животных (например, представителей плоских червей – сосальщиков, некоторых членистоногих – тлей, дафний) в жизненном цикле чередуют-

ся поколения, размножающиеся половым способом и партеногенетически (рис. 33).

Например, самки рачков дафний, обитающих в пресных или солоноватых водоемах, размножаются партеногенетически, откладывая неоплодотворенные яйца. Из этих яиц выходит следующее поколение самок, снова откладывающих неоплодотворенные яйца. Но при определенных изменениях условий среды обитания (понижение температуры, нехватка пищи, повышение солености воды и т.д.) из неоплодотворенных яиц выходят не только самки, но и самцы. В это время у самок формируются яйца, развитие которых возможно только после оплодотворения. Эти яйца содержат значительные запасы питательных веществ (желток) и после оплодотворения покрываются плотной оболочкой. Они способны переживать периоды неблагоприятных условий. С наступлением благоприятных условий из этих яиц выходит новое поколение самок, размножающихся партеногенетически. Похожий тип жизненного цикла встречается и у насекомых – тлей.

В жизненном цикле других животных чередуются раздельнополое и гермафродитное поколения.

Рис. 32.
Жизненный цикл
аурелии:
1 – половозрелая
медуза;
2 – яйцо;
3 – личинка
с ресничками;
4 – полип;
5 – почкование;
6 – образование
медуз на полипе;
7 – молодая медуза

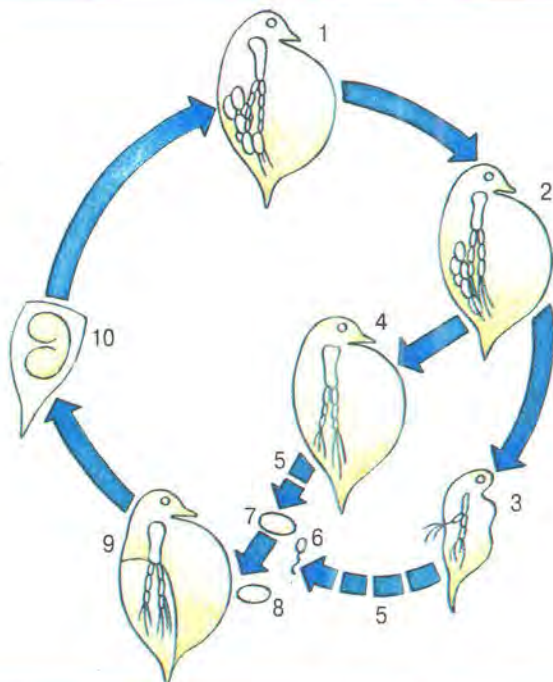


Например, у круглого червя рабдитиса особи гермафродитного поколения паразитируют в легких лягушек. Яйца, которые откладывают особи гермафродитного поколения, выводятся из организма лягушки. Из этих яиц выходят личинки, развивающиеся в особей раздельнополого поколения. Эти особи обитают в почве и по сравнению с гермафродитными имеют вдвое меньшие размеры. В свою очередь личинки, выходящие из яиц, отложенных особями раздельнополого поколения, для дальнейшего развития должны попасть в организм лягушки. Там из них развиваются особи гермафродитного поколения.

Чередование поколений, размножающихся половым способом и партеногенетически, имеет большое биологическое значение для тех организмов, которые обитают в изменяющихся условиях и не могут переживать неблагоприятный период в активном состоянии. Половое размножение обеспечивает непрерывность существования вида в нестабильных условиях, а партеногенез позволяет в полной мере использовать благоприятные периоды для быстрого роста численности вида.

Чередование поколений, размножающихся различными способами (половым и бесполом, половым и партеногенетически), усиливает изменчивость, которая обеспечивает способность вида обитать в различных условиях и быстро реагировать на их изменения.

Рис. 33.
Жизненный цикл
рачков дафний:
1 – самка;
2 – поколение
самок,
размножающихся
партеногенетически;
3 – самец;
4 – самка;
5 – мейоз;
6 – сперматозоид;
7 – яйцеклетка;
8 – зигота;
9 – оплодотворенная
самка;
10 – зимующие
яйца



КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое жизненный цикл? 2. Какие жизненные циклы животных и растений называют простыми, а какие – сложными? 3. У каких групп растений наблюдают сложные жизненные циклы? 4. Какие варианты чередования поколений наблюдают в ходе сложных жизненных циклов животных? 5. Какова возможная продолжительность жизненных циклов многоклеточных организмов?

ПОДУМАЙТЕ

В чем заключается биологическое значение явления смены различных поколений на протяжении сложного жизненного цикла? У цветковых растений, как и у других высших растений, половое и неполовое поколения закономерно сменяют друг друга. Чем представлены эти поколения?

О ЧЕМ МЫ УЗНАЛИ ИЗ ЭТОГО РАЗДЕЛА

Одно из универсальных свойств биологических систем – способность к размножению, благодаря чему поддерживается непрерывность жизни на нашей планете. Существуют разные формы размножения организмов. Бесполое размножение осуществляется с помощью отдельных неполовых клеток, вегетативное – путем отделения от материнского организма многоклеточных частей. При партеногенезе новый организм развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. Особой формой размножения является полиэмбриония, при которой из одной оплодотворенной яйцеклетки развивается несколько зародышей.

При половом размножении дочерний организм развивается из зиготы, образующейся в результате слияния яйцеклетки и сперматозоида. Половой процесс может осуществляться в форме копуляции или конъюгации. Половые клетки обеспечивают передачу наследственной информации от родительских организмов потомкам. У позвоночных животных половые клетки образуются в половых железах в несколько стадий: размножения, роста, созревания и формирования.

Процесс оплодотворения, то есть слияние женской и мужской половых клеток, обеспечивает восстановление хромосомного набора, характерного для данного вида организмов.

Зародышевое развитие многоклеточных животных начинается с дробления зиготы или неоплодотворенной яйцеклетки, в результате которого образуется бластула, состоящая из одного слоя клеток, окружающих полость. Из бластулы образуется двух- или трехслойный зародыш (гастрюла). Слои клеток, из которых состоит гастрюла, называют зародышевыми листками (наружный – эктодерма, средний – мезодерма и внут-

ренный – энтодерма), они дают начало всем тканям и органам взрослых особей.

Во время зародышевого развития происходит процесс дифференциации – возникновение отличий в строении и функциях клеток, тканей и органов. Совокупность процессов, обеспечивающих формирование тканей у многоклеточных организмов, называют гистогенезом. Он тесно взаимосвязан с органогенезом – процессами закладки органов и их дальнейшей дифференциации. В процессе зародышевого развития наблюдается явление взаимодействия между частями развивающегося зародыша, при котором одна из них определяет место и направление развития соседней.

Каждому организму присущ определенный жизненный цикл. Различают простые и сложные жизненные циклы. Простые жизненные циклы осуществляются без чередования поколений, тогда как в ходе сложных происходит закономерная смена поколений, размножающихся половым и бесполом способами, полового и партеногенетического, раздельнополого и гермафродитного.

ИТОГОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Задание 1 Сравнить разные формы размножения организмов, заполнив таблицу:

Вопросы для сравнения	Форма размножения		
	бесполое	вегетативное	половое
За счет чего осуществляется? Являются ли потомки точной копией родителей? Сколько особей участвует в процессе размножения? Каково биологическое значение?			

Задание 2 Сравнить процессы образования мужских (сперматогенез) и женских (овогенез) половых клеток, заполнив таблицу:

Стадия	Сперматогенез	Овогенез
Размножение Рост Созревание Формирование		

Задание 3 Сравнить процессы оплодотворения у млекопитающих и покрытосеменных растений, заполнив таблицу:

Группа организмов	Сколько клеток участвует в процессе оплодотворения	Где происходит слияние половых клеток	Биологическое значение
Млекопитающие Покрытосеменные			

Задание 4 Охарактеризовать основные этапы зародышевого развития животных, заполнив таблицу:

Этап развития	С какого момента начинается	Что происходит
Дробление Образование гастрюлы Формирование тканей и органов		

Задание 5 Какие органы и системы органов формируются из перечисленных зародышевых листков? Ответ дать в виде таблицы:

Зародышевый листок	Какие органы и системы органов формируются
Эктодерма Энтодерма Мезодерма	

Задание 6 Сравнить прямой и непрямой типы развития животных, заполнив таблицу:

Тип развития	Характерные черты	У каких групп животных наблюдаются	Биологическое значение
Прямой Непрямой			

Задание 7 Сравнить простые и сложные жизненные циклы организмов, заполнив таблицу:

Тип жизненного цикла	Характерные черты	Примеры
Простой Сложный		

ТЕМАТИЧЕСКАЯ ПРОВЕРКА ЗНАНИЙ

I уровень

(выбрать из предложенных ответов правильный)

- Бесполое размножение осуществляется за счет: а) развития из неоплодотворенной яйцеклетки, б) отдельных соматических клеток, в) отделения многоклеточных частей, г) развития из зиготы, д) вегетативных органов растений или их частей.
- Полиэмбриония происходит благодаря: а) делению неполовой клетки, б) отделению многоклеточных частей, в) развитию из неоплодотворенной яйцеклетки, г) развитию нескольких зародышей из одной зиготы, д) спорообразованию.
- Гермафродитные организмы: а) имеют только один тип половых желез, б) имеют мужские и женские половые железы, в) размножаются вегетативно, г) размножаются партеногенетически, д) размножаются спорами.
- При самооплодотворении: а) сливаются гаметы, образованные одной особью, б) сливаются гаметы, образованные разными особями, в) сливаются споры, образованные одной особью, г) сливаются споры, образованные разными особями, д) происходит развитие из неоплодотворенной яйцеклетки.
- В процессе гаметогенеза мейоз происходит на стадии: а) размножения, б) роста, в) созревания, г) формирования.
- Двойное оплодотворение свойственно: а) водорослям, б) мохообразным, в) папоротникообразным, г) голосеменным, д) покрытосеменным.
- Прямое развитие свойственно: а) насекомым, б) хрящевым рыбам, в) костным рыбам, г) многощетинковым червям.
- Зародышевые листки формируются на стадии: а) дробления, б) бластулы, в) гастролы, г) органогенеза.
- Нервная система формируется из: а) эктодермы, б) мезодермы, в) энтодермы, г) общего зачатка экто- и мезодермы.
- Рост особи на протяжении жизни называется: а) ограниченным, б) неограниченным, в) периодическим, г) регенерацией.
- Непрямое развитие сопровождается: а) ограниченным ростом, б) сложными изменениями структуры организма, в) неограниченным ростом, г) периодическим ростом, д) не сопровождается сложными изменениями структуры организма.
- Органы животных формируются на стадии: а) дробления, б) образования бластулы, в) образования гастролы, г) органогенеза.

II и III уровни

(выбрать из предложенных ответов один или несколько правильных)

1. Бесполое размножение может происходить: а) отделением многоклеточных частей, б) делением клетки надвое, в) почкованием клетки, г) образованием спор, д) развитием из неоплодотворенной яйцеклетки.

2. Вегетативное размножение свойственно: а) только одноклеточным организмам, б) только многоклеточным организмам, в) как одноклеточным, так и многоклеточным организмам, г) многоклеточным растениям, грибам и животным.

3. Половой процесс может осуществляться: а) отделением многоклеточных частей, б) конъюгацией, в) спорообразованием, г) почкованием, д) копуляцией.

4. Полярные тельца во время развития яйцеклетки возникают на стадии: а) размножения, б) роста, в) созревания, г) формирования.

5. Гастрола состоит из: а) одного слоя клеток, б) двух слоев клеток, в) трех слоев клеток, г) четырех слоев клеток, д) комка клеток.

6. Бластула состоит из: а) одного слоя клеток, б) двух слоев клеток, в) трех слоев клеток, г) четырех слоев клеток, д) комка клеток.

7. Полость первичной кишки формируется на стадии: а) дробления, б) бластулы, в) морулы, г) гастроулы, д) органогенеза.

8. В процессе двойного оплодотворения участвуют спермии: а) один, б) два, в) три, г) четыре.

9. Партеогенез свойственен только: а) животным, б) растениям, в) грибам, г) грибам и растениям, д) животным и растениям.

10. Из энтодермы формируются: а) наружный слой покровов, б) пищеварительные железы, в) легкие, г) нервная система, д) зачатки скелета.

11. Сложные жизненные циклы свойственны: а) высшим растениям, б) млекопитающим, в) птицам, г) кишечнорастворным, д) фораминиферам.

12. Сложные жизненные циклы сопровождаются: а) сменой полового и бесполого поколений, б) сменой поколений, размножающихся половым способом и партеногенетически, в) сложными морфологическими превращениями на разных фазах развития, г) не сопровождаются сменой поколений или сложными морфологическими превращениями на разных фазах развития.

IV уровень

1. Какая существует связь между вегетативным размножением и регенерацией? Ответ обоснуйте.

2. Что общего и отличного между вегетативным и бесполом размножением?

3. Что общего и отличного между бесполом размножением и партеногенезом?

4. Всегда ли в процессе образования половых клеток наблюдается мейоз? Ответ обоснуйте.

5. Что общего и отличного между копуляцией и конъюгацией?
6. Какие механизмы предотвращают самооплодотворение у гермафродитных организмов?
7. Какой способ оплодотворения (внешнее или внутреннее) присущ большинству наземных животных? Ответ обоснуйте.
8. Чем можно объяснить то, что у большинства голосеменных растений в отличие от покрытосеменных эндосперм гаплоидный, а не диплоидный? Ответ обоснуйте.
9. В чем заключается связь между процессами гистогенеза и органогенеза?
10. Почему пересадка участков одного зародыша на другой на поздних этапах зародышевого развития не приводит к изменениям в развитии последнего? Ответ обоснуйте.
11. Каково значение полового размножения для наследственной изменчивости?
12. Каково биологическое значение чередования в жизненном цикле организмов поколений, размножающихся половым способом и бесполом или половым способом и партеногенетически?



ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 1

Тема **Формы размножения организмов и их цитологические основы**

Оборудование и материалы

Световой микроскоп, предметные и покровные стекла, капельницы, водная болтушка пивных дрожжей, мицелий плесневого гриба мукора, постоянные микропрепараты сперматозоидов и яичника млекопитающих (морской свинки, мыши или др.), микрофотографии сперматозоидов и яйцеклетки.

Ход работы

1. Подготовить микроскоп к работе.
2. Нанести на предметное стекло каплю болтушки пивных дрожжей и накрыть покровным стеклом. При малом увеличении микроскопа найти участок с клетками дрожжей; при большом увеличении – почкующиеся клетки (на одном полюсе они имеют небольшое выпячивание – почку, содержащую ядро).
3. Поместить в каплю воды на предметном стекле микроскопа несколько нитей мицелия гриба мукора и накрыть покровным стеклом. Рассмотреть полученный препарат. Найти спорангии – округлые образования на нитевидной ножке (иногда можно увидеть также и споры, высыпавшиеся из спорангиев).
4. Рассмотреть микропрепарат сперматозоидов млекопитающих.
5. Рассмотреть микропрепарат яичника млекопитающих. Найти на нем большие округлые яйцеклетки.



Тема Эмбриогенез хордовых

Оборудование и материалы

Световой микроскоп, постоянные микропрепараты, муляжи или рисунки разных этапов развития ланцетника, костных рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих; постоянные препараты яйцеклетки, бластулы и гастролы лягушки или икра лягушки на разных стадиях развития.

Ход работы

1. Подготовить микроскоп к работе.
2. Используя постоянные микропрепараты, муляжи или рисунки, проследить этапы дробления зиготы, образования бластулы и гастролы. Обратит внимание на строение слоев гастролы, на начало гисто- и органо-генеза.
3. Рассмотреть постоянные препараты яйцеклеток лягушки во время дробления. Обратит внимание на образование бластомеров. Если препараты яйцеклетки, бластулы и гастролы лягушки отсутствуют, их следует приготовить самим. Перед началом исследований заранее фиксированные икринки лягушки на разных стадиях развития промывают, помещают в каплю воды на предметное стекло микроскопа и накрывают покровным стеклом.
4. Рассмотреть зиготы, которые начали дробиться.
5. Рассмотреть микропрепарат «Зародышевые листки». Найти на препарате разные зародышевые листки.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Бластула – стадия зародышевого развития многоклеточных животных, образующаяся в результате дробления; состоит из одного слоя клеток (*бластомеров*).

Гаметогенез – процесс образования половых клеток (*гамет*).

Гаметы – половые клетки, обеспечивающие передачу наследственной информации от родителей потомкам; сливаясь при оплодотворении, дают начало *зиготе*.

Гастрола – стадия зародышевого развития многоклеточных животных, состоящая из двух или трех слоев клеток (*зародышевых листков*).

Генеративные органы (*органы полового размножения*) – органы, обеспечивающие образование и созревание половых клеток, а у голосеменных и покрытосеменных растений – еще и оплодотворение.

Гермафродитизм – явление, при котором женские и мужские половые железы закладываются в одном организме. Животных, имеющих оба типа половых желез, называют *гермафродитами*.

Гистогенез – совокупность процессов, обеспечивающих формирование тканей у многоклеточных животных.

Дифференциация – возникновение различий в строении и функциях клеток,

тканей и органов во время индивидуального развития многоклеточных организмов.

Дробление – ряд последовательных митотических делений зиготы или неоплодотворенной яйцеклетки, в результате которых образуются клетки – бластомеры. В интерфазе бластомеры не растут.

Живорождение – способ воспроизведения потомства, при котором зародыш развивается в материнском организме и рождается более или менее сформированным.

Жизненный цикл – период между одинаковыми фазами развития двух или большего количества последовательных поколений.

Зародышевые листки – слои тела зародыша многоклеточных животных (*эктодерма, мезодерма, энтодерма*), образующиеся в процессе формирования гастролы и дающие начало различным тканям и органам зародыша.

Зигота – оплодотворенная яйцеклетка, содержащая характерный для особей определенного вида хромосомный набор.

Конъюгация – общее название нескольких форм полового процесса, в ходе которого происходит обмен наследственным материалом между двумя клетками без образования гамет.

Копуляция – процесс слияния гамет, а также процесс спаривания у животных.

Личинка – фаза непрямого развития животных, значительно отличающаяся от взрослых особей строением и образом жизни.

Морула – стадия развития некоторых животных, образующаяся в результате дробления; состоит из плотно прилегающих друг к другу клеток (бластомеров) и не имеет полости.

Нейрула – зародыш хордовых животных на стадии образования зачатка центральной нервной системы.

Овогенез – процесс образования женских половых клеток – яйцеклеток.

Онтогенез (*индивидуальное развитие*) – процесс развития организмов, начинающийся от зарождения (образования зиготы, споры, деления материнского организма и т.д.) и завершающийся смертью.

Оплодотворение – процесс слияния двух гамет с образованием зиготы.

Органогенез – процессы формирования зачатков органов и их дальнейшей дифференциации в онтогенезе многоклеточных организмов.

Партеногенез – развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки.

Полиэмбриония – развитие нескольких зародышей из одной оплодотворенной яйцеклетки.

Раздельнополые организмы – организмы, имеющие только один тип половых желез и образующие только один вид половых клеток (сперматозоиды или яйцеклетки).

Размножение – способность воспроизведения себе подобных, обеспечивающая непрерывность существования вида.

Сперматогенез – процесс образования мужских половых клеток – сперматозоидов.

Эмбрион (*зародыш*) – стадия онтогенеза, происходящая внутри яйца, семени или материнского организма.

Яйцеживорождение – явление, при котором зародыш освобождается от оболочек яйца еще в организме матери.

Яйцeroждение – явление, при котором зародыш завершает период развития и выходит из оболочек яйца вне организма матери.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРГАНИЗМОВ



Изучая этот раздел, вы узнаете о (об):

- основных закономерностях явлений наследственности и изменчивости;
- особенностях организации генотипа у различных групп организмов;
- роли наследственности и факторов внешней среды в формировании признаков организма;
- основных методах селекции;
- роли генетических исследований в развитии селекции.

Научитесь:

- решать элементарные задачи по генетике.

§8 ГЕНЕТИКА. МЕТОДЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

ВСПОМНИТЕ

Что называют наследственностью и изменчивостью? Что такое хромосомы, ген, генотип, кариотип?

Способность организмов сохранять наследственные признаки и передавать их потомкам, а также приобретать новые признаки и их состояния в процессе индивидуального и исторического развития вида – общебиологическое явление.

Какая наука изучает явления наследственности и изменчивости? Закономерности наследственности и изменчивости организмов исследует наука **генетика** (от греч. *генезис* – происхождение). Это относительно молодая биологическая наука.

Датой рождения генетики считают 1900 год, когда три ботаника, проводившие опыты по гибридизации растений, – голландец Г. де Фриз, немец К. Корренс и австриец Э. Чермак независимо друг от друга открыли те же закономерности наследования признаков у растений, которые были установлены в 1865 г. чешским исследователем Г. Менделем и описаны в его работе «Опыты над растительными гибридами». Сам термин «генетика» предложил в 1906 году английский ученый У. Бэтсон.



Рис. 34.
Доминантные (А)
и рецессивные (а)
состояния
признаков гороха
посевого

Как вам известно, элементарная единица наследственности – **ген** (от греч. *генос* – род) – это участок молекулы нуклеиновой кислоты, определяющий наследственные признаки организмов. Ген кодирует первичную структуру молекулы белка, РНК определенного типа или же взаимодействует с регуляторным белком. Примерами наследственных признаков являются цвет глаз и волос, рост, форма плодов. Однако вы знаете, что у разных людей цвет глаз или волос могут быть разными, разной может быть и форма плодов растений одного вида. Это свидетельствует о том, что определенные гены могут находиться в различных состояниях. Такие различные состояния одного гена называют **аллельными генами**, или **аллелями** (от греч. *аллелон* – взаимно). Аллельные гены занимают одинаковое положение в хромосомах одной пары (гомологичных хромосомах) и определяют различные состояния признаков (например, высокий или низкий рост, рыжие или черные волосы, голубой или карий цвет глаз).

Аллель, всегда проявляющаяся в виде закодированного ею состояния признака в присутствии другой аллели, называется **доминантной** (от лат. *доминантис* – господствующий), а та, которая не проявляется, – **рецессивной** (от лат. *рецессус* – отступление, удаление). Явление подавления одной аллели другой называется **доминированием**. Например, у томатов аллель, определяющая красную окраску плодов, доминирует над аллелью, определяющей желтую окраску; у человека аллель, определяющая карий цвет глаз, доминирует над аллелью, определяющей голубой цвет глаз. Доминантные аллели принято обозначать прописными буквами латинского алфавита (А, В, С, D и т.д.), а соответствующие им рецессивные – строчными (а, b, c, d и т.д.) (рис. 34).

Определенный ген может быть представлен не только двумя, но и значительно большим количеством аллелей (десятками и даже сотнями). Но при этом следует помнить, что в диплоидных клетках одновременно присутствуют только два аллельных гена, а в гаплоидных – один. У особей определенного вида аллельные гены могут быть в различных сочетаниях. Если организм диплоидный (т.е. каждая хромосома имеет парную), то он может иметь или две одинаковые аллели определенного вида, или разные. Но когда аллели разные, какое именно состояние признака проявится? Во многих случаях проявляется состояние признака, которое определяется только одной из двух разных аллелей, а другое как будто исчезает.

Совокупность генетической информации, закодированной в генах клетки или организма, называется **генотипом** (от греч. *генос* и *типос* – отпечаток). В результате взаимодействия генотипа с факторами окружающей среды формируется **фенотип** (от греч. *фаино* – являю, обнаруживаю) – совокупность всех признаков и свойств организма.

Следовательно, предмет генетических исследований – это явления наследственности и изменчивости организмов. **Наследственность** – это свойство организмов передавать свои признаки и особенности индивидуального развития потомкам, обеспечивая преемственность поколений. Благодаря этому свойству живых существ обеспечивается генетическая связь между различными поколениями организмов. **Изменчивость** – способность организмов приобретать новые признаки и их состояния в процессе индивидуального развития. Наследственность и изменчивость – это два противоположных свойства живых организмов. Благодаря наследственности потомки сходны с родителями, то есть сохраняется стабильность биологических видов. Изменчивость обеспечивает появление новых признаков и их состояний, благодаря чему происходят видообразование и историческое развитие биосферы в целом.

Какие методы применяют генетики в своих исследованиях? В зависимости от уровня организации живой материи, в генетике применяются соответствующие методы исследований.

Гибридологический метод основан на скрещивании (гибридизации) организмов, отличающихся определенными состояниями одного или нескольких наследственных признаков. Потомков, полученных путем такого скрещивания, называют **гибридами** (от греч. *гибрида* – помесь), а сам процесс, в основе которого лежит объединение различного генетического материала в одной особи (клетке) – **гибридизацией**. С помощью системы скрещиваний можно установить характер наследования определенных состояний признаков в ряду поколений.

Генеалогический (от греч. *генеалогия* – родословная) метод заключается в изучении родословных организмов. Он позволяет проследить характер наследования в ряду поколений разных состояний определенных признаков. Этот метод широко применяется в медицинской генетике, селекции и других науках. С его помощью можно определить генотип особей и вычислить вероятность проявления того или иного состояния признака у будущих потомков.



Цитогенетический метод основывается на изучении особенностей хромосомного набора (кариотипа) организмов. Изучение кариотипа позволяет выявлять мутации, связанные с изменениями как строения отдельных хромосом, так и их количества.

Кариотип изучают в клетках на стадии метафазы, поскольку в этот период клеточного цикла структура хромосом выражена наиболее четко.

Близнецовый метод заключается в изучении однояйцовых близнецов (т. е. организмов, развивающихся из одной зиготы). Однояйцовые близнецы всегда одного пола и имеют одинаковый генотип. Исследуя такие организмы, можно изучать роль факторов окружающей среды в формировании фенотипа особей: различный характер их влияния определяет различия в проявлении тех или иных состояний определенных признаков.

Отдельную группу составляют методы **генной инженерии**, с помощью которых ученые изменяют генотипы организмов: удаляют или перестраивают определенные гены, вводят гены в геном другой клетки или организма и т.д. **Геном** – это совокупность генов гаплоидного набора хромосом организмов определенного вида. Кроме того, ученые могут соединять в генотипе одной особи гены различных видов.

	Диплоидной клетки	Гаплоидной клетки
1	8	4
2	46	23

Кариотип
дрозофилы (1)
и человека (2)

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что изучает генетика? 2. Что такое наследственность и изменчивость? 3. Дайте определения таким понятиям, как ген, генотип, фенотип, геном. 4. Что имеют в виду под понятием «признак и его состояния»? 5. Что такое аллельные гены? Что такое доминантные и рецессивные аллели? 6. Какие вы знаете основные методы генетических исследований?

ПОДУМАЙТЕ

Что такое качественные и количественные признаки?

§9 ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ, УСТАНОВЛЕННЫЕ Г. МЕНДЕЛЕМ

ВСПОМНИТЕ

Какие состояния признаков называют доминантными, а какие – рецессивными? Что такое диплоидный, гаплоидный и полиплоидный наборы хромосом? Что собой представляет гибридологический метод генетических исследований?

Основные закономерности наследственности были установлены выдающимся чешским ученым Г. Менделем.

Какие исследования провел Грегор Мендель?
Свои опыты Г. Мендель проводил на растении семей-



Грегор Иоганн
Мендель
(1822–1884)

ства Бобовые – горохе посевном. Он оказался удачным объектом для генетических исследований. Во-первых, известно много сортов этого культурного растения, отличающихся разными состояниями определенных наследственных признаков (окраской семени, цветков, длиной стебля, структурой поверхности семени и др.) (рис. 34). Во-вторых, жизненный цикл этого растения короткий, что позволяет проследить передачу наследственной информации потомкам на протяжении многих поколений. В-третьих, горох посевной – самоопыляющееся растение, поэтому потомки каждой отдельной особи являются чистыми линиями (рис. 36). **Чистые линии** – это генотипно однородные потомки одной особи, гомозиготные по большинству генов и полученные в результате самоопыления или самооплодотворения. **Гомозиготной** (от греч. гомос – равный, одинаковый и зиготос – соединенный вместе) называют диплоидную или полиплоидную клетку (особь), гомологичные хромосомы которой несут одинаковые аллели определенных генов.

Нужно отметить, что горох посевной можно искусственно опылять перекрестно, что позволяет проводить гибридизацию чистых линий. Скрещивая разные чистые линии гороха между собой, Г. Мендель получал гетерозиготные (гибридные) формы. **Гетерозиготной** (от греч. гетерос – другой и зиготос) называют диплоидную или полиплоидную клетку (особь), гомологичные хромосомы которой несут разные аллели определенных генов.

Таким образом, Г. Мендель применил гибридологический метод исследований. В отличие от своих предшественников, он четко определял условия экспериментов: среди разнообразных наследственных признаков выделял разные состояния одного (**моногибридное скрещивание**), двух (**дигибридное**) или большего количества (**полигибридное**) признаков и прослеживал их проявление в ряду последующих поколений. Результаты исследований обрабатывали статистически, что позволило установить закономерности передачи различных состояний наследственных признаков в ряду поколений гибридов. Предшественники Г. Менделя пытались проследить наследование различных состояний всех признаков исследуемых организмов одновременно, поэтому им и не удалось выявить какие-либо закономерности.

Какие закономерности установил Г. Мендель?

Свои исследования Г. Мендель начал с моногибридного скрещивания: он скрестил две чистые линии го-

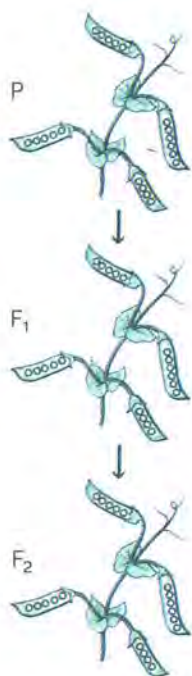


Рис. 36.
Получение чистых
линий в результате
самоопыления

роха посевного, которые давали соответственно семена желтого и зеленого цвета (родительские формы условно обозначают латинской буквой **P** – от лат. *parentes* – родители). Семена растений, полученных путем такого скрещивания (**гибриды первого поколения** – **F₁** – от лат. *филии* – сыновья), оказались единообразными и имели только желтую окраску. Так был установлен **закон единообразия гибридов первого поколения**: в фенотипе гибридов первого поколения проявилось только одно из двух состояний признака – доминантное (рис. 37).

В дальнейшем Г. Мендель скрестил между собой гибриды первого поколения. Их потомки (**гибриды второго поколения** – **F₂**) образовали 8 023 семени, из которых 6 022 имели желтый цвет, а 2 001 – зеленый. Таким образом, среди семян гибридов второго поколения снова появились семена зеленого цвета (проявилось рецессивное состояние признака), составлявшие приблизительно $\frac{1}{4}$ от общего их количества, тогда как семена желтого цвета (доминантное состояние признака) составили около $\frac{3}{4}$.

Г. Мендель провел подобные опыты и по изучению различных состояний других признаков и везде получил аналогичные результаты. Так, при скрещивании растений гороха,



Систематическое положение гороха посевного

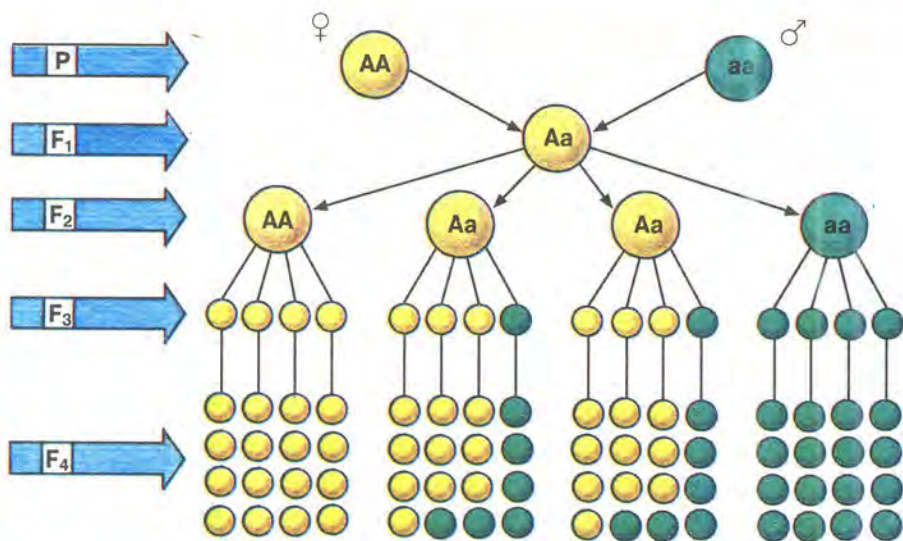


Рис. 37. Ход моногибридного скрещивания гороха посевного: желтый цвет семени – доминантное (А) состояние признака, зеленый – рецессивное (а)



Рис. 38.
Расщепление
состояния
признака окраски
семени у гибридов
второго поколения

которые образовывали семена с гладкой и морщинистой поверхностью, все гибриды первого поколения имели только гладкую поверхность семян, а второго – давали $\frac{3}{4}$ семян (5 474) с гладкой, а $\frac{1}{4}$ (1 850) – с морщинистой поверхностью.

Эта закономерность получила название **закона расщепления**: при скрещивании гибридов первого поколения между собой среди их потомков наблюдается явление расщепления признаков: в фенотипе $\frac{1}{4}$ гибридов второго поколения проявляется рецессивное, а $\frac{3}{4}$ – доминантное состояния признака. **Расщепление** – проявление обоих состояний признака (доминантного и рецессивного) во втором поколении гибридов, обусловленное расхождением определяющих их аллельных генов.

Г. Мендель проследил наследование доминантного и рецессивного состояний признаков и в последующих поколениях гибридов (рис. 37, 38). Он обратил внимание на тот факт, что из зеленых семян вырастали растения, которые при самоопылении давали семена только зеленого цвета, тогда как растения, выросшие из семян желтого цвета «вели себя» по-разному. Одни из этих растений при самоопылении образовывали семена только желтого цвета ($\frac{1}{3}$ от количества растений, выросших из желтых семян), тогда как другие ($\frac{2}{3}$ этих растений) образовывали семена как желтого, так и зеленого цветов, то есть в соотношении 3:1. Отсюда Г. Мендель сделал вывод, что семена с доминантным состоянием признака (желтого цвета) сходны по фенотипу, но могут отличаться по генотипу. В отличие от них, семена с рецессивным состоянием признака (зеленого цвета) схожи как по фенотипу, так и по генотипу. Таким образом, все семена с рецессивным состоянием признака были **гомозиготными** по этому признаку (имели две одинаковые аллели гена окраски семени), а среди семян с доминантным состоянием признака были как **гомозиготные**, так и **гетерозиготные** (имели две разные аллели гена окраски семени).

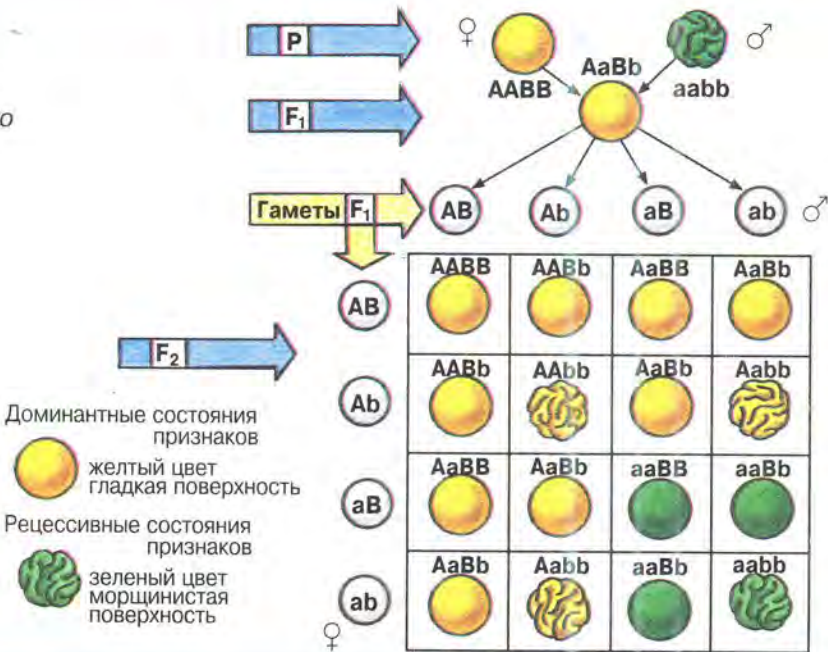
В дальнейших исследованиях Г. Мендель усложнил условия проведения экспериментов: выбирал растения, отличающиеся разными состояниями двух (дигибридное скрещивание) или большего количества (полигибридное скрещивание) наследственных признаков. Он скрестил между собой чистые линии гороха посевного, представители которых образовывали желтые гладкие и зеленые морщинистые семена (рис. 39). Гибриды первого поколения образовывали только

семена с доминантными состояниями обоих признаков: желтого цвета с гладкой поверхностью (то есть Г. Мендель наблюдал проявление закона единообразия гибридов первого поколения).

Скрестив гибриды первого поколения между собой, Г. Мендель получил следующие результаты. Среди гибридов второго поколения оказались четыре фенотипные группы в таких соотношениях: приблизительно девять частей растений образовывали семена желтого цвета с гладкой поверхностью (315 семян), три части – желтого цвета с морщинистой поверхностью (101 семя), еще три части – зеленого цвета с гладкой поверхностью (108 семян), а одна часть – зеленого цвета с морщинистой поверхностью (32 семени). Таким образом, количество групп семян, гибридов второго поколения в фенотипе вдвое превышало их количество у исходных родительских форм. Кроме семян, имевших комбинации состояний признаков, присущих родительским формам (желтый цвет – гладкая поверхность и зеленый цвет – морщинистая поверхность), появились еще две новые комбинации (желтый цвет – морщинистая поверхность и зеленый цвет – гладкая поверхность).

Г. Мендель проследил наследование различных состояний каждого признака отдельно и получил ре-

Рис. 39.
Ход
дигибридного
скрещивания
гороха посевного



зультаты: 12 частей семян имело желтый цвет, а 4 – зеленый, то есть расщепление по признаку цвета, как и при моногибридном скрещивании составляло 3:1. Подобную картину наблюдали и при расщеплении по признаку структуры поверхности семян: 12 частей семян имели гладкую поверхность, а 4 – морщинистую, то есть соотношение между ними составляло также 3:1.

На основе полученных результатов Г. Мендель сформулировал **закон независимого комбинирования состояний признаков**: *при ди- или полигибридном скрещивании расщепление состояния каждого признака происходит независимо от других*. То есть, дигибридное скрещивание при условии, что один из аллельных генов полностью доминирует над другим, – это по сути два моногибридных, которые как бы накладываются одно на другое, тригибридное – три и т.д.

Расщепление по фенотипу среди гибридов второго поколения можно описать формулой $(3:1)^n$, где $(3:1)$ – характер расщепления по каждому признаку, а n – количество признаков (например, в случае дигибридного скрещивания $n = 2$, тригибридного $n = 3$ и т.д.).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое чистые линии? 2. Какие организмы называют гомозиготными, а какие – гетерозиготными? 3. Сформулируйте закон единообразия гибридов первого поколения. 4. О чем гласит закон расщепления? Что такое расщепление? 5. Что такое моно-, ди- и полигибридное скрещивание? 6. Как формулируется закон независимого комбинирования состояний признаков?

ПОДУМАЙТЕ

Почему горох посевной оказался удобным объектом для изучения явлений наследственности?

§10 СТАТИСТИЧЕСКИЙ ХАРАКТЕР ЗАКОНОВ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИХ ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ

ВСПОМНИТЕ

Как происходят мейоз и образование половых клеток? Что такое моно-, ди- и полигибридное скрещивание? Что такое генотип и фенотип?

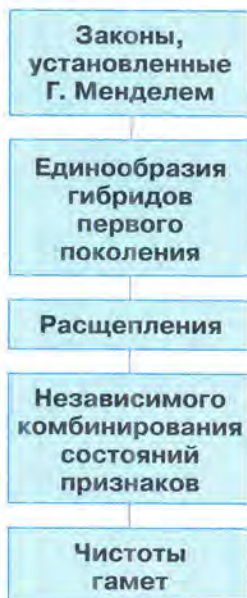
Что такое закон чистоты гамет? Когда Г. Мендель проводил свои опыты с горохом, еще ничего не было известно о генах, строении хромосом и о процессе мейоза, но он предложил **закон чистоты гамет**, который был подтвержден экспериментально дальнейшими исследованиями.

Закон чистоты гамет утверждает, что у гибридного (гетерозиготного) организма гаметы «чисты». То есть каждая из гамет диплоидного организма содержит только один аллельный ген и не может одновременно нести два аллельных гена.

Каковы цитологические основы и статистический характер законов наследственности? Соматические (неполовые) клетки, как правило, имеют диплоидный набор хромосом, то есть аллельные гены в таких клетках парные. Это могут быть две доминантные аллели (гомозигота по доминантной аллели), две рецессивные (гомозигота по рецессивной аллели) или доминантная и рецессивная аллели (гетерозигота). Когда в результате мейотического деления образуются половые клетки, в каждую из них попадает только один аллельный ген из каждой пары. Гомозиготная особь формирует только один сорт половых клеток (или с доминантными, или с рецессивными аллелями), тогда как гетерозиготная – два сорта в равных количествах (50% с доминантной и 50% с рецессивной аллелями).

Используя рисунок 40, проследим за гомологичными хромосомами при моногибридном скрещивании гомозиготных особей гороха посевного. Для упрощения допустим, что такие особи имеют только одну пару гомологичных хромосом (т. е. количество хромосом в диплоидном наборе равняется двум: $2n = 2$), а каждая из них содержит только один ген. Хромосома с доминантной аллелью (A) на рисунке обозначена желтым цветом, а с рецессивной (a) – зеленым. Известно, что потомки, полученные от скрещивания гомозиготных по доминантной и рецессивной аллелям особей (гибриды первого поколения), будут гетерозиготными (их генотип – Aa). Это объясняется тем, что одну хромосому с доминантной аллелью они получают от одного из родителей, а другую, с рецессивной – от другого. Следовательно, такие растения будут единообразны как по генотипу, так и по фенотипу.

У гибридов первого поколения, в отличие от родительских форм, половые клетки будут двух сортов: половина из них будет нести хромосому с доминантной аллелью, половина – с рецессивной. В результате скрещивания гибридов первого поколения между собой возможны три варианта генотипов их потомков (гибриды второго поколения): четверть особей будет иметь хромосомы только с доминантными (гомозиготы по доминантной аллели – AA), половина – одну хромосому с доминантной, другую – с рецессивной (гетерозиготы



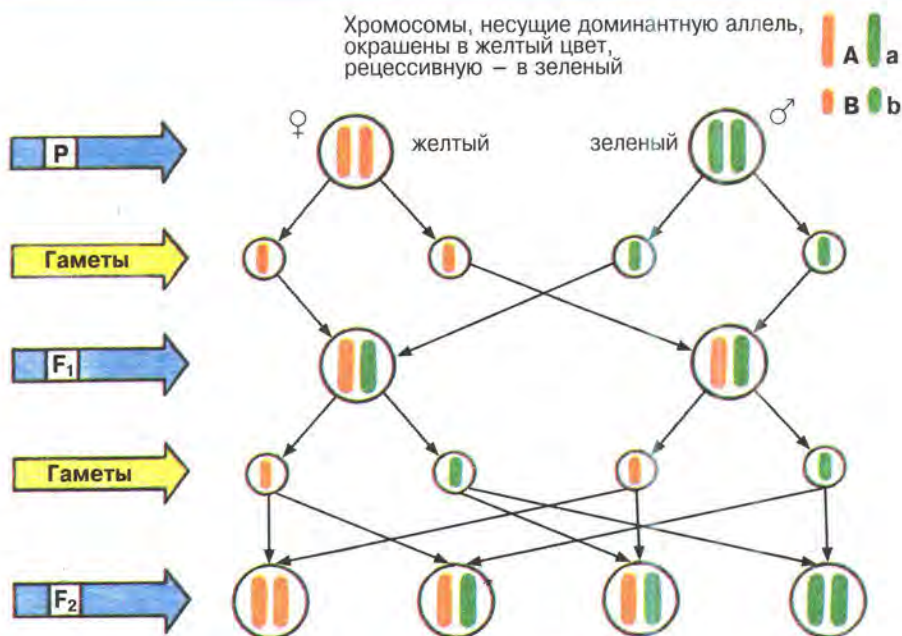


Рис. 40. Цитологические основы расщепления при моногибридном скрещивании

– Aa) и четверть – хромосомы только с рецессивными (гомозиготы по рецессивной аллели – aa) аллелями. По фенотипу три четверти семян гибридов второго поколения будут иметь желтую (гомозиготы по доминантной аллели и гетерозиготы) и одна четверть – зеленую окраску (гомозиготы по рецессивной аллели).

Таким образом, при условии значительного количества и равной жизнеспособности гамет различных сортов становится понятным *статистический характер закона расщепления*. Он определяется большим количеством равновероятных встреч этих гамет. Результаты проведенного Г. Менделем моногибридного скрещивания можно записать схематически (схема 1).

Однако проще записать ход скрещивания с помощью так называемой **решетки Пеннета***. Эту решетку изображают так: по горизонтали записывают гаметы одной (у раздельнополых организмов – отцовской) особи, а по вертикали – другой (материнской). В местах пересечения горизонтальной и вертикальной линий указывают генотипы потомков (схема 2).

Запись скрещивания гомозиготных родительских форм в виде решетки Пеннета наглядно демонстри-

* Названа в честь английского генетика Реджинальда Крандалла Пеннета (1875–1976), впервые ее предложившего.

рует закономерный характер единообразия гибридов первого поколения. Результаты скрещивания между собой гибридов первого поколения отображены на *схеме 3*.

Таким образом, мы видим, что среди гибридов второго поколения возможно образование трех вариантов генотипа. При условии полного доминирования доминантной аллели над рецессивной они определяют два варианта фенотипа. Из данных *схемы 3* становятся понятными и причины дальнейшего расщепления признаков при самоопылении гибридов второго поколения. Гомозиготные особи будут формировать гаметы только одного сорта и среди их потомков явление расщепления не наблюдается. Гетерозиготные особи будут формировать два сорта гамет (с доминантной и с рецессивной аллелью), поэтому среди их потомков произойдет расщепление по фенотипу в соотношении 3:1.

Аналогично можно продемонстрировать цитологические основы и статистический характер закона независимого комбинирования состояний признаков. Представим, что в диплоидном наборе растения имеют две пары гомологичных хромосом ($2n = 4$), каждая из которых несет только один ген. Хромосомы одной пары изобразим в виде палочек, другой – кружками. Хромосомы, несущие доминантную аллель, окрасим в желтый цвет, а рецессивную – в зеленый (*рис. 41*).

Предположим, что материнский организм содержит хромосомы только с доминантными аллелями генов окраски и структуры поверхности семени, а отцовский – только с соответствующими рецессивными. Такие гомозиготные организмы в процессе образования гамет будут формировать только один их сорт – или с доминантными, или с рецессивными аллелями. При скрещивании родительских форм все особи гибридов первого поколения получают по две хромосомы с соответствующими доминантными аллелями от материнского организма и по две с рецессивными – от отцовского. Таким образом, все они будут гетерозиготными по генам окраски и структуры поверхности семени и будут формировать четыре сорта гамет в равных количествах. При этом в двух из них аллельные гены будут находиться в тех же комбинациях, что и в гаметах исходных родительских форм, а в двух других – в новых сочетаниях (рекомбинациях). **Рекомбинация** (от лат. *re* – приставка, обозначающая повторение действия, и *комбинатио* – сочетание) – *перераспределение наследственного материала роди-*

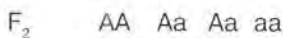
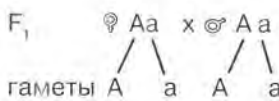
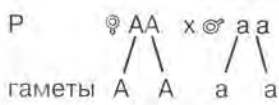


Схема 1

♀ \ ♂	a	a
A	Aa	Aa
A	Aa	Aa

Схема 2

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

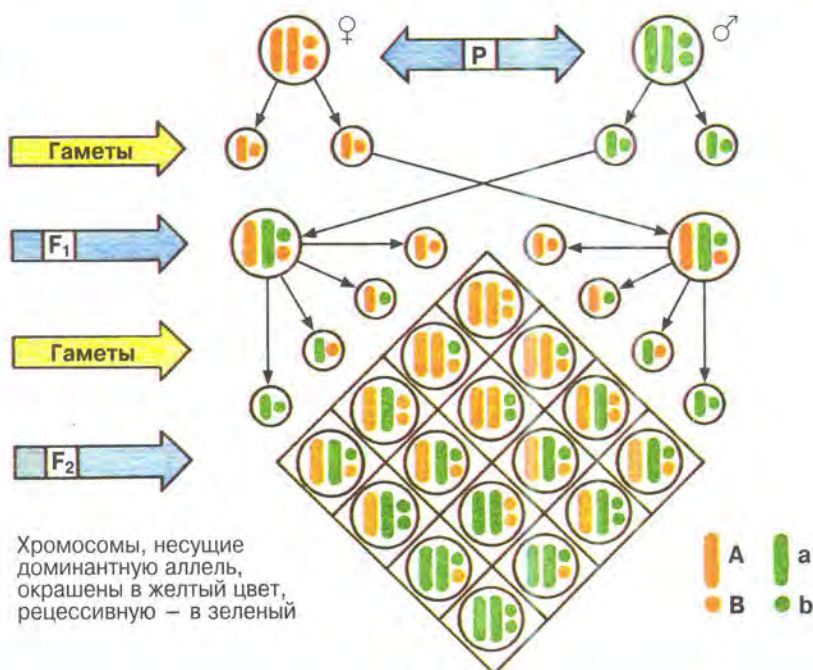
Схема 3

телей в генотипе потомков. Иначе говоря, рекомбинация – это новые сочетания аллелей разных генов в гаметах гибридных особей, отличающиеся от их комбинаций в гаметах родителей.

Вследствие равной вероятности соединения во время скрещивания разных сортов гамет гибридов первого поколения, у их потомков возможно образование девяти вариантов генотипов. Эти варианты, в свою очередь, будут определять четыре различных фенотипа гибридов второго поколения. В двух из них состояния признаков цвета семени и структуры его поверхности сочетаются так же, как и в фенотипе исходных родительских форм (желтый цвет – гладкая поверхность семени и зеленый цвет – морщинистая поверхность), а в двух – в новых комбинациях (желтый цвет – морщинистая поверхность семени и зеленый цвет – гладкая поверхность). Таким образом, рекомбинация – это один из источников изменчивости организмов.

Статистический характер закона независимого комбинирования состояний признаков можно доказать, записав ход дигибридного скрещивания с помощью решетки Пеннета. При скрещивании гомозиготных родительских форм его результат будет таким (А и а –

Рис. 41.
Цитологические
основы
независимого
комбинирования
состояний
признаков
при
дигибридном
скрещивании



доминантная и рецессивная аллели гена окраски, а V и b – соответственно гена структуры поверхности семени):

$\sigma \backslash \rho$	ab	ab	ab	ab
AB	$AaBb$	$AaBb$	$AaBb$	$AaBb$
AB	$AaBb$	$AaBb$	$AaBb$	$AaBb$
AB	$AaBb$	$AaBb$	$AaBb$	$AaBb$
AB	$AaBb$	$AaBb$	$AaBb$	$AaBb$

Таким образом, результаты скрещивания родительских форм, гомозиготных по двум доминантным и двум рецессивным аллелям генов окраски и структуры поверхности семени, расположенным в негомологичных хромосомах, подтверждают закон единообразия гибридов первого поколения: все они гетерозиготны по этим генам и будут образовывать семена желтого цвета с гладкой поверхностью.

Ход скрещивания гибридов первого поколения между собой показан на рисунке 39. Он свидетельствует о том, что среди гибридов второго поколения происходит следующее расщепление по фенотипу: 9 частей желтых семян с гладкой поверхностью, 3 – желтых с морщинистой, 3 – зеленых с гладкой и 1 часть зеленых семян с морщинистой поверхностью. Таким образом, расщепление среди гибридов второго поколения как по признаку окраски семени, так и по признаку структуры его поверхности будет составлять 12:4 (т.е. 3:1). При условии полного доминирования доминантных аллелей над соответствующими рецессивными, фенотип желтого семени с гладкой поверхностью будут определять четыре варианта генотипа ($AABV$, $AABb$, $AaBV$, $AaBb$), желтого с морщинистой – два ($AAbb$, $Aabb$), зеленого с гладкой – тоже два ($aaBV$, $aaBb$) и зеленого с морщинистой – один ($aabb$).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое закон чистоты гамет? 2. Какие вы знаете цитологические основы законов наследственности? 3. В чем заключается статистический характер законов наследственности? 4. Что такое рекомбинации? Каково их значение?

ПОДУМАЙТЕ

- В чем заключается биологическое значение явления рекомбинации?
Как можно доказать статистический характер законов наследственности, установленных Г. Менделем?

§11 ОТКЛОНЕНИЯ ПРИ РАСЩЕПЛЕНИИ ОТ ТИПИЧНЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ СООТНОШЕНИЙ, УСТАНОВЛЕННЫХ Г. МЕНДЕЛЕЕМ

ВСПОМНИТЕ

Какие аллельные гены называют доминантными, а какие – рецессивными? Что такое мутации?

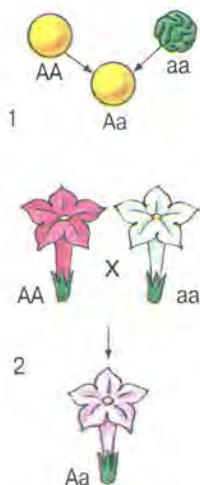


Рис. 42. Полное доминирование (1) и промежуточный характер наследования (2)

Всегда ли подтверждаются законы наследственности, установленные Г. Менделем? Рассматривая цитологические основы законов наследственности и их статистический характер, мы исходили из того, что один из аллельных генов полностью подавляет проявление другого в фенотипе гибридной особи. Вследствие этого у гетерозиготных организмов проявляется только одно из двух противоположных состояний признаков (доминантное). Однако имеются доминантные аллели, которые не полностью преобладают над рецессивными. В таких случаях гетерозиготная особь по фенотипу более сходна с особью, гомозиготной по доминантной аллели, но все же несколько от нее отличается. Это явление получило название **неполного доминирования**. В случае, когда ни одна из аллелей не доминирует над другой, наблюдается явление **промежуточного характера наследования** (рис. 42).

На рисунке 43 показан ход скрещивания гомозиготных особей растения ночная красавица, имеющих соответственно белую и красную окраски венчика.

Поскольку ни одна из аллелей не доминирует над другой, в качестве доминантной мы можем обозначить любую из них (например, определяющую красную окраску венчика). Но для того чтобы подчеркнуть, что она не доминирует над другой, над обозначением доминантной аллели поставим черточку ($\bar{A}$).

Гибриды первого поколения оказались однообразными, но их венчик был окрашен в розовый цвет, как бы занимая промежуточное положение между соответствующими фенотипами родительских особей.

Скрестив гибриды первого поколения между собой, получили такое расщепление по фенотипу среди их потомков: одна четверть гибридов первого поколения имела красную окраску венчика, половина – розовую и еще одна четверть – белую. Поскольку ни одна из аллелей не доминирует над другой, фенотип гетерозиготных особей занимает как бы промежуточное

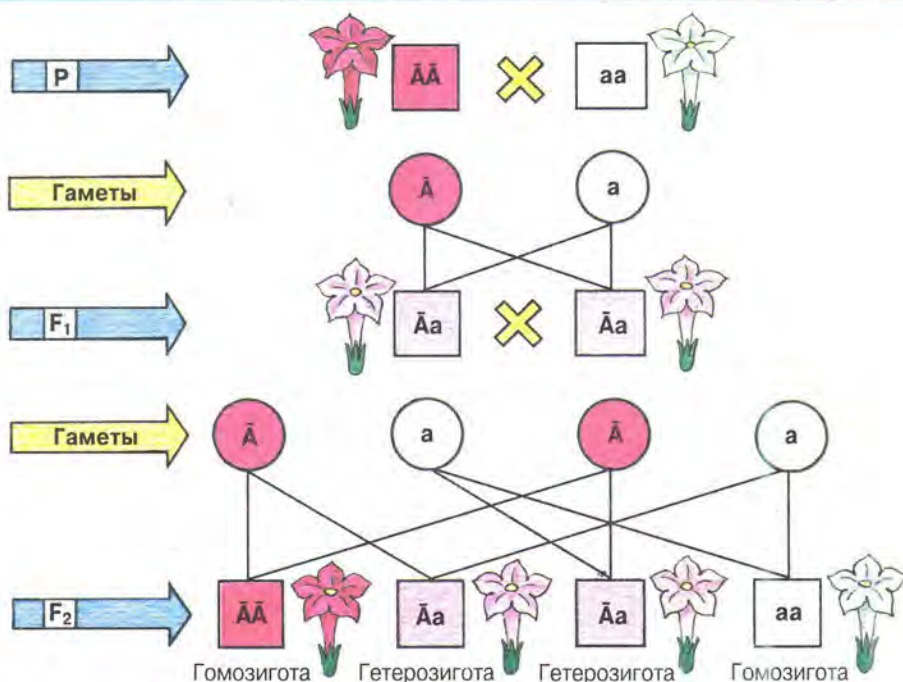


Рис. 43. Промежуточный характер наследования окраски венчика у ночной красавицы

положение между соответствующими фенотипами гомозиготных родительских форм. Среди гибридов второго поколения расщепление по фенотипу происходит в соотношении 1:2:1, а не 3:1, как при полном доминировании.

Таким образом, в случае промежуточного характера наследования у гибридов второго поколения возможны три варианта генотипа, каждый из которых определяет свой вариант фенотипа.

Какие существуют методы проверки генотипа гибридных особей? При полном доминировании одной аллели над другой особи, гомозиготные по доминантной аллели и гетерозиготные, сходны по фенотипу. Их генотип можно определить по фенотипу потомков, полученных от разных типов скрещивания, например с помощью анализирующего скрещивания.

Анализирующее скрещивание – это скрещивание особи, генотип которой мы хотим определить, с особью, гомозиготной по изучаемым рецессивным аллелям. Оно основывается на том, что особи, гомозиготные по рецессивной аллели определенного гена, всегда имеют только определенный вариант фенотипа и образуют гаметы только одного сорта.



Схема 4

P	♀ Aa	× ♂ aa
гаметы	A a	a a
F ₁	♀ ♂	a a
	A	Aa Aa
	a	aa aa

Схема 5

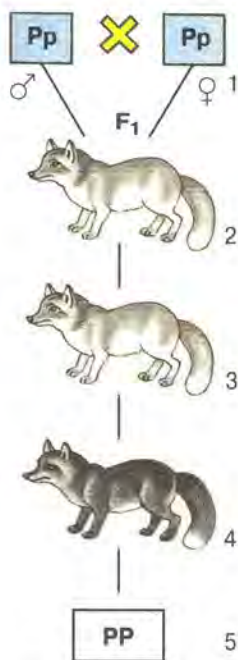


Рис. 44.
Наследование
платиновой
окраски меха
у лисиц:
1 – платиновые
родительские
особи;
2–3 – платиновое
потомство;
4 – серебристое (pp);
5 – с генотипом PP
гибнет

Если особь, генотип которой мы хотим проверить, гомозиготная по доминантной аллели, то ход скрещивания будет таким, как на *схеме 4*.

Иными словами, если среди потомков, полученных в результате анализирующего скрещивания, расщепление по фенотипу не происходит, то родительская особь, генотип которой проверяли, была гомозиготной по доминантной аллели. Если бы она была гетерозиготной, то ход анализирующего скрещивания был бы таким, как на *схеме 5*.

Таким образом, если в результате анализирующего скрещивания среди потомков будет наблюдаться расщепление по фенотипу в соотношении 1:1, то особь, генотип которой мы определяли, была гетерозиготной.

Анализирующее скрещивание широко применяется в селекции, поскольку позволяет выявить генотип особей, которых планируют использовать для получения потомков с определенным генотипом. Благодаря этому можно избежать нежелательного расщепления по фенотипу среди потомков, устранив от размножения гетерозиготных родителей. Отклонения от ожидаемых результатов расщепления часто связаны с проявлением в фенотипе летальных аллелей, поскольку особи, гомозиготные и гетерозиготные по таким генам, имеют разную жизнеспособность.

Что такое летальные аллели? Летальные аллели (от лат. *леталис* – смертельный) – аллельные гены, которые, проявляясь в фенотипе, вызывают гибель организма на той или иной стадии его развития.

Например, платиновая окраска шерсти лисиц очень ценится при изготовлении меховых изделий. Ее определяет доминантная аллель (P). При скрещивании платиновых лисиц между собой среди их потомков появляются особи как с платиновой, так и серебристой окраской меха (*рис. 44*). Однако попытки вывести лисиц, гомозиготных по доминантной аллели, не дали результатов, хотя, казалось бы, теоретически это возможно. С помощью анализирующего скрещивания выяснили, что все платиновые лисицы были гетерозиготны по гену окраски меха. Кроме того, когда скрещивали между собой серебристых лисиц или же серебристых лисиц с платиновыми, в их пометах насчитывали 4–5 щенков, а при скрещивании между собой платиновых – только 3–4. Оказалось, что лисиц, гомозиготных по доминантной аллели платиновой окраски меха, вообще не существует, так как зародыши с таким генотипом (PP) погибают на ранних этапах развития. Поскольку летальные гены могут привести к гибели потомков еще до рождения, количественные соотношения различных фенотипных групп потомков будут отличаться от тех, которые можно было бы ожидать теоретически, исходя из законов наследственности, установленных Г. Менделем.

Чаще всего летальные аллели рецессивны и поэтому могут проявляться в фенотипе только в гомозиготном состоянии (например, аллель, вызывающая водянку у телят эйрширской породы).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое неполное доминирование? 2. Чем неполное доминирование отличается от промежуточного характера наследования признаков? 3. С чем связан промежуточный характер наследования признаков? 4. Что такое анализирующее скрещивание? Для чего его применяют? 5. Какие аллели называют летальными? Как они влияют на характер расщепления признаков среди потомков?

ПОДУМАЙТЕ

Почему летальные гены чаще всего рецессивные?

§12 ЯВЛЕНИЕ СЦЕПЛЕННОГО НАСЛЕДОВАНИЯ. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

ВСПОМНИТЕ

Что такое кроссинговер и анализирующее скрещивание? Какие хромосомы называют гомологичными и негомологичными? Как происходит мейоз? Каково строение ДНК?

Что такое явление сцепленного наследования?

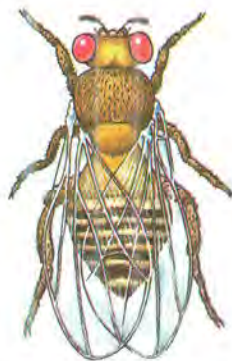
Закон независимого комбинирования состояний признаков основывается на таких положениях:

- развитие различных состояний признаков обуславливают аллельные гены, занимающие одинаковое положение в гомологичных хромосомах;

- гаметы и другие гаплоидные клетки, имеющие по одной гомологичной хромосоме из каждой пары, несут только один аллельный ген из определенного их количества;

- гены, контролирующие развитие признаков, наследуемых независимо, расположены в негомологичных хромосомах.

Когда мы доказывали статистический характер законов наследственности, установленных Г. Менделем, то для упрощения допускали, что каждая из хромосом несет только один ген. Однако ученые уже давно обратили внимание на то, что количество наследственных признаков организмов значительно превышает количество хромосом в гаплоидном наборе. Так, в гаплоидном наборе мухи-дрозофилы – классического объекта генетических исследований – всего четыре хромосомы. Однако количество наследственных признаков и, соответственно, генов, которые их определяют, значительно больше. Это означает, что в каждой



Муха-дрозофила – классический объект генетических исследований



Томас Хант
Морган
(1866–1945)

хромосоме расположено много генов. Таким образом, вместе с признаками, наследуемыми независимо, должны быть и такие, которые наследуются сцепленно друг с другом, поскольку они определяются генами, расположенными в одной хромосоме. Такие гены образуют **группу сцепления**. Количество групп сцепления у организмов определенного вида равно количеству хромосом в гаплоидном наборе (например, у дрозофилы $1n = 4$, у человека $1n = 23$).

Экспериментально явление сцепленного наследования доказал выдающийся американский генетик Т.Х. Морган со своими сотрудниками.

Следует отметить, что Т.Х. Морган, так же, как в свое время Г. Мендель, удачно выбрал объект для своих исследований – муху-дрозофилу. Этих насекомых легко содержать в лабораториях. Они отличаются высокой плодовитостью и быстрой сменой поколений (при оптимальных условиях содержания новое поколение появляется каждые полторы-две недели), небольшим количеством хромосом, что значительно упрощает наблюдения.

Явление сцепленного наследования Т.Х. Морган установил с помощью такого эксперимента (рис. 45). Он скрестил самцов дрозофилы, гомозиготных по доминантным аллелям окраски тела (серая) и формы крыльев (нормальные), с самками, гомозиготными по соответствующим рецессивным аллелям (черная окраска тела – недоразвитые крылья). Все гибриды первого поколения, полученные от такого скрещивания, были гетерозиготны по обоим генам и имели серую окраску тела и нормальную форму крыльев. После этого Т.Х. Морган провел анализирующее скрещивание: он скрестил гибриды первого поколения с особями, гомозиготными по соответствующим рецессивным аллелям.

Теоретически от такого скрещивания можно было ожидать два варианта расщепления по фенотипу. Если бы гены, определяющие окраску тела и форму крыльев, были расположены в негомологичных хромосомах, то есть наследовались независимо, расщепление должно было быть таким: 25% особей с серым телом и нормальной формой крыльев, 25% – с серым телом и недоразвитыми крыльями, 25% – с черным телом и нормальными крыльями и 25% – с черным телом и недоразвитыми крыльями (т. е. в соотношении 1:1:1:1). Если бы эти гены располагались в одной хромосоме и наследовались сцепленно, то среди потомков можно было бы ожидать 50% особей с серым телом и нормальной формой крыльев и 50% – с черным телом и недоразвитыми крыльями (т. е. в соотношении 1:1).



Систематическое
положение
дрозофилы

Реально же 41,5% потомков имели серое тело и нормальную форму крыльев, 41,5% – черное тело и недоразвитые крылья, 8,5% – серое тело и недоразвитые крылья и 8,5% – черное тело и нормальную форму крыльев. Таким образом, расщепление по фенотипам приближалось 1:1 (как в случае сцепленного наследования). Однако среди потомков, полученных в результате анализирующего скрещивания, были представлены четыре варианта фенотипов, которые можно было ожидать в случае, если бы гены окраски и формы крыльев находились в негомологичных хромосомах и наследовались независимо. Как Т.Х. Морган объяснил эти результаты? Он предположил, что гены, определяющие окраску тела дрозофил и форму их крыльев, расположены в одной хромосоме и наследуются сцепленно. Однако при образовании половых клеток в процессе мейоза гомологичные хромосомы могут обмениваться участками, то есть наблюдается явление, названное **перекрестом хромосом**, или **кроссинговером** (рис. 46).

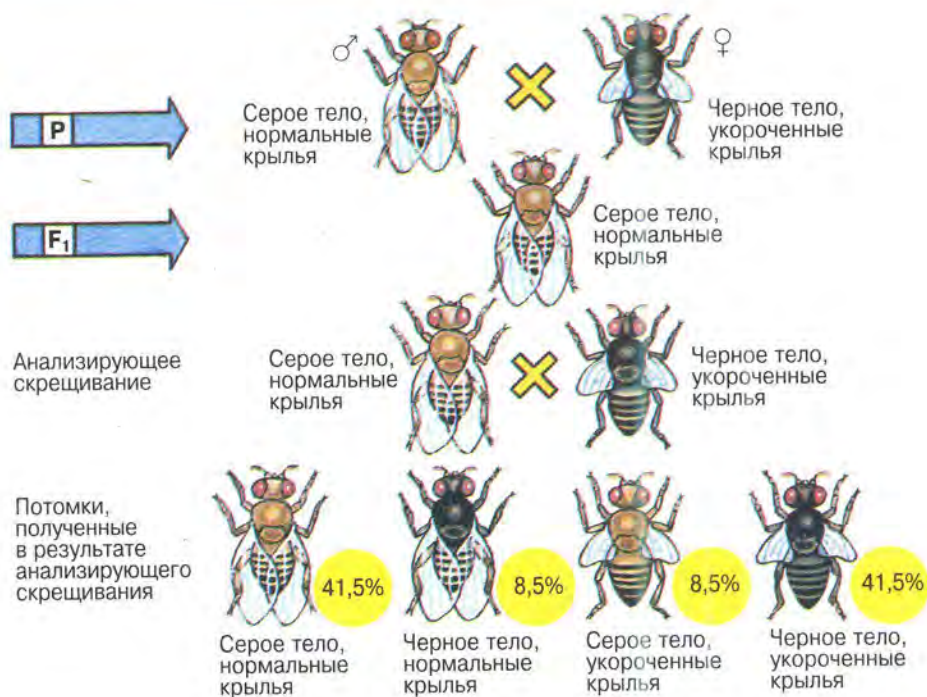


Рис. 45. Сцепленное наследование некоторых признаков у дрозофилы

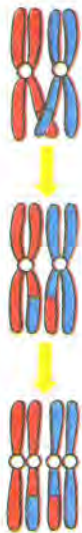


Рис. 46.
Схема
кроссинговера
между
гомологичными
хромосомами

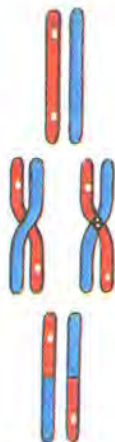


Рис. 47.
Схема опыта,
доказывающего
явление
кроссинговера
(светлые точки –
радиоактивные
метки, введенные
в хромосому)

Как вам известно, кроссинговер усиливает изменчивость, способствуя образованию новых вариантов сочетаний аллелей. При этом может происходить обмен несколькими генами или участками одного гена, обоих или одной нити ДНК.

Явление кроссинговера со временем было доказано с помощью введения в разные участки гомологичных хромосом изотопных атомов (меток) (рис. 47). После кроссинговера такие метки, введенные в одну из гомологичных хромосом, обнаруживали в соответствующих участках другой.

Исследования кроссинговера, проведенные на различных организмах, выявили такие закономерности:

- сила сцепления между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, обратно пропорциональна расстоянию между ними (т. е. чем больше это расстояние, тем чаще происходит кроссинговер);

- частота кроссинговера между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, является величиной относительно постоянной для каждой пары генов.

Был также сделан вывод, что гены расположены в хромосоме в линейном порядке (т. е. один за другим). Впоследствии это было подтверждено открытием строения молекулы ДНК, у которой именно так расположены нуклеотиды, кодирующие наследственную информацию.

Хотя частота кроссинговера между разными парами сцепленных генов является величиной относительно постоянной, однако на нее могут влиять некоторые факторы внешней и внутренней среды (изменения в строении отдельных хромосом, усложняющие или делающие невозможным процесс кроссинговера; высокая или низкая температура; рентгеновские лучи; некоторые химические соединения и другие факторы).

Что такое генетические карты хромосом? Относительное постоянство частоты кроссинговера между разными парами генов одной группы сцепления используют как показатель расстояния между отдельными генами, а также для определения последовательности их расположения в хромосоме. Изучение частот кроссинговера между разными парами генов сделало возможным создание **генетических карт хромосом** (рис. 48), на которых показан порядок расположения и относительные расстояния между генами в определенной хромосоме.

Что такое хромосомная теория наследственности? Результаты исследований Т.Х. Моргана и его

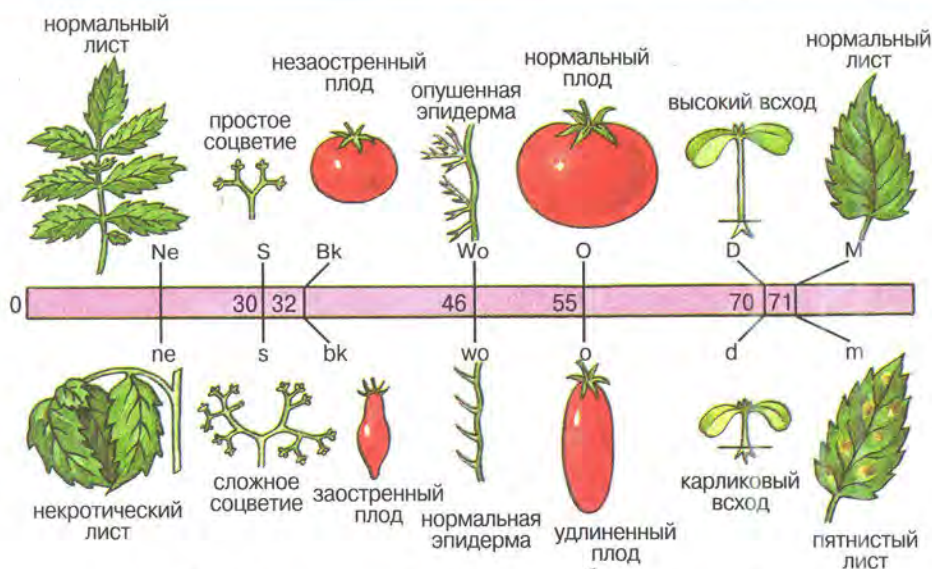


Рис. 48. Схематическое изображение генетической карты одной из хромосом томата

сотрудников легли в основу предложенной ими хромосомной теории наследственности, которая во многом определила дальнейшее развитие не только генетики, но и биологии в целом. Она позволила выяснить материальную основу законов наследственности, установленных Г. Менделем, и установить, почему в определенных случаях наследование признаков от них отклоняется. Основные положения **хромосомной теории наследственности** такие:

- гены расположены в хромосомах в линейном порядке;
- разные хромосомы имеют неодинаковые наборы генов, то есть каждая из негомологичных хромосом имеет свой уникальный набор генов;
- каждый ген занимает в хромосоме определенный участок; аллельные гены занимают одинаковые участки в гомологичных хромосомах;
- все гены одной хромосомы образуют группу сцепления, благодаря чему некоторые признаки наследуются сцепленно; сила сцепления между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, обратно пропорциональна расстоянию между ними;
- сцепление между генами нарушается в результате обмена участками гомологичных хромосом (кроссинговера) в профазе первого мейотического деления;



Систематическое положение томата

— каждый биологический вид характеризуется определенным хромосомным набором (кариотипом) — количеством и особенностями строения отдельных хромосом.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. С чем связано явление сцепленного наследования признаков? 2. Чем определяется количество групп сцепления у организмов определенного вида? 3. Что такое кроссинговер? Каково его биологическое значение? 4. С помощью какого опыта Т.Х. Морган продемонстрировал явление сцепленного наследования признаков? 5. Какие закономерности выявили ученые при исследовании процесса кроссинговера? 6. Что такое генетические карты хромосом? 7. Каковы основные положения хромосомной теории наследственности? 8. Почему дрозофила оказалась удачным объектом для генетических исследований?

ПОДУМАЙТЕ

Как можно доказать, что гены расположены в хромосоме в линейном порядке?

Известно, что в определенных случаях признаки, обусловленные генами, входящими в одну группу сцепления, могут наследоваться независимо. Чем это можно объяснить?

§13 ГЕНЕТИКА ПОЛА. НАСЛЕДОВАНИЕ, СЦЕПЛЕННОЕ С ПОЛОМ

ВСПОМНИТЕ

Чем могут отличаться хромосомные наборы особей разного пола? Что такое половые хромосомы и аутосомы, летальные и полулетальные гены?

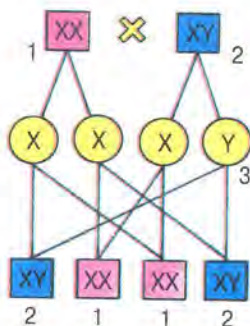


Рис. 49.
Наследование пола у бабочек:
1 — самец;
2 — самка;
3 — гаметы

Как определяется пол организма во время его индивидуального развития — одна из самых интересных проблем биологии.

Как определяется пол различных групп организмов? Еще в конце прошлого столетия ученые обратили внимание на то, что хромосомные наборы самцов и самок отличаются по одной из пар гомологичных хромосом. В диплоидных соматических клетках самок многих видов хромосомы всех пар сходны по строению между собой, тогда как у самцов хромосомы одной пары — отличны. Такие хромосомы, как вы помните, называют половыми. Так, у самцов дрозофилы одна из половых хромосом имеет палочковидную форму (так называемая X-хромосома), другая — крючкообразную (Y-хромосома). У самок дрозофилы обе половые хромосомы одинаковы по строению (X-хромосомы). Таким образом, кариотип самок дрозофилы можно условно обозначить как $6A + XX$, а самцов — $6A + XY$ (символом «А» обозначают неполовые хромо-

сомы – аутосомы, одинаковые по строению у особей разных полов).

Поскольку во время мейоза гомологичные хромосомы расходятся в разные гаметы, то у особей одного пола формируется только один тип гамет (гомогаметный пол), тогда как у особей противоположного – два (гетерогаметный пол). Во многих систематических группах организмов гомогаметным полом является женский, а гетерогаметным – мужской (двукрылые насекомые, клопы, жуки, большинство видов рыб, некоторые виды земноводных, млекопитающие, некоторые двудомные растения и т.д.), а у других – наоборот (пресмыкающиеся, чешуекрылые, птицы, некоторые виды рыб и земноводных). Таким образом, у большинства раздельнополых видов пол будущей особи определяется в момент оплодотворения и зависит от объединения в зиготе определенных половых хромосом (рис. 49, 50).

У некоторых видов особи разных полов отличаются количеством половых хромосом. Так, у кузнечиков в диплоидном наборе самца имеется только одна половая хромосома из двух, а у самки – обе.

Кроме хромосомного, существуют и другие механизмы определения пола организмов. У некоторых беспозвоночных животных (коловраток, многощетинкового червя динофилюса и т.д.) пол будущей особи определяется еще до момента оплодотворения. Эти животные образуют яйцеклетки двух типов: крупные, богатые желтком, и мелкие, с небольшим запасом питательных веществ. Из яйцеклеток первого типа развиваются самки, а второго – самцы.

На пол будущего организма могут влиять и факторы внешней среды. Например, у морского червеобразного животного – боннелии – личинки, прикрепившиеся к поверхности дна, развиваются в крупных (до 1 м длиной) самок. А те, которые попадают на хоботок самки, под влиянием ее гормонов превращаются в карликовых самцов (длиной 1–3 мм) (рис. 51).

У общественных насекомых (пчелы, шмели, муравьи и т.д.) самки образуют два типа яиц: оплодотворенные и неоплодотворенные (партеногенетические). Из яиц первого типа развиваются диплоидные самки, а второго – гаплоидные самцы.

У некоторых видов рыб и земноводных во время зародышевого развития одновременно закладываются зачатки мужских и женских половых желез, однако в дальнейшем развивается только один из них. Подобное явление наблюдается, например, у рыб-«чис-

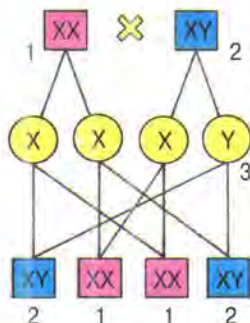


Рис. 50.
Наследование пола у млекопитающих:
1 – самка;
2 – самец;
3 – гаметы

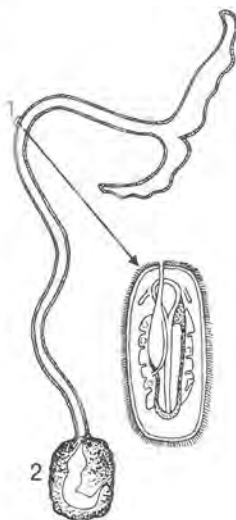


Рис. 51.
Боннелия:
1 – самец;
2 – самка

P ♀ XX × ♂ XY
гаметы X X X Y

F₁

	♂	X	Y
♀			
X	XX	XY	
X	XX	XY	

Схема 6



Рис. 52.
Наследование окраски шерсти котов, сцепленное с полом: 1 – кошка ($X^R X^R$) или кот ($X^R Y$) рыжие; 2 – черепаховая кошка ($X^R X^r$); 3 – кошка ($X^r X^r$) или кот ($X^r Y$) черные

тильщикова», самцы которых имеют «гаремы» из нескольких самок. После гибели самца его функции переходят к одной из самок, у которой из недифференцированных половых зачатков начинают развиваться семенники.

Чем определяется соотношение полов в популяциях? В популяциях организмов, пол которых определяется в момент оплодотворения, количественное соотношение самцов и самок, согласно закону расщепления, должно составлять 1:1 (схема 6).

Но в природе такое соотношение часто не выдерживается вследствие разного уровня смертности самцов и самок. Более высокая смертность, как правило, наблюдается среди особей гетерогаметного пола, поскольку в Y-хромосоме из-за ее меньших размеров нет некоторых аллельных генов, присутствующих в X-хромосоме. Поэтому у особей гетерогаметного пола могут в фенотипе проявиться летальные или сублетальные (т.е. те, которые снижают жизнеспособность) рецессивные аллели. Например, у тутового шелкопряда количество самцов превышает количество самок, поскольку от особого вирусного заболевания наиболее часто гибнут гусеницы, из которых должны были бы развиваться самки (гетерогаметный пол).

Что такое наследование, сцепленное с полом?

Существуют некоторые признаки, на характер наследования которых влияет пол организма. Это объясняется неодинаковым составом генов X- и Y-хромосом, о чем было сказано выше. В X-хромосоме имеются участки с определенными генами, отсутствующими в Y-хромосоме. Но в Y-хромосоме могут быть некоторые гены, отсутствующие в X-хромосоме (например, ген, обуславливающий рост или отсутствие волосков по краю ушной раковины человека).

У кошек сцепленно с полом передаются определенные типы окраски шерсти. Известно, что коты никогда не имеют черепаховой окраски (рыжие и черные пятна на белом фоне) (рис. 52): они бывают или темными или рыжими. Это объясняется тем, что аллельные гены, определяющие рыжую или черную окраску шерсти, расположены только в X-хромосоме. Ни одна из этих аллелей не доминирует над другой, поэтому кошки, гетерозиготные по этому гену, имеют черепаховую окраску шерсти, в отличие от котов, у которых в Y-хромосоме он отсутствует.

У человека сцепленно с полом наследуются некоторые заболевания (дальтонизм, гемофилия и др.). Дальтонизм (неспособность различать некоторые цвета)

обусловливается рецессивной аллелью гена, расположенного в X- и отсутствующего в Y-хромосоме. Поэтому мужчина, имеющий эту аллель, дальтоник. У женщин это нарушение цветового зрения проявляется только у особей, гомозиготных по рецессивной аллели; гетерозиготные женщины фенотипно здоровы, хотя и являются носителями этой аллели. Такой же характер наследования присущ и гемофилии (заболевание, связанное с неспособностью крови свертываться, из-за чего человек может погибнуть даже при незначительных повреждениях кровеносных сосудов). Как правило, рецессивная аллель, обуславливающая данное заболевание, передается из поколения в поколение гетерозиготными женщинами-носителями, так как гомозиготные по этой аллели женщины болеют гемофилией и не доживают до репродуктивного возраста.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие механизмы определения пола известны у организмов?
2. Какой пол называют гетерогаметным, а какой – гомогаметным?
3. Что такое хромосомное определение пола?
4. Что такое наследование, сцепленное с полом?
5. Почему у раздельнополых организмов соотношение полов в популяциях должно приближаться 1:1?
6. Чем можно объяснить тот факт, что гетерогаметный пол менее жизнеспособный по сравнению с гомогаметным?

ПОДУМАЙТЕ

Какова вероятность рождения сына или дочери, больных гемофилией, если: а) отец здоров, а мать – носитель рецессивной аллели гемофилии; б) отец болен гемофилией, а мать – гомозиготна по соответствующей доминантной аллели? С помощью какого метода можно определить пол животного, если самцы и самки не отличаются особенностями строения?

§14 ГЕНОТИП КАК ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА. ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

ВСПОМНИТЕ

Что такое ген, геном, генотип, генетический код, рекомбинация, транскрипция, кроссингвер?

Что такое ген? Ранее вы узнали о химической природе гена. Длительное время, пока не была выяснена структура нуклеиновых кислот и генетический код, ген считали неделимой единицей наследственной информации, рекомбинаций и мутаций. Но впоследствии установили, что изменения могут затрагивать не весь ген, а только определенную его часть. Во время кроссингвера гомологичные хромосомы могут обмениваться

ся как целыми генами, так и их частями. Минимальный участок молекулы нуклеиновой кислоты, который может быть разделен во время кроссинговера, составляет всего 1–2 нуклеотидные пары. Однако *ген** – *целостная функциональная единица*, поскольку любые нарушения его структуры изменяют закодированную в нем информацию или приводят к ее потере.

Среди генов выделяют **структурные**, кодирующие структуру белков и рибонуклеиновых кислот, и **регуляторные**, служащие местом присоединения ферментов и других биологически активных соединений, влияющих на активность структурных генов и принимающих участие в процессах удвоения ДНК и транскрипции (рис. 53). Размеры регуляторных генов по сравнению со структурными, как правило, незначительные.

Таким образом, **ген** – *наследственный фактор, функционально неделимая единица генетического материала в виде участка молекулы нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК)*. Он кодирует первичную структуру белка, молекулы тРНК или рРНК, а также взаимодействует с биологически активными веществами (например, ферментами).

Какова организация генома у различных организмов? У различных организмов количество генов в геноме может варьировать. Наиболее просто организован геном вирусов, который может включать от одного до нескольких сотен генов. Геном прокариот устроен более сложно и содержит как структурные, так и регуляторные гены. Например, ДНК кишечной палочки состоит из 3 800 000 пар нуклеотидов, а количество структурных генов приближается к одной тысяче. Почти половина молекулы ДНК генетической информации не несет, это участки, расположенные между генами (так называемые спейсеры; от англ. *спейс* – простор).

Геном эукариот имеет еще более сложное строение: в их ядрах содержится больше ДНК, следовательно больше и количество структурных и регуляторных генов. Так, геном дрозофилы состоит из почти 180 000 000 пар нуклеотидов и насчитывает около 10 000 структурных генов; в геноме человека – около 30 000 структурных генов.

Исследования генома различных организмов показали, что количество ДНК в ядре в 8–10 раз превышает необходимое для кодирования всех структурных ге-



Рис. 53.
Фрагмент
молекулы ДНК
со структурными
(1–3, 5)
и регуляторным (4)
генами

*Термин «ген» был предложен в 1909 году датским ученым В. Иоганнсенем (1857–1927).

нов. Причины этого явления различные. Во-первых, ДНК эукариот содержит большое количество последовательностей нуклеотидов, каждая из которых повторяется до сотен тысяч раз. Во-вторых, значительная часть ДНК вообще не несет генетической информации. В-третьих, имеется множество регуляторных генов, не кодирующих структуру белков или РНК.

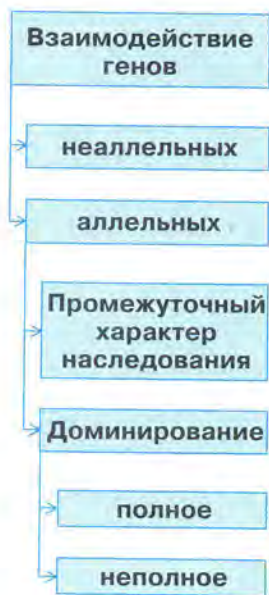
Что такое цитоплазматическая наследственность? В клетках эукариот, кроме наследственного материала, расположенного в ядре, выявлена также **цитоплазматическая наследственность**, или **внеядерная**. Она связана со способностью определенных структур цитоплазмы сохранять и передавать потомкам часть наследственной информации родителей. Хотя ведущая роль в наследовании большинства признаков организма принадлежит ядерным генам, цитоплазматическая наследственность оказывает значительное влияние на проявление некоторых наследственных признаков. Она связана с двумя видами генетических явлений:

- наследованием признаков, кодируемых *внеядерными генами*, расположенными в определенных оргanelлах (митохондриях, пластидах);
- проявлением у потомков признаков, обусловленных ядерными генами, но на формирование которых влияет *цитоплазма яйцеклетки*.

Существование генов в способных к удвоению оргanelлах – митохондриях и пластидах – установили еще в начале XX столетия при изучении зеленых и бесцветных пластид у некоторых цветковых растений, имеющих мозаичную окраску листьев. Внеядерные гены взаимодействуют с ядерными и находятся под контролем ядерной ДНК. Цитоплазматическая наследственность, связанная с генами пластид, характерна для многих растений (рис. 54). Среди этих растений есть формы с пестрыми листьями, причем этот признак передается по материнской линии. Пестрота листьев обусловлена тем, что часть пластид не способна образовывать хлорофилл. После деления клеток с бесцветными пластидами в листьях возникают белые пятна, чередующиеся с зелеными участками. Передача пестролистости по материнской линии объясняется тем, что во время образования половых клеток пластиды попадают в яйцеклетки, а не в спермии. Пластиды, размножающиеся делением, имеют генетическую непрерывность: зеленые пластиды дают начало зеленым, а бесцветные – бесцветным. Во время деления клетки пластиды распределяются случайно, в



Рис. 54.
Пестролистость
у бегонии



результате чего образуются клетки с бесцветными, зелеными или обоими типами пластид.

Явление цитоплазматической наследственности, связанное с генами митохондрий, изучали на примере дрожжей. У этих микроорганизмов в митохондриях обнаружены гены, обуславливающие отсутствие или наличие дыхательных ферментов, а также устойчивость к определенным антибиотикам.

Влияние ядерных генов материнского организма через цитоплазму яйцеклетки на формирование определенных состояний признаков можно проследить на примере пресноводного брюхоногого моллюска – прудовика (рис. 55). У него есть формы с различными состояниями наследственного признака – левого или правого направления закрученности раковины. Аллель, определяющая правозакрученность раковины, доминирует над аллелью левозакрученности, но при этом направление закрученности определяется генами материнского организма. Например, особи, гомозиготные по рецессивной аллели левозакрученности, могут иметь правозакрученную раковину, если они произошли от материнского организма, имевшего доминантную аллель правозакрученности.

Какова взаимосвязь между генами и определяемыми ими признаками? Длительное время в генетике существовало правило, согласно которому каждый ген определяет синтез одного белка, или признака. Однако дальнейшие исследования показали, что отношение «ген – признак» значительно сложнее. Стали известны явления множественного действия генов и взаимодействия неаллельных генов.

Ранее мы рассматривали случаи взаимодействия аллельных генов: полное и неполное доминирование, промежуточный характер наследования. Однако часто на формирование определенных состояний признаков влияет **взаимодействие двух или более неаллельных генов**, которое может осуществляться в разных формах.

Один из типов взаимодействия неаллельных генов проявляется в том, что определенная аллель одного гена подавляет проявление аллели другого неаллельного.

Например, пурпурная окраска глаз дрозофилы определяется рецессивной аллелью. Но она не проявится в фенотипе, если у гомозиготных по этой аллели особей также в гомозиготном состоянии присутствует рецессивная аллель другого неаллельного гена, подавляющая проявление первой.

Другой распространенный тип взаимодействия неаллельных генов заключается в том, что для про-

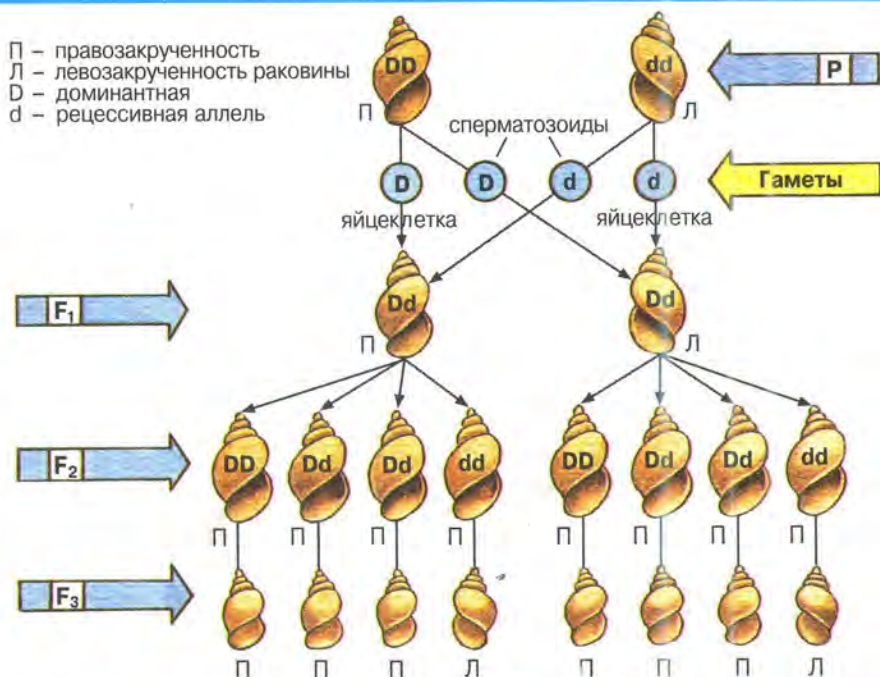


Рис. 55. Проявление цитоплазматической наследственности у прудовика

явления в фенотипе определенного признака необходимо взаимодействие доминантных аллелей двух или более неаллельных генов. Так, фиолетовая окраска плодов баклажана зависит от взаимодействия доминантных аллелей двух неаллельных генов, благодаря которому образуется соответствующий пигмент. Если хотя бы один из этих генов гомозиготен по рецессивной аллели, пигмент не синтезируется и плоды будут бесцветными.

Подобное наблюдают и у душистого горошка, у которого доминантные аллели двух неаллельных генов обуславливают красную окраску венчика (если хотя бы один из генов гомозиготен по рецессивной аллели – венчик белый).

У животных (например, мышей, кроликов) для формирования окраски шерсти необходимо присутствие доминантных аллелей двух неаллельных генов, один из которых определяет наличие пигмента, а другой – его распределение по волосу. Если первый из генов гомозиготен по рецессивной аллели, то пигмент не образуется и рождаются белые особи (альбиносы) (рис. 56). У человека развитие нормального слуха определяют доминантные аллели двух неаллельных генов, один из которых отвечает за нормальное развитие улитки внутреннего уха, а другой – слухового нерва. Если хотя бы один из этих генов гомозиготен по рецессивной аллели – человек глухой от рождения.

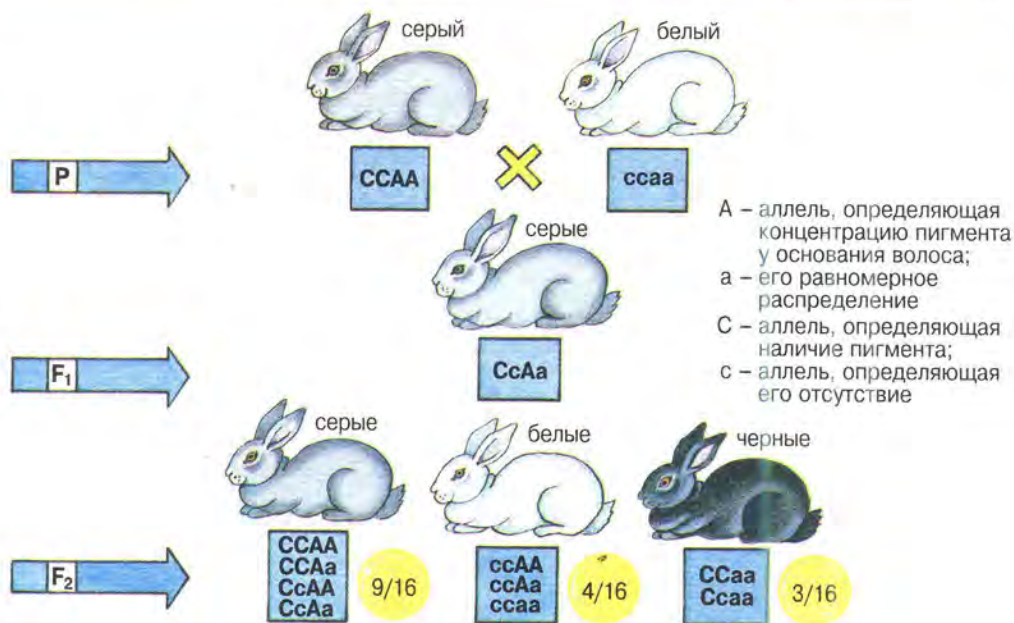


Рис. 56. Пример взаимодействия неаллельных генов у кроликов

Что такое множественное действие генов? Существует явление, присущее большинству генов, при котором одна определенная аллель влияет на формирование состояний нескольких разных признаков. Это явление получило название **множественного действия генов**.

Например, у человека известно заболевание – арахнодактилия (в переводе – «паучьи пальцы»). Оно обусловлено мутацией доминантной аллели, приводящей к формированию удлинённых пальцев на руках и ногах, неправильному положению хрусталика глаза и врожденным порокам сердца. У дрозофилы рецессивная аллель одного из генов определяет белоглазость (отсутствие красного пигмента глаз; рис. 57), светлую окраску тела, а также изменяет строение половых органов, снижает плодовитость и уменьшает продолжительность жизни. У картофеля доминантная аллель определяет розовую окраску клубней и красно-фиолетовую – венчика (у растений, гомозиготных по соответствующей рецессивной аллели, клубни и венчики цветов синеватые или белые).

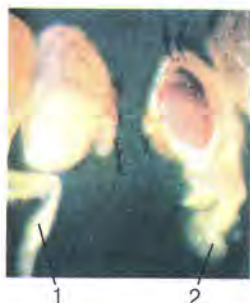


Рис. 57.
Мутантная (1)
и нормальная (2)
формы дрозофил

Таким образом, генотип особей каждого вида является целостной системой, хотя и состоит из отдельных генов, которые могут отделяться один от другого и наследоваться независимо. Целостность генотипа, сло-

жившаяся в процессе длительного исторического развития вида, проявляется в том, что формирование состояний большинства признаков организма является результатом взаимодействия как аллельных, так и неаллельных генов, а аллели большинства генов влияют на развитие нескольких признаков.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что собой представляет ген с биохимической и генетической точки зрения?
2. Что такое структурные и регуляторные гены?
3. Что такое цитоплазматическая наследственность и чем она обусловлена?
4. Какие типы взаимодействия неаллельных генов вам известны?
5. Что такое множественное действие генов?
6. В чем заключается целостность генотипа организмов?

ПОДУМАЙТЕ

Какова биологическая роль цитоплазматической наследственности?

§15 ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОТИПА И УСЛОВИЙ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ. МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

ВСПОМНИТЕ

Что такое наследственная и ненаследственная изменчивость, однояйцовые близнецы? Что такое порода животных и сорт растений? Что такое количественные и качественные признаки?

Одна из центральных проблем генетики – выяснение соотносительной роли генотипа и условий среды обитания при формировании фенотипа организмов. Ученые давно уже обратили внимание на то, что однояйцовые близнецы, то есть организмы с одинаковым генотипом, если они развивались в различных условиях, отличаются по фенотипу. В данном случае мы сталкиваемся с проявлением ненаследственной изменчивости. Ее изучение позволяет выяснить, каким образом наследственная информация реализуется в определенных условиях обитания. Изучение ненаследственной изменчивости имеет и практическое значение: создавая новые породы и сорта организмов, селекционеры должны отличать наследственные изменения от ненаследственных и находить те условия, при которых наиболее четко проявляются в фенотипе организмов полезные для человека состояния признаков и подавляются проявления вредных.

Что такое модификационная изменчивость? Каковы ее свойства? Модификационная (от лат. *модус* – мера, вид и *фацио* – делаю) **изменчивость** – это изменения признаков организма (его фенотипа), вызванные изменениями условий среды обитания и



Рис. 58. Зависимость окраски крыльев у бабочки пестрокрыльницы от температуры: 1 – весенняя форма; 2 – летняя форма



Рис. 59.
Зависимость
формы листьев
у стрелолиста
от условий
произрастания:
1 – на суше;
2, 3 – в воде



Рис. 60.
Зависимость
опушенности
задней части
брюшка
рачка-артемии
от солености воды

не связанные с изменениями генотипа. Следовательно, **модификационные изменения (модификации)** – это реакции на изменение интенсивности действия определенных условий среды обитания, одинаковые для всех генотипно однородных организмов. Например, у всех экземпляров растения стрелолиста, погруженных в воду, образуются длинные и лентовидные листья, тогда как у растущих на суше они стреловидные. У растений стрелолиста, погруженных в воду частично, образуются листья обоих типов (рис. 59). У дневной бабочки пестрокрыльницы изменчивой основной фон крыльев зависит от температуры, при которой развивались куколки: из тех, которые перезимовали, выходят бабочки с кирпично-красным, а из тех, что развивались в условиях высоких летних температур, – с черным фоном крыльев (рис. 58).

Степень выраженности модификаций прямо зависит от интенсивности и продолжительности действия на организм определенного фактора. Так, у рачка-артемии степень опушенности задней части брюшка зависит от солености воды: она выражена тем четче, чем ниже соленость воды (рис. 60).

Долгое время велись дискуссии о том, наследуются или не наследуются изменения состояний признаков, приобретенных организмом во время индивидуального развития. То, что модификации не наследуются, доказал немецкий ученый А. Вейсман. На протяжении многих поколений он отрезал мышам хвосты, но у бесхвостых родителей всегда рождались хвостатые потомки.

Как показали многочисленные исследования, модификации могут исчезать на протяжении жизни одной особи, если прекращается действие фактора, вызвавшего их. Например, загар, приобретенный человеком летом, постепенно исчезает в осенне-зимний период. Если растение стрелолист (рис. 59) пересадить из воды на сушу, то новые листья будут иметь не вытянутую, а стреловидную форму. Однако некоторые модификационные изменения, возникшие преимущественно на ранних этапах индивидуального развития, могут сохраняться в течение всей жизни особи, но по наследству не передаются. Например, искривление костей нижних конечностей (рахит) сохраняется на протяжении всей жизни. Но у родителей, переболевших в детстве рахитом, рождаются здоровые дети, при условии, что во время своего развития они получают необходимое количество витамина D.

Другой пример модификаций, сохраняющихся в течение всей жизни, — это дифференциация личинок медоносной пчелы на цариц и рабочих особей. Из личинок, развивающихся в особых крупных ячейках и питающихся только «молочком», вырабатываемым особыми железами рабочих пчел, развиваются царицы. Из личинок, которых выкармливают пергой (смесью меда и пыльцы), развиваются рабочие особи (недоразвитые самки, неспособные к размножению). Таким образом, дифференциация личинок женского пола медоносной пчелы зависит от качества пищи, получаемой во время развития. Если на ранних этапах развития поменять местами личинок, то соответственно изменится характер их питания и дальнейшая дифференциация. Но на более поздних этапах развития это становится невозможным.

Модификационные изменения играют исключительно важную роль в жизни организмов, обеспечивая, как правило, их приспособления к изменяющимся условиям среды обитания. Например, изменение формы листьев стрелолиста на лентовидную при погружении его в воду, защищает это растение от повреждения течением. Смена шерсти млекопитающих животных во время осенней линьки на более густую обеспечивает защиту от низких температур; загар защищает человека от вредного влияния солнечного излучения. Все это дает основания предположить, что такие модификации возникли в процессе исторического развития вида как приспособительные реакции на изменения условий среды обитания, с которыми постоянно сталкиваются организмы (рис. 61).

Однако не все модификационные изменения носят приспособительный характер. Так, если затенить нижнюю часть стебля картофеля, то на ней начнут образовываться надземные клубни (рис. 62). У одного из видов норичника при погружении в воду и сильном затенении верхушечное соцветие превращается в клубень. Следовательно, модификации, лишённые приспособительного значения, возникают тогда, когда организмы попадают в непривычные для себя условия, с которыми не приходилось постоянно сталкиваться их предкам.

Каковы статистические закономерности модификационной изменчивости? Модификационная изменчивость подчиняется определенным статистическим закономерностям. Например, любой признак может изменяться только в определенных пределах. Эти пределы модификационной изменчивости признаков обусловлены генотипом организма, их называют **нормой реакции**. Таким образом, данный аллельный ген обуславливает не определенное, кодируемое им состояние признака, а только пределы, в которых оно мо-



Рис. 61. Зависимость размеров одуванчика от условий произрастания: 1 – растение, выросшее на обедненной почве; 2 – растение, выросшее на плодородной почве



Рис. 62. Модификация, лишённая приспособительного значения

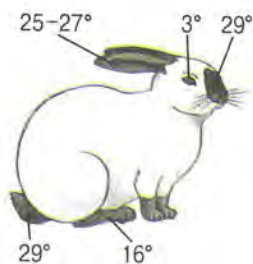


Рис. 63.
Карта
распределения
температурных
порогов
пигментации
волоса
горностаевых
кроликов

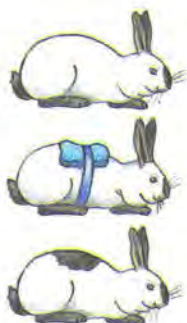


Рис. 64.
Зависимость
окраски шерсти
кролика
от температуры

жет изменяться в зависимости от интенсивности действия тех или иных факторов среды обитания.

Среди признаков есть такие, состояния которых почти полностью определяются генотипом (расположение глаз, количество пальцев на конечностях, группа крови у человека и животных, тип листорасположения, характер жилкования листьев и др.). На степень проявления состояний других признаков (например, рост и масса организмов, форма листовой пластинки) значительное влияние оказывают условия среды обитания организмов. Например, на развитие горностаевой окраски шерсти кроликов влияет температура (рис. 63). Если у такого кролика выбрить участок тела, покрытый белой шерстью, и приложить к нему лед, то на нем будет расти черная шерсть (рис. 64).

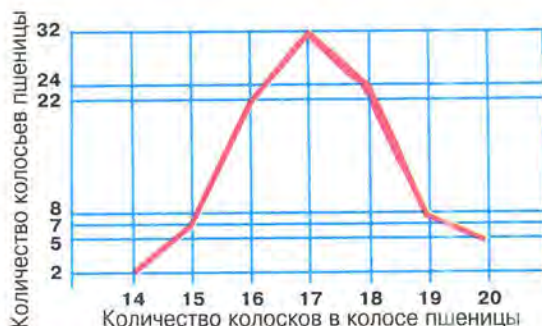
Исследования показали, что норма реакции для определенных признаков имеет различные пределы. Наиболее узкая норма реакции у признаков, определяющих жизнеспособность организмов (например, взаиморасположение внутренних органов), а для признаков, не имеющих такого значения, она может быть более широкой (масса тела, рост, цвет волос).

Для изучения изменчивости определенного признака составляют **вариационный** (от лат. *вариатио* — изменение) **ряд** — *последовательность вариантов — количественных показателей проявления состояний определенного признака, расположенных в порядке их возрастания или убывания* (рис. 65). Длина вариационного ряда свидетельствует о размахе модификационной изменчивости. Она обусловлена генотипом организмов (нормой реакции), однако зависит и от условий окружающей среды: чем стабильнее будут условия существования организмов, тем короче будет вариационный ряд, и наоборот.



Рис. 65. Вариационный ряд листьев лавровишни

Рис. 66.
Вариационная
кривая количества
колосков в колосе
пшеницы



Если проследить распределение отдельных вариантов внутри вариационного ряда, то можно заметить, что наибольшее их количество расположено в средней его части, то есть имеет среднее значение определенного признака. Такое распределение объясняется тем, что минимальные и максимальные значения развития признака формируются тогда, когда большинство факторов окружающей среды действует в одном направлении: наиболее или наименее благоприятном. Но организм, как правило, ощущает разное их влияние: одни факторы способствуют развитию признака, другие, наоборот, тормозят, и поэтому степень его развития у большинства особей вида усреднена. Так, большинство людей имеет средний рост, и только незначительная часть среди них — гиганты или карлики.

Распределение вариантов внутри вариационного ряда графически изображают в виде вариационной кривой (рис. 66). **Вариационная кривая** — это графическое изображение изменчивости определенного признака, иллюстрирующее как размах изменчивости, так и частоту встречаемости отдельных вариантов. С помощью вариационной кривой можно установить средние показатели и норму реакции того или иного признака.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое модификационная изменчивость? 2. Какие свойства присущи модификационной изменчивости? 3. Кто и как доказал, что модификации не наследуются? Какое это имело значение для дальнейшего развития биологии? 4. Что такое норма реакции? Чем она определяется? 5. Что такое вариационный ряд и вариационная кривая? 6. Объясните, почему большинство модификаций имеют приспособительное значение?

ПОДУМАЙТЕ

Почему именно модификации, возникшие на ранних этапах развития, сохраняются на протяжении всей жизни особи?

§16 МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

ВСПОМНИТЕ

Что такое гаплоидный, диплоидный и полиплоидный наборы хромосом? Что такое рекомбинации, аутосомы, гомо- и гетерозиготы?

Кроме ненаследственной (модификационной) изменчивости существует и наследственная, связанная с изменениями в генотипе. Наследственная изменчивость может быть комбинативной и мутационной.

Что такое комбинативная изменчивость? Комбинативная изменчивость связана с возникновением разных комбинаций аллельных генов (**рекомбинаций**). Как вы знаете, источниками комбинативной изменчивости являются *конъюгация* гомологичных хромосом в профазе и их *независимое расхождение* в анафазе первого деления мейоза, а также случайное сочетание аллельных генов при слиянии гамет. Следовательно, комбинативная изменчивость, обеспечивающая разнообразие комбинаций аллельных генов, обуславливает и появление особей с разными сочетаниями состояний признаков. Комбинативная изменчивость наблюдается и у организмов, размножающихся бесполом путем или вегетативно (например, у прокариот передача наследственной информации от клетки к клетке возможна с участием вирусов-бактериофагов).

Что такое мутационная изменчивость, или мутации? Мутации (от лат. *мутатио* – изменение) – это внезапно возникающие стойкие изменения генотипа, приводящие к изменению тех или иных наследственных признаков организма. Основы учения о мутациях заложены голландским ученым Гуго де Фризом (1845–1935), который и предложил этот термин.

Дальнейшие исследования показали, что способность к мутациям является универсальным свойством всех живых организмов.

Какие различают типы мутаций? Мутации могут возникать в любых клетках организма и вызывать любые изменения генетического аппарата и, соответственно, фенотипа (рис. 67). Мутации, возникающие в половых клетках организма, наследуются при половом размножении, а в неполовых клетках – наследуются только при бесполом или вегетативном размножении.

В зависимости от характера влияния на жизнедеятельность организмов различают летальные, сублетальные и нейтральные мутации. **Летальные**

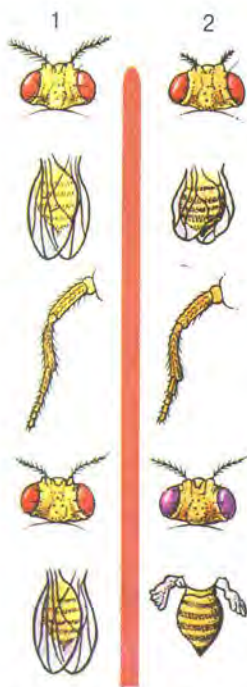


Рис. 67.
Мутации
у дрозофил:
1 – нормальные
особи;
2 – мутантные
особи

мутации, проявляясь в фенотипе, вызывают гибель организмов до момента рождения или завершения периода их развития. **Сублетальные мутации** снижают жизнеспособность организмов, приводя к гибели части из них (от 10 до 50 %), а **нейтральные** (от лат. *нейтралис* – не принадлежащий ни тому, ни другому) – в данных условиях не влияют на жизнеспособность организмов. Вероятность того, что возникшая вновь мутация окажется полезной, незначительна. Но в некоторых случаях, особенно при изменении условий среды обитания, нейтральные мутации могут оказаться для организма полезными.

В зависимости от характера изменений генетического аппарата различают мутации геномные, хромосомные и генные.

Геномные мутации связаны с кратным увеличением или уменьшением хромосомных наборов. Увеличение их количества, приводящее к **полиплоидии** (от греч. *полипλος* – многократный и *ейдос* – вид), наиболее часто наблюдается у растений, иногда у животных (преимущественно одноклеточных, реже – у многоклеточных, размножающихся вегетативно или партеногенетически).

Основная причина того, что полиплоидия у животных встречается редко, заключается в том, что этот тип мутаций нарушает функционирование хромосомного механизма определения пола: если количество половых хромосом превышает две, у организмов отмечаются нарушения в развитии и они или погибают, или неспособны к размножению. У большинства растений этого ограничения не существует, поскольку у них нет половых хромосом.

Полиплоидия может возникать разными путями: удвоением количества хромосом, не сопровождающимся последующим делением клетки; образованием гамет с неуменьшенным количеством хромосом в результате нарушения процесса мейоза. Причиной полиплоидии также может быть слияние неполовых клеток или их ядер.

Полиплоидия приводит к увеличению размеров организмов, интенсификации процессов их жизнедеятельности и повышению продуктивности (рис. 68). Это объясняется тем, что интенсивность биосинтеза белков зависит от количества гомологичных хромосом в ядре: чем их больше, тем больше за единицу времени образуется молекул белка каждого вида. Однако полиплоидия может сопровождаться снижением плодovitости вследствие нарушения процесса мейоза: у



Рис. 68.
Геномные мутации у паслена черного:
1 – диплоидная форма, $2n=36$;
2 – тетраплоидная, $4n=72$;
3 – гексаплоидная, $6n=108$;
4 – октоплоидная, $8n=144$



Рис. 69.
Геномная мутация
у томатов:

1 – гаплоидная
форма, $1n=12$;
2 – диплоидная,
 $2n=24$



Рис. 70.
Аномалии
человека,
возникшие
в результате
хромосомной
мутации
(появление третьей
хромосомы в 15-й
паре)

полиплоидных организмов могут образовываться гаметы с разным количеством наборов хромосом (особенно у организмов с нечетным количеством наборов хромосом – $3n$, $5n$ и т.д.). Как правило, такие гаметы не способны сливаться.

Полиплоидия играет важную роль в эволюции растений как один из механизмов образования новых видов. Ее используют в селекции растений при выведении новых высокопродуктивных сортов (например, мягкой пшеницы, сахарной свеклы, садовой земляники др.).

Мутации, связанные с уменьшением количества наборов хромосом, приводят к прямо противоположным последствиям (рис. 69): гаплоидные формы по сравнению с диплоидными имеют меньшие размеры, у них снижены продуктивность и плодовитость. В селекции такой тип мутаций используют для получения форм, гомозиготных по всем генам: сначала получают гаплоидные формы, а затем количество хромосом удваивают.

Хромосомные мутации связаны с изменениями количества отдельных гомологичных хромосом или в их строении. Изменение количества гомологичных хромосом по сравнению с нормой оказывает значительное влияние на фенотип мутантных организмов (рис. 70). При этом отсутствие одной или обеих гомологичных хромосом влияет более отрицательно на процессы жизнедеятельности и развитие организма, чем появление дополнительной хромосомы. Например, зародыш человека с хромосомным набором 44 аутосомы (A) + X-хромосома развивается в женский организм, имеющий значительные отклонения в строении и жизненных функциях (крыловидная складка кожи на шее, врожденные нарушения формирования костей, кровеносной и мочеполовой систем). Зародыши же с хромосомным набором $44A + XXX$ -хромосомы развиваются в женский организм, лишь незначительно отличающийся от нормального.

Появление третьей хромосомы в 21-й паре вызывает болезнь Дауна, которая сопровождается нарушением умственного развития, меньшей продолжительностью жизни (как правило, не более 30 лет), уменьшением размеров головы, плоским лицом, косым разрезом глаз и другими признаками.

Возможны и различные варианты перестройки строения хромосом: потеря участка, выпадение или удвоение участка хромосом, изменение последовательности генов в хромосоме и некоторые другие.

При потере участка хромосома становится короче и лишается некоторых генов. В результате такой мутации у гетерозиготных организмов в фенотипе могут проявляться рецессивные аллели, расположенные в участке, гомологичном потерянному. В других случаях в хромосому встраивается дополнительный фрагмент, принадлежавший гомологичной хромосоме. Такой тип мутаций проявляется в фенотипе организмов редко.

При хромосомных перестройках, связанных с изменением последовательности расположения генов, участок хромосомы, образовавшийся в результате двух разрывов, переворачивается на 180° и с помощью ферментов вновь в нее встраивается. Такой тип мутаций часто не влияет на фенотип, поскольку количество генов в хромосоме остается неизменным.

Встречается также обмен участками между хромосомами разных пар, а также встраивание в определенный участок хромосомы несвойственного ей фрагмента.

Общей причиной мутаций, связанных с изменением строения и числа хромосом, может быть нарушение процесса мейоза, в частности, конъюгации гомологичных хромосом. Например, гомологичные хромосомы не расходятся после конъюгации и попадают в одну из образовавшихся гамет, тогда как другие их лишены, то есть формируются половые клетки с разными хромосомными наборами.

Генные мутации – это стойкие изменения отдельных генов, вызванные нарушением последовательности нуклеотидов в молекулах нуклеиновых кислот (выпадение или добавление отдельных нуклеотидов, замена одного нуклеотида другим). Это наиболее распространенный тип мутаций, который может затрагивать любые признаки организма и длительное время передаваться из поколения в поколение.

Различные аллели имеют разную степень способности к изменению структуры: различают **стойкие аллели**, мутации которых наблюдаются относительно редко, и **нестойкие**, мутации которых происходят значительно чаще.

Генные мутации могут быть **доминантными**, **субдоминантными** (проявляющимися частично) и **рецессивными**. Большинство генных мутаций рецессивны, они проявляются только в гомозиготном состоянии и поэтому выявить их довольно сложно.

В естественных условиях мутации отдельных аллелей наблюдаются достаточно редко, но поскольку организмы имеют большое число генов, то и общее ко-

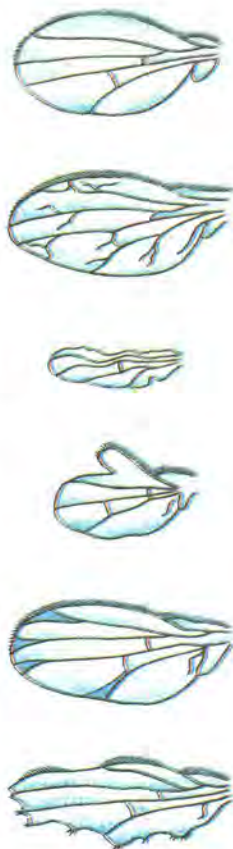


Рис. 71.
Генные мутации
у дрозофилы
(изменения формы
крыльев
и жилкования)

личество мутаций также велико. Например, подсчитано, что у дрозофилы приблизительно 5% гамет несут разнообразные мутации (рис. 71).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какой тип изменчивости называют наследственной? 2. Что общего и отличного между комбинативной и мутационной изменчивостью? 3. Что такое мутации? Какие свойства присущи мутациям? 4. Какие типы мутаций вам известны? 5. Что такое геномные мутации? 6. Какие виды хромосомных мутаций вам известны? 7. Что такое генные мутации? С чем связан этот тип мутаций?

ПОДУМАЙТЕ

Почему мутации, связанные с кратным уменьшением хромосомного набора, оказывают более отрицательное влияние на жизнеспособность организмов по сравнению с мутациями, приводящими к кратному его увеличению?

§17 ПРИЧИНЫ МУТАЦИЙ. ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

ВСПОМНИТЕ

Каковы свойства генетического кода? Что такое алкалоиды? Что изучает систематика?

Причины мутаций длительное время оставались невыясненными. И только в 1927 году сотрудник Т.Х. Моргана – Г. Меллер установил, что мутации можно вызывать искусственно. Действуя рентгеновскими лучами на дрозофил, он наблюдал у них разнообразные мутации. Факторы, способные вызывать мутации получили название **мутагенных**.

Какие известны группы мутагенных факторов? По происхождению они бывают физическими, химическими или биологическими. Среди **физических мутагенов** наибольшее значение имеют ионизирующие излучения, в частности рентгеновское. Проходя через живое вещество, рентгеновские лучи выбивают электроны из внешней оболочки атомов или молекул, в результате чего те становятся заряженными положительно, а выбитые электроны продолжают этот процесс, вызывая химические преобразования различных соединений живых организмов. К физическим мутагенам относятся также ультрафиолетовые лучи, повышенная температура и другие факторы.

Ультрафиолетовые лучи, как и рентгеновские, в облученных клетках влияют на химические реакции, вызывающие мутации, как правило, генные и реже – хромосомные. Высокая температура может увеличить

Мутагены,
вызывающие
мутации

→ химические

→ физические

→ биологические

количество генных мутаций, а повышение ее до верхнего предела выносливости организмов – и хромосомных мутаций.

Химические мутагены были открыты позднее физических. Значительный вклад в их изучение внесла украинская школа генетиков, возглавляемая академиком С.М. Гершензоном. Известно множество химических мутагенов и ежегодно открываются все новые и новые. Например, алкалоид колхицин разрушает веретено деления, что приводит к удвоению количества хромосом в клетке. Газ иприт, используемый как химическое оружие, повышает частоту мутаций у экспериментальных мышей в 90 раз. Химические мутагены способны вызывать мутации всех типов.

К **биологическим мутагенам** относят вирусы. Установлено, что в клетках, пораженных вирусами, мутации наблюдаются значительно чаще, чем в здоровых. Вирусы вызывают как генные, так и хромосомные мутации, вводя определенное количество собственной генетической информации в генотип клетки-хозяина. Считается, что эти процессы играли важную роль в эволюции прокариот, поскольку вирусы могут переносить генетическую информацию между клетками различных видов (рис. 72).

Спонтанные (непроизвольные) мутации возникают без заметного влияния мутагенных факторов, например, как ошибки при воспроизведении генетического кода. Их причины еще окончательно не выяснены. Ими могут быть: естественный радиационный фон, космические лучи, достигающие поверхности Земли, и другие причины.

Какие антимутационные механизмы существуют в организме? Живые организмы способны определенным образом защищать свои гены от мутаций. Например, большинство аминокислот закодировано не одним, а несколькими триплетами; многие гены в генотипе повторяются. Защитой от мутаций также служит удаление измененных участков из молекулы ДНК: с помощью ферментов образуются два разрыва, мутировавший участок удаляется, а на его место встраивается участок с присущей этой части молекулы последовательностью нуклеотидов.

Каковы общие свойства мутаций? Способность к мутациям присуща всем живым организмам. Они возникают внезапно, а вызванные мутациями изменения, устойчивы и могут наследоваться. Мутации могут быть вредными, нейтральными или, очень редко,



Сергей
Михайлович
Гершензон
(1906–1998)

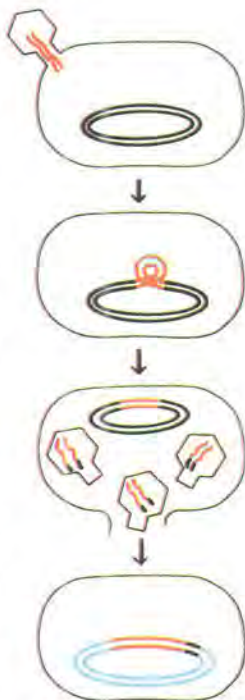


Рис. 72.
Вирус,
вызывающий
изменения
генотипа
бактериальной
клетки

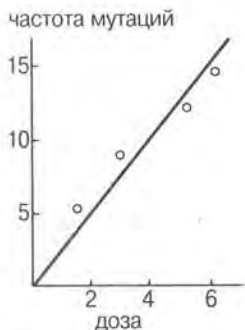


Рис. 73.
График
зависимости
частоты мутаций
у дрозофилы
от дозы
рентгеновского
излучения



Николай Иванович
Вавилов
(1887–1943)

полезными для организма. Мутагены универсальны, то есть они могут вызывать мутации у любого вида организмов. В отличие от модификаций, мутации не имеют определенной направленности: один и тот же мутагенный фактор, действующий с одинаковой интенсивностью на идентичные в генетическом отношении организмы (например, однояйцовых близнецов), может вызывать у них различные типы мутаций. Вместе с тем, различные мутагены могут вызывать у далеких в генетическом отношении организмов одинаковые наследственные изменения. *Степень выраженности мутационных изменений в фенотипе не зависит от интенсивности и продолжительности действия мутагенного фактора.* Так, слабый мутагенный фактор, действующий непродолжительное время, иногда способен вызвать более значительные изменения в фенотипе, чем более сильный. Однако с увеличением интенсивности действия мутагенного фактора частота мутаций возрастает до определенного уровня (рис. 73).

Для всех мутагенных факторов не существует *нижнего порога* их действия, то есть такого предела, ниже которого они не способны вызывать мутации. Это свойство мутагенных факторов имеет важное теоретическое и практическое значение, поскольку свидетельствует о том, что генотип организмов необходимо защищать от всех мутагенных факторов, какой бы низкой ни была интенсивность их действия.

Различные виды живых организмов и даже разные особи одного вида неодинаково чувствительны к действию мутагенных факторов. Так, взрослые особи некоторых групп членистоногих (например, скорпионов, многоножек-кивсяков) способны выдерживать дозы радиации до 100 000 рад (1 рад = 1,07 рентгена), а для того, чтобы убить клетки некоторых бактерий необходима доза около 1 000 000 рад. Для человека смертельной считается доза в 700 рад. При этом, на ранних этапах развития организмов их чувствительность к мутагенным факторам выше, чем у взрослых особей. Так, доза в 200 рад способна убивать зародыши комаров, тогда как взрослые насекомые сохраняют жизнеспособность при дозах свыше 10 000 рад.

Каково значение мутаций в природе и жизни человека? Мутации являются основным источником наследственной изменчивости — фактора эволюции организмов. Благодаря мутациям появляются новые аллели (их называют мутантными). Большинство мутаций вредны для живых существ, поскольку они

снижают их приспособленность к условиям обитания. Однако нейтральные мутации при определенных изменениях окружающей среды могут оказаться полезными.

Мутации широко используются в селекции растений и микроорганизмов, так как они позволяют увеличить разнообразие исходного материала и тем самым повысить эффективность селекционной работы. Используют мутации и для разработки генетических методов борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйств, с кровососущими насекомыми.

В лабораторных условиях на самцов этих видов действуют мутагенными факторами (например, рентгеновскими лучами), влияющими на половые клетки. В результате этого самцы становятся неспособными к оплодотворению. Их выпускают в природу, где они спариваются с самками. Отложенные самками яйца оказываются нежизнеспособными. Таким образом, не загрязняя окружающей среды ядохимикатами, можно достаточно эффективно снижать численность вредителей сельского и лесного хозяйств и кровососущих видов.

В чем сущность закона гомологических рядов наследственной изменчивости? Закон гомологических рядов наследственной изменчивости, сформулировал выдающийся российский генетик и селекционер Н.И. Вавилов. Этот закон говорит о том, что *генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида или рода, можно предвидеть наличие форм с подобным сочетанием признаков в пределах близких видов или родов.* При этом, чем более тесные родственные связи между организмами, тем более схожи ряды их наследственной изменчивости. Эта закономерность, выявленная Н.И. Вавиловым у растений (рис. 74), оказалась универсальной для всех организмов. Генетической основой данного закона является то, что степень исторического родства организмов прямо пропорциональна количеству их общих генов. Поэтому и мутации этих генов могут быть сходными. В фенотипе это проявляется одинаковым характером изменчивости многих признаков у близких видов, родов и других таксонов.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости организмов объясняет направленность исторического развития родственных групп организмов. Опираясь на него и изучив наследственную изменчи-



Рис. 74.
Гомологические
ряды
наследственной
изменчивости
по окраске
и форме семян:
1 – вика;
2 – чечевица

вость близких видов, в селекции планируют работу по созданию новых сортов растений и пород животных с определенным набором наследственных признаков. В систематике организмов этот закон позволяет предвидеть существование неизвестных науке систематических групп (видов, родов и т.д.) с определенной совокупностью признаков, если формы с подобными сочетаниями признаков выявлены в близкородственных группах.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Каковы причины мутаций? 2. Какие факторы могут вызывать мутации? 3. В чем заключается биологическое значение мутаций? 4. Что такое спонтанные мутации? 5. Какие антимутационные механизмы известны у живых существ? 6. В чем заключается генетическая сущность закона гомологических рядов наследственной изменчивости?

ПОДУМАЙТЕ

Какие свойства отличают мутации от модификаций?

ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ И БИОТЕХНОЛОГИИ

§18 ЗАДАЧИ СОВРЕМЕННОЙ СЕЛЕКЦИИ. ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР И ЕГО ФОРМЫ

ВСПОМНИТЕ

Что такое порода животных, сорт растений, чистые линии, генотип?

Селекция (от лат. *селекцио* – выбор, отбор) – наука о теоретических основах и методах создания новых и усовершенствования существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов. Теоретической основой селекции является генетика и учение об искусственном отборе. Селекционер должен быть хорошо знаком с особенностями размножения, развития и физиологических процессов тех видов, с которыми он работает.

Каковы задачи современной селекции? Задачи современной селекции – это повышение продуктивности существующих, а также выведение новых, более продуктивных сортов культурных растений, пород домашних животных и штаммов полезных микроорганизмов, приспособленных к условиям современного сельского хозяйства и промышленности. Результаты селекционной работы используют при решении основной задачи сельского хозяйства – обеспечении макси-

мального производства пищевых продуктов при минимальных затратах.

Определяя задачи селекции, Н.И. Вавилов обращал внимание на то, что для улучшения качеств существующих и создания новых пород и сортов необходимо изучать и учитывать разнообразие исходного материала, наследственную изменчивость организмов, роль среды обитания в формировании фенотипа, закономерности наследования при гибридизации и определять формы искусственного отбора, которые будут использоваться в селекционной работе.

Особое значение для успеха селекционной работы имеет **генетическое разнообразие исходного материала**. Генофонд существующих пород домашних животных, сортов культурных растений, штаммов микроорганизмов значительно ограничен по сравнению с исходными видами предков. Поэтому ученые ищут интересующие их признаки среди диких видов, которые служат резервом для проведения селекционной работы. Это является одной из причин необходимости охраны генофонда диких видов организмов.

Что такое сорт растений, порода животных, штамм микроорганизмов? Породой животных или сортом растений называют совокупность особей одного вида (популяции) с определенными наследственными признаками (продуктивностью, морфологическими и физиологическими признаками), созданную человеком в результате искусственного отбора (рис. 75). **Штаммом** (от нем. *штамм* – ствол, семья) называют чистую культуру (то есть потомство одной клетки) микроорганизмов. От одной материнской клетки можно получить различные штаммы, отличающиеся своими свойствами: продуктивностью, чувствительностью к антибиотикам и другими. В отличие от природных популяций, порода, сорт или штамм не могут длительное время существовать без постоянного внимания к ним человека.

Для каждой породы, сорта или штамма характерна определенная реакция на условия среды обитания. Это означает, что их положительные качества могут проявиться только при определенной интенсивности действия факторов окружающей среды (условий содержания животных, приемов выращивания растений, культивирования микроорганизмов, определенных климатических факторов и др.). Породы животных и сорта растений, высокопродуктивные в одних географических зонах, не всегда пригодны для использования в других. Поэтому ученые в научно-исследовательских



1



2



3



4

Рис. 75.
Породы лошадей:
1, 2 – ездовые;
3 – тяжеловоз;
4 – скаковая

учреждениях всесторонне изучают свойства новых пород и сортов, проверяют их пригодность для использования в определенной климатической зоне, то есть осуществляют их районирование. **Районирование** – комплекс мероприятий, направленных на проверку соответствия свойств тех или иных пород или сортов условиям определенной природной зоны. Районирование является неперенным условием рационального использования пород и сортов на территории любой страны.

Какие основные методы применяют в селекции? Основные методы селекции – это искусственный отбор и гибридизация. Теорию искусственного отбора создал выдающийся английский ученый Ч. Дарвин.

Основные положения своей теории он изложил в работе «Происхождение видов путем искусственного отбора, или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь» и в дальнейшем развил в книге «Изменения домашних животных и культурных растений под влиянием одомашнивания». По мнению Ч. Дарвина, формирование пород и сортов началось с приручения человеком диких видов животных и выращивания диких видов растений. Он показал, что в основе значительного разнообразия пород и сортов лежит только небольшое количество видов диких предков. Таким образом, порода животных или сорт растений не являются самостоятельным видом, а только группой особей определенного вида (искусственная популяция), отличающейся от других подобных совокупностей определенными наследственными признаками. Развивая в различных направлениях признаки одного или нескольких видов диких предков, человек создал множество пород и сортов. Например, предками всех пород домашних собак (каких насчитывают свыше 400) считают несколько видов волков (рис. 77), а предком всех пород голубей (свыше 150) – скалистого голубя (рис. 76).

По Ч. Дарвину, механизм искусственного отбора таков. Среди множества животных или растений определенного вида человек подмечает отдельных особей, отличающихся от других состояниями признаков, заинтересовавших его, и отбирает их для дальнейшего размножения. Среди потомков отобранных производителей проводят отбор: особей, унаследовавших от родителей желательные для человека состояния признаков, отбирают для дальнейшего размножения. Таким образом из поколения в поколение желательное для человека состояние признака развивается все



1



2



3



4

Рис. 76.
Породы голубей:
1 – почтовый;
2 – дутыш;
3 – кинг;
4 – чайка

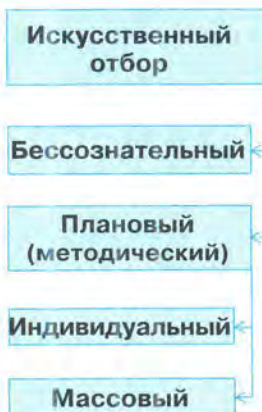


Рис. 77. Различные направления в селекции собак

больше, поскольку в качестве производителей отбирают особей, у которых оно наиболее выражено. Одновременно путем **гибридизации** человек может соединять в фенотипе потомков полезные для него признаки разных родительских форм. Отбор по определенным признакам, как правило, приводит к изменениям и некоторых других связанных с ними признаков, а со временем — и к значительной перестройке организмов, то есть к созданию нового сорта или породы.

Ч. Дарвин показал, что на начальных этапах создания культурных форм действовал бессознательный отбор. Предоставляя преимущества при размножении определенным особям, человек не ставил перед собой задачи вывести новые породы и сорта, не применял различные системы скрещивания и типы искусственного отбора. Только со второй половины XVIII столетия бессознательная форма искусственного отбора постепенно сменилась плановой (методической). То есть начали специально подбирать родительские пары, применять различные варианты скрещивания и производить плановый отбор среди полученного потомства по определенным признакам. Это позволило выводить породы или сорта с заранее запланированными свойствами.

Таким образом, **искусственный отбор** — это выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном отношении животных, растений, микроорганизмов для получения от них потомков с желательными состояниями признаков. Искусственный отбор — важный элемент любой селекционной работы. Он



необходим не только для выделения лучших по своим показателям форм и сохранения достигнутых результатов, но и для их дальнейшего усовершенствования.

Как уже отмечалось, необходимым условием эффективного искусственного отбора является разнообразие исходного материала. Его увеличению способствует использование в селекционной работе производителей разного географического происхождения, влияние разнообразных факторов, в частности мутагенных. Если разнообразие исходного материала незначительно, искусственный отбор оказывается малоэффективным.

Для самооплодотворяющихся или самоопыляющихся организмов искусственный отбор будет эффективным до тех пор, пока из исходной, неоднородной по генетическому составу группы особей не будут выделены чистые линии. Дальнейший отбор в чистых линиях организмов, гомозиготных по большинству генов, результатов практически не дает, а источником наследственных изменений у них могут быть только мутации.

В своем классическом эксперименте датский генетик В. Иоганнсен от разных растений фасоли отобрал две группы семян: с наибольшей и наименьшей массой. В пределах каждой из этих чистых линий (фасоль – самоопыляющееся растение) он проводил отбор соответственно на увеличение или уменьшение массы семян. В обоих случаях на протяжении шести поколений отбор не дал заметных результатов.

Признаки или их состояния, отбираемые человеком, не всегда оказываются полезными для самих организмов: созданные породы и сорта часто не способны к самостоятельному существованию и требуют постоянной заботы человека. Например, сложно представить, каким образом могут спастись от хищников в природе мясные породы крупного рогатого скота с массивным телом и короткими ногами или петух с очень длинным хвостом (рис. 78, 79). В процессе искусственного отбора модификационная изменчивость организмов возрастает, а их общая жизнеспособность снижается. На породу или сорт, созданные человеком, одновременно действует и весь комплекс факторов окружающей среды (например, климатические, влияние других организмов и пр.). Поэтому человек должен создавать условия, наиболее благоприятные для развития тех или иных признаков или их состояний.

Искусственный отбор осуществляют в двух формах: массовой или индивидуальной. При **массовом**

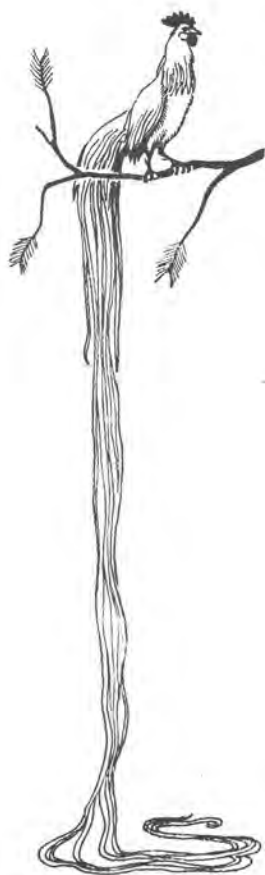


Рис. 78.
Признак
(длинный хвост),
не приносящий
пользы животному

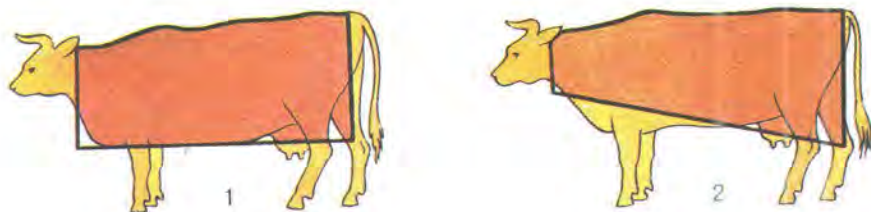


Рис. 79. Направления селекции крупного рогатого скота:
1 – мясное; 2 – молочное

отборе из исходного материала отбирают особей с особенностями фенотипа, которые интересуют селекционеров. Хотя массовый отбор прост в применении и дает неплохие результаты, он имеет и ряд недостатков. Группы особей, сходных по фенотипу, могут оказаться генотипно разнородными (например, гомозиготными по доминантным аллелям или гетерозиготными). Это обязательно будет влиять на эффективность отбора: при скрещивании между собой гетерозиготных организмов у первого поколения гибридов изменения признаков в желательную для селекционеров сторону могут происходить достаточно быстро, но по мере накопления гомозиготных особей эффективность отбора будет снижаться.

Лучшие результаты дает **индивидуальный отбор**, когда для дальнейшего размножения оставляют особей на основании изучения как их фенотипа, так и генотипа. О наследственном материале этих организмов можно узнать, изучая их родословные, с помощью анализирующих скрещиваний и других методов.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое селекция? Каковы задачи современной селекции?
2. Что такое искусственный отбор? 3. Что такое порода животных, сорт растений, штамм микроорганизмов? 4. Что такое районирование? Для чего его осуществляют? 5. Кто автор теории искусственного отбора и каковы ее основные положения? 6. От чего зависит эффективность искусственного отбора? 7. В каких формах проводят искусственный отбор?

ПОДУМАЙТЕ

Почему индивидуальный отбор, как правило, более эффективен, чем массовый?

Почему порода животных, сорт растений или штамм микроорганизмов не могут длительное время существовать без постоянного внимания к ним человека?

§19 СИСТЕМЫ СКРЕЩИВАНИЙ ОРГАНИЗМОВ И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

ВСПОМНИТЕ

Что такое летальные и сублетальные аллели, гомозигота и гетерозигота? В чем суть явления расщепления?

Что такое гибридизация и каковы ее формы?

Эффективность селекции зависит не только от формы искусственного отбора, но и от правильного подбора родительских пар производителей и применения той или иной системы скрещивания организмов – гибридизации.

Гибридизация – процесс получения потомства, основанный на объединении генетического материала различных клеток или организмов. Гибриды образуются в результате полового процесса или путем объединения неполовых клеток. В последнем случае ядра таких гибридных клеток могут сливаться или же оставаться обособленными (рис. 80).

Какие существуют системы гибридизации организмов? Гибридизация возможна как в пределах одного вида (**внутривидовая**), так и между особями различных видов или даже родов (**межвидовая**, или **отдаленная**). Внутривидовое скрещивание бывает близкородственным и неродственным.

Близкородственное скрещивание – это гибридизация организмов, имеющих непосредственных общих предков. В зависимости от степени генетической общности близкородственное скрещивание может быть более или менее тесным. Наиболее тесные формы близкородственного скрещивания наблюдаются среди самоопыляющихся растений и гермафродитных животных, для которых характерно самооплодотворение. У организмов с перекрестным оплодотворением наиболее тесные формы близкородственного скрещивания наблюдаются при спаривании братьев с сестрами, родителей с их потомками.

Вследствие близкородственного скрещивания с каждым последующим поколением гибридов повышается их гомозиготность. Это объясняется тем, что чем больше генетическое сходство родительских форм, тем выше вероятность соединения в генотипе потомков одних и тех же аллелей различных генов. У самоопыляющихся растений уже в 10-м поколении возникает почти полная гомозиготность (до 99,9%), а при скрещивании братьев с сестрами или родителей с потом-

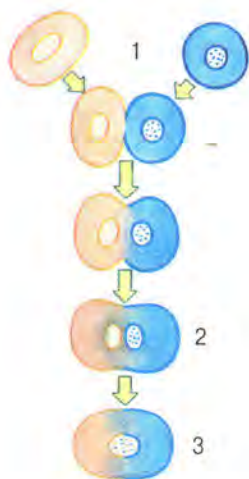


Рис. 80.
Схема образования гибридной клетки:
1 – родительские клетки;
2 – образование двухъядерной клетки;
3 – слияние ядер гибридной клетки

ками подобный результат может быть достигнут после 20-го поколения. Однако 100%-ной гомозиготности по всем генам достичь не удастся, поскольку ее нарушают возникающие мутации.

Биологическим следствием близкородственного скрещивания является ослабление или даже вырождение потомков (рис. 81). Это объясняют повышенной вероятностью перехода в гомозиготное состояние рецессивных летальных или сублетальных аллелей, в результате чего они могут проявиться в фенотипе. Таким образом, тесное близкородственное скрещивание часто приводит к появлению потомков с различными наследственными аномалиями.

Последствия близкородственного скрещивания были известны человеку издавна. Например, приблизительно 20% людей-альбиносов являются потомками от близкородственных браков. У человека известно несколько рецессивных летальных аллелей, способных в гомозиготном состоянии привести к смерти. Поэтому браки между близкими родственниками у многих народов считались нежелательными или же вообще запрещались религией или законами.

В селекции близкородственное скрещивание используют для получения чистых линий. Такое скрещивание позволяет перевести в гомозиготное состояние аллели, определяющие ценные для селекционеров состояния признаков.



Типы
гибридизации,
применяемые
в селекции

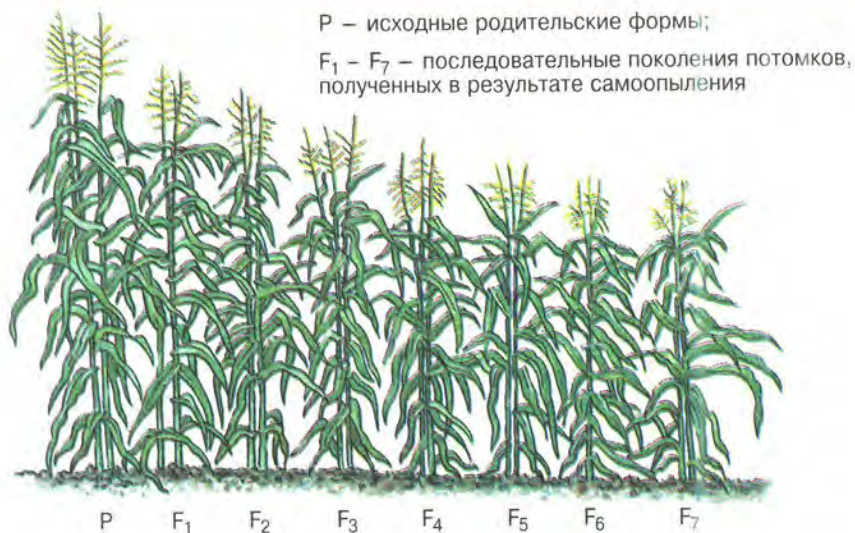


Рис. 81. Вырождение кукурузы в результате близкородственного скрещивания



Рис. 82.
Явление гетерозиса
у львиного зева:
1 – чистая линия
с нормальными
листьями;
2 – чистая линия
с узкими листьями;
3 – гетерозисный
гибрид

Неродственное скрещивание – *гибридизация организмов, не имеющих тесных родственных связей, то есть представителей разных линий, сортов или пород одного вида*. Неродственными считают особей, у которых общие предки отсутствуют как минимум на протяжении последних шести поколений. Неродственное скрещивание применяют для соединения в потомках ценных качеств, присущих представителям разных линий, пород или сортов. По своим генетическим последствиям неродственное скрещивание прямо противоположно родственному. При неродственном скрещивании с каждым последующим поколением повышается гетерозиготность потомков. Это объясняется тем, что с уменьшением степени родства организмов возрастает вероятность наличия у них разных аллелей определенных генов.

В случае неродственного скрещивания часто наблюдается явление гетерозиса, или «гибридной силы» (рис. 82). **Гетерозис** (от греч. *гетеро* – инос, *озис* – изменение, перевоплощение) – явление, при котором первое поколение гибридов, полученное в результате неродственного скрещивания, имеет повышенные жизнеспособность и продуктивность по сравнению с исходными родительскими формами. У гетерозисных форм сублетальные и летальные рецессивные аллели переходят в гетерозиготное состояние и их неблагоприятное влияние не проявляется в фенотипе. Кроме того, в генотипе гибридных особей могут соединяться благоприятные доминантные аллели обоих родителей. Вследствие этого может наблюдаться явление взаимодействия доминантных аллелей неаллельных генов.

Наиболее отчетливо гетерозис проявляется в первом поколении гибридов. В последующих же поколениях, благодаря расщеплению признаков и переходу части генов в гомозиготное состояние, эффект гетерозиса ослабевает и к восьмому поколению сходит на нет. У растений эффект гетерозиса можно закрепить вегетативным размножением, удвоением числа хромосом или партеногенезом. Гетерозис может больше сказаться на одних признаках гибридной особи, не затрагивая других.

Явление гетерозиса широко применяют в сельском хозяйстве, поскольку оно позволяет значительно повысить продуктивность (например, у кукурузы – на 20–25%). Эффект гетерозиса хорошо прослеживается у овощных культур (лука, томатов, огурцов, баклажанов, свеклы и др.). В животноводстве скрещивание

между разными породами ускоряет рост и половое созревание потомков, улучшает качество мяса, молока и т.д.

Так, в результате скрещивания яйценоских пород кур между собой (например, леггорнов с австралорнами) продуктивность гибридов возросла на 20–25 яиц в год. У бройлеров (гибридные цыплята мясных пород) гетерозис проявляется в ускорении роста и улучшении качества мяса.

Отдаленная гибридизация. Перспективным методом селекционной работы является отдаленная гибридизация. Это скрещивание особей, принадлежащих к различным видам и даже родам, с целью соединения в генотипе гибридных потомков их ценных наследственных признаков. С помощью отдаленной гибридизации созданы гибриды пшеницы и пырея, отличающиеся высокой продуктивностью (до 300–450 ц/га зеленой массы) и устойчивостью к полеганию; пшеницы и ржи и другие гибриды. Известны межвидовые гибриды и среди плодово-ягодных культур (например, малины и ежевики, сливы и терна).

В животноводстве также выведены многочисленные межвидовые гибриды. Хорошо известен гибрид лошади и осла – мул, отличающийся значительной силой, выносливостью и большей продолжительностью жизни по сравнению с родительскими видами. Подобными свойствами характеризуется и гибрид одногорбого и двугорбого верблюдов. Гибрид белуги и стерляди – бестер – характеризуется быстрым ростом и высокими вкусовыми качествами мяса.

Однако селекционеры часто сталкиваются с проблемой бесплодия межвидовых гибридов, гаметы которых обычно не созревают. Даже при условии одинакового количества хромосом в кариотипах родительских форм, их хромосомы могут отличаться размерами и особенностями строения и поэтому не способны конъюгировать в процессе мейоза. Особенно усложняется ход мейоза при условии разного количества хромосом в кариотипе родительских форм.

Как можно преодолеть бесплодие межвидовых гибридов? Впервые методику преодоления бесплодия межвидовых гибридов у растений разработал в 1924 году Г.Д. Карпеченко на примере гибрида капусты и редьки. Этот гибрид по своему фенотипу занимал промежуточное положение между соответствующими фенотипами родительских форм (рис. 83). Хотя капуста и редька – представители различных родов семейства Капустные (Крестоцветные), количе-

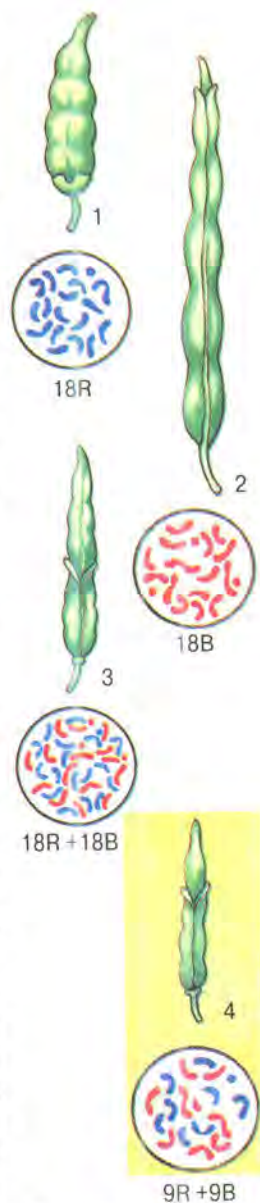


Рис. 83. Преодоление бесплодия межвидового капустно-редечного гибрида: диплоидные редька (1) и капуста (2); тетраплоидный (3) и диплоидный (4) капустно-редечные гибриды



Рис. 84. Як



ство хромосом у них одинаковое ($2n=18$). Однако созданный Г.Д. Карпеченко гибрид оказался бесплодным, поскольку в процессе мейоза «капустные» и «редечные» хромосомы не конъюгировали между собой. Тогда ученый удвоил количество хромосом гибрида ($4n = 36$). Таким образом, в ядрах неполовых клеток гибридов было по два полных набора хромосом родительских форм. В результате процесс мейоза у такой тетраплоидной формы проходил нормально: «капустные» хромосомы каждой пары конъюгировали с «капустными», а «редечные» — с «редечными». В каждую из гамет всегда попадало по одному гаплоидному набору хромосом редьки и капусты.

Если в селекции растений стерильность межвидовых гибридов еще можно преодолеть, то в селекции животных решить эту проблему значительно сложнее. Только в отдельных случаях у межвидовых гибридов животных один или оба пола являются плодовитыми. Так, у гибрида яка (домашнее животное высокогорных районов Центральной Азии; рис. 84) с крупным рогатым скотом самцы бесплодны, тогда как самки — плодовиты, а мулы вообще не способны размножаться.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое гибридизация? Какие организмы называют гибридами?
2. Что такое близкородственное скрещивание и каковы его генетические и биологические последствия? С какой целью его применяют в селекционной работе?
3. Что такое неродственное скрещивание и каковы его генетические последствия?
4. Что такое гетерозис? Каковы его причины?
5. Что такое отдаленная гибридизация? Для чего ее применяют?
6. Как можно преодолеть бесплодие межвидовых гибридов?

ПОДУМАЙТЕ

Почему бесплодие межвидовых гибридов у животных невозможно преодолеть путем создания полиплоидных форм?

§ 20 ЦЕНТРЫ РАЗНООБРАЗИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ. РАЙОНЫ ОДОМАШНИВАНИЯ ЖИВОТНЫХ

ВСПОМНИТЕ

Какое значение для селекционной работы имеет разнообразие исходного материала?

Первые попытки окультуривания растений и приручения животных человек предпринял еще 20–30 тыс. лет тому назад, однако массовый характер они приобрели только последние 4–6 тыс. лет.

Какие известны центры происхождения и разнообразия культурных растений?

Центры происхождения и разнообразия культурных растений установил и исследовал Н.И. Вавилов. Под его руководством в 20–30-х годах XX столетия были осуществлены многочисленные экспедиции в различные регионы планеты. Они позволили установить, что для различных видов культурных растений существуют свои центры разнообразия (рис. 85, 86, 88). Н.И. Вавиловым был сделан вывод, что центры разнообразия культурных растений являются одновременно и центрами их происхождения. Родственные связи культурных растений с дикими видами устанавливают на основании всестороннего сравнительно-морфологического анализа, в первую очередь, кариотипа, а также биохимических и физиологических исследований.

Выявление центров происхождения и разнообразия культурных растений подсказало ученым, где именно следует искать исходный материал для селекционной работы. Благодаря экспедициям Н.И. Вавилова была создана уникальная коллекция семян приблизительно 1 600 видов культурных растений, с успехом используемая в селекционной работе и ныне.

Н.И. Вавилов выделил 7 основных центров разнообразия и происхождения культурных растений (рис. 87):

1. **Южноазиатский тропический** (тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, острова Юго-Восточной Азии): родина риса, сахарного тростника, огурцов, нескольких видов цитрусовых, бананов, многих других плодовых и овощных культур;

2. **Восточноазиатский** (Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань): родина сои, гречихи, редьки, яблони, груши, сливы, шелковицы, нескольких видов проса, некоторых цитрусовых;

3. **Южно-Западноазиатский** (Малая и Средняя Азия, Кавказ, Иран, Афганистан, Северо-Западная Индия): родина гороха, чечевицы, нескольких видов мягкой пшеницы, ржи, ячменя, овса, некоторых других зерновых и бобовых, моркови, лука, хлопчатника, льна, винограда, абрикоса, груши, миндаля, грецкого ореха и других плодовых культур;

4. **Средиземноморский** (страны, расположенные вдоль побережья Средиземного моря): родина сахарной свеклы, капусты, маслин, некоторых кормовых культур (клевера, люпина и др.);

5. **Абиссинский** (Абиссинское нагорье, часть Аравийского полуострова): родина твердой пшеницы, особой формы ячменя, зернового сорго, кофейного дерева, одного вида бананов и других растений;



Рис. 85.
Растения,
родина которых –
Азия



Рис. 86.
Растения, родина
которых – Америка

6. Центральноамериканский (Южная Мексика и острова Карибского моря): родина кукурузы, красного перца, фасоли, тыквы, табака, какао, длиннолопчатника и других растений;

7. Южноамериканский (Андийский) (часть Анд вдоль Тихоокеанского побережья Южной Америки): родина картофеля, томатов, арахиса, ананаса, хинного дерева и других растений.

Исследования показали, что дикие предки одних культурных растений в природе не известны (например, лук репчатый), а других и сейчас встречаются в природных экосистемах (например, дикая капуста). Некоторые культурные растения созданы человеком путем отдаленной гибридизации (например, рапс – гибрид, полученный путем скрещивания капусты и сурепки). В зависимости от цели выращивания культурных растений, количество видов которых превышает 25 000, различают пищевые, лекарственные, технические (например, масличные, эфиромасличные, крохмальные), кормовые, декоративные и многие другие. Благодаря селекционной работе выведено большое количество сортов культурных растений (пшениц – свыше 4 000 сортов, тюльпанов – около 8 000). Ученые считают, что одними из первых окультурили кукурузу, тыкву, кокосовую пальму, ячмень, пшеницу, лук, рис, горох посевной.

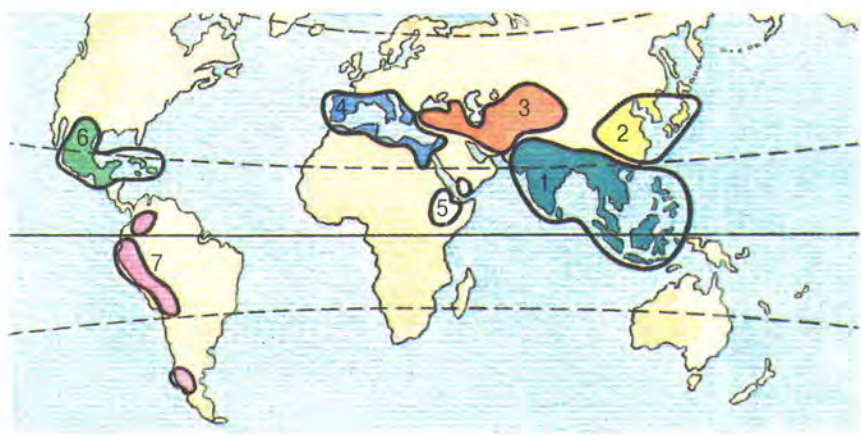


Рис. 87. Центры разнообразия и происхождения культурных растений (по Н.И. Вавилову): 1 – Южноазиатский тропический; 2 – Восточноазиатский; 3 – Южно-Западноазиатский; 4 – Средиземноморский; 5 – Абиссинский; 6 – Центральноамериканский; 7 – Южноамериканский

Хотя земледелие на территории Украины развивается свыше 5 тысячелетий, почти все культурные растения, которые у нас выращивают, происходят из других стран, но множество их новых сортов выведены именно в нашей стране.

Какие известны районы одомашнивания и происхождения пород домашних животных?

Районы одомашнивания и происхождения пород домашних животных связаны с древними центрами земледелия, но определить места происхождения домашних животных значительно труднее, чем культурных растений. Это связано со способностью животных к передвижению, а также изменением области распространения на протяжении исторического развития видов. Одомашнивание могло происходить в любом месте первичного ареала, а дальнейшее распространение пород было связано не с природной средой обитания, а с деятельностью человека. Большинство домашних животных были приручены 8–10 тыс. лет тому назад. Их предки, как правило, вели стадный образ жизни, что способствовало приручению диких животных. Во время одомашнивания в строении и жизненных функциях домашних животных, их поведении произошли значительные изменения.

Одной из первых (10–15 тыс. лет тому назад) приручили собаку, которую человек вначале использовал для своей защиты и как помощника на охоте. Считают, что собака была одомашнена в нескольких местах Евразии, а ее предками были некоторые виды волков (рис. 77). Ныне известно свыше 400 пород собаки домашней, селекцию которой осуществляют в нескольких основных направлениях: служебные, охотничьи, декоративные породы. Значительно позднее (около 5 000 лет тому назад) на территории Древнего Египта для защиты запасов зерна от грызунов приручили кошку. Ее предком была дикая ливийская кошка.

От охоты на диких животных и собирания съедобных растений первобытный человек перешел к животноводству и земледелию. Кочевые и оседлые племена для собственных нужд приручали те или иные виды диких животных.

Одним из первых объектов животноводства были овцы и козы (приручены 9–10 тыс. лет тому назад). Овцеводство возникло в горных районах Греции, Кавказа, Малой и Средней Азии. Предки домашней овцы – дикие виды (архар и муфлон), обитающие и ныне в районах ее одомашнивания. Домашних овец разводят ради овчины, шерсти (руна), мяса и молока. Известно



Рис. 88.
Растения,
родина которых –
Средиземноморье



1



2

Рис. 89.
Породы овец:
1 – асканийская;
2 – каракульская



Рис. 90.
Тарпан



Рис. 91.
Лошадь
Пржевальского



Рис. 92.
Тур

около 600 пород домашней овцы, среди которых различают тонкорунные, шерстные, мясо-сальные, шубные и другие породы. В Украине, в частности, разводят асканийскую, цигейскую, каракульскую, горнокарпатскую породы овец (рис. 89). Домашних коз разводят с теми же целями, что и овец. Их предками считают некоторые виды диких козлов (безоаровый козел и др.). Известно свыше 50 пород коз (молочные, пуховые и др.).

Среди первых прирученных человеком животных была и лошадь. Ее предком считают дикую лошадь – тарпана, обитавшую ранее в лесостепной зоне Европы и Казахстана. Однако этот вид был полностью истреблен человеком до конца XIX столетия (рис. 90).

Надо заметить, что считавшаяся ранее предком домашней лошади лошадь Пржевальского таковой на самом деле не является, поскольку они имеют разные наборы хромосом (рис. 91).

Лошадь вначале приручили ради кожи, мяса и молока и только после стали использовать как транспортное средство. В наше время известно около 200 пород лошадей, среди которых различают верховых, упряжных и других (рис. 75).

Предком крупного рогатого скота был дикий бык – тур, обитавший на территории лесостепной и степной зон Евразии (последнее животное этого вида уничтожено в 1627 году в Польше) (рис. 92). Считают, что тур приручен около 4 тыс. лет тому назад в Древней Греции. Выведено свыше 250 пород крупного рогатого скота, которые разводят ради мяса, молока, кожи и как тягловую силу. Основные направления селекции – создание молочных (черно-пестрая, красная степная), мясных (герефордская), мясо-молочных (симментальская, лебединская) пород крупного рогатого скота.

Дикую свинью (кабана), обитающую в различных регионах Евразии, приручили 5–9 тыс. лет тому назад. От своего дикого предка домашняя свинья отличается большей плодовитостью, а новорожденные поросята не имеют полосатой окраски. Разнообразные породы домашней свиньи (большую белую, украинскую степную белую, миргородскую, беркширскую и др.) человек разводит ради мяса, сала и кожи. Насчитывают более 100 пород домашней свиньи.

Человек приручил также различные виды птиц. Так, домашние куры происходят от диких банкивских и красных кур, прирученных 5–6 тыс. лет тому назад на территории Южной и Юго-Восточной Азии (рис. 93). В зависимости от направлений селекционной работы различают яйценоские (леггорн, русская белая),

мясные (корниш) и мясо-яичные (загорская, плимут-рок, родайленд) породы кур (рис. 94). Индейские племена Центральной Америки приблизительно 2 тыс. лет тому назад приручили других представителей отряда Курообразные – индеек (предок – дикая индейка) (рис. 95). Индеек, как и кур, разводят ради мяса, яиц и пуха. Домашняя утка происходит от дикой утки – кряквы. Разнообразные породы домашних уток (украинскую, московскую, пекинскую и т.д.) разводят ради мяса, яиц и пуха. Почти одновременно с уткой (около 4 тыс. лет тому назад) человек приручил серого гуся. В настоящее время человек пытается одомашнить перепелов, куропаток, фазанов и других птиц.

Разнообразные породы золотых рыбок выведены в Китае от серебристого карася почти 5 тыс. лет тому назад. Предком карпа был сазан, который, как и серебристый карась, обитает в водоемах Евразии. Человек искусственно разводит радужную форель, осетров, американского канального сома и других рыб.*

Свыше 5 тыс. лет тому назад в Китае возникло шелководство. Сейчас тутовый шелкопряд является домашним насекомым и в диком состоянии в природе не встречается. Почти в то же время в тропических и субтропических регионах Евразии возникло и пчеловодство. Медоносная пчела в диком состоянии не известна, не ясно и ее точное место одомашнивания.

Таким образом, за относительно короткий исторический промежуток времени человек одомашнил значительное количество видов диких животных, которые стали предками многочисленных пород. Этот процесс продолжается и сегодня.



Рис. 93.
Банкивские куры



Рис. 94.
Домашние куры



Рис. 95.
Индейки

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие центры происхождения и разнообразия культурных растений установил Н.И. Вавилов?
2. Какое значение для селекции имело выявление центров происхождения и разнообразия культурных растений?
3. С чем связаны районы одомашнивания и происхождения пород домашних животных?
4. Какие виды млекопитающих были приручены человеком?
5. Назовите их предков.
6. Какие виды птиц приручил человек? Назовите их предков.
7. Каковы основные направления селекции собак, лошадей, крупного рогатого скота, кур?

ПОДУМАЙТЕ

Почему центры древнего земледелия и происхождения культурных растений, как правило, совпадают с горными регионами?

Чем можно объяснить, что районы одомашнивания животных обычно совпадают с центрами происхождения культурных растений?

§21 ОСОБЕННОСТИ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ, ЖИВОТНЫХ И МИКРООРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Что такое полиплоидия, как она влияет на фенотип организмов? Что такое искусственный мутагенез?



Рис. 96.
Селекция капусты:
1 – дикий предок;
2 – листовая;
3 – цветная;
4 – кольраби;
5 – белокочанная;
6 – брюссельская

Каковы особенности селекции растений? Основными методами, используемыми в селекции растений, являются гибридизация и искусственный отбор, применяемые, как правило, одновременно. Возможность получения большого количества особей для селекционной работы позволяет использовать различные формы искусственного отбора (как массовый, так и индивидуальный) (рис. 96).

В селекции растений используют и разные формы гибридизации: близкородственное, неродственное и межвидовое скрещивание. Как вы уже знаете, межвидовые гибриды растений часто бесплодны. Однако их можно размножать вегетативно или путем самоопыления. Кроме того, бесплодие межвидовых гибридов растений преодолевают путем удвоения количества хромосом, то есть получая полиплоидные формы. Эти формы по сравнению с исходными диплоидными имеют большие размеры, повышенную жизнеспособность и продуктивность. Полиплоидные наборы хромосом (в сравнении с близкородственными дикими видами) имеют многие культурные растения: картофель, земляника садовая, некоторые сорта сахарной свеклы, мягкая пшеница и другие растения. В последнее время созданы высокопродуктивные полиплоидные сорта ржи, кукурузы, проса, льна, арбузов.

В селекции растений широко используется и **прививка** – особый способ искусственного объединения частей различных растений. Часть растения, которое прививают, называют привоем, а растение, к которому прививают – подвоем. Прививка отличается от настоящей гибридизации тем, что приводит к ненаследственным изменениям фенотипа привитого растения, поскольку генотипы привоя и подвоя не изменяются. Прививку используют с разными целями, но прежде всего для усиления желаемых изменений фенотипа путем соединения свойств привоя и подвоя и распространения их на весь вновь созданный организм. Например, прививка к зимостойкому дичку черенков южных высокопродуктивных сортов плодовых культур обеспечивает сочетание высоких вкусовых качеств привоя с морозостойкостью подвоя. Именно

так известный российский селекционер И.В. Мичурин вывел новый сорт груши бере зимняя, районированный в средней полосе России и на севере Украины.

Большинство сортов плодовых культур являются следствием мутаций в неполовых клетках, поэтому при семенном размножении они возвращаются к фенотипам предковых форм. Таким образом, единственными способами поддержать их свойства являются или вегетативное размножение, или прививка к дичку.

Полезные свойства гибридов, полученные в результате прививки, необходимо постоянно поддерживать, периодически проводя повторные прививки, чтобы избежать вырождения сорта.

В селекции растений разные формы гибридизации применяют совместно с действием мутагенных факторов. Благодаря дальнейшему отбору, среди мутантных потомков созданы сотни новых сортов (пшеницы, ржи, ячменя, кукурузы и др.), превосходящие по ряду показателей исходные формы.

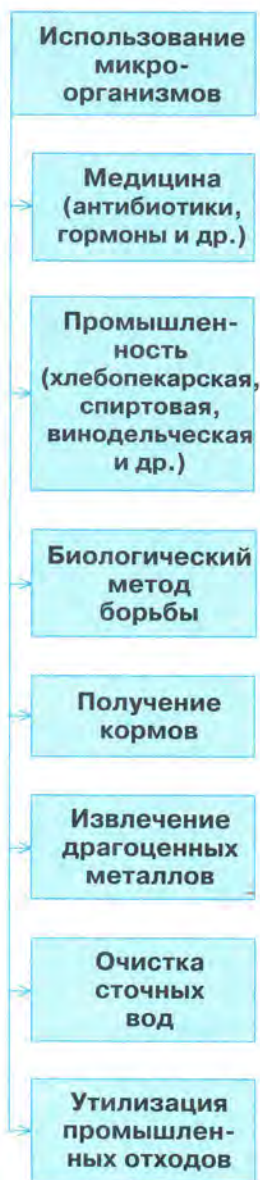
Каковы особенности селекции животных? В селекции животных применяют те же основные методы, что и в селекции растений, но есть и отличия, связанные с особенностями организмов животных. Так, позвоночным животным присуще только половое размножение, поэтому бесплодных межвидовых гибридов нельзя размножать вегетативным способом. В селекции животных, как правило, не применяют массовый отбор, поскольку количество потомков невелико и поэтому каждая особь представляет собой определенную ценность.

Организм животного характеризуется высокой степенью интеграции, поэтому в селекции следует учитывать то, что при изменении определенного признака могут изменяться и другие, связанные с ним. В селекции животных применяют как близкородственное скрещивание (для перевода определенных генов в гомозиготное состояние), так и отдаленную гибридизацию (для выведения новых пород). Поскольку близкородственное скрещивание часто снижает жизнеспособность организмов, его обычно применяют только как определенный этап в селекции. Отрицательные его последствия устраняют при помощи скрещивания представителей разных линий или пород, что способствует переводу неблагоприятных рецессивных аллелей в гетерозиготное состояние.

Широко используют в селекции животных и явление гетерозиса. Например, скрещивая дюрокджерснскую и беркширскую породы свиней, получают



Рис. 97.
Гетерозис
у животных:
1 – корниш;
2 – плимутрок;
3 – бройлеры
(гетерозисные
цыплята)



скороспелых потомков, за неполный год достигающих массы до 300 кг, а при скрещивании мясных пород кур – корниш с белым плимутроком – скороспелых мясных бройлеров (рис. 97).

Однако наследственные признаки животных, интересующие человека, у особей одного из полов могут не проявляться. Например, у самцов крупного рогатого скота не проявляются такие признаки, как молочность и жирномолочность, у петухов – яйценоскость. Поэтому для определения этих свойств применяют метод определения качества производителей по качествам их потомков. Он заключается в том, что от производителей определенного пола получают потомков противоположного пола и сравнивают их продуктивность со средними показателями породы. Если они окажутся более высокими, то таких производителей можно применять в дальнейшей селекционной работе. Однако время использования таких производителей может быть ограниченным, поскольку проверка их качеств по потомкам может занимать годы. Чтобы не зависеть от этого фактора, используют искусственное осеменение: половые клетки производителя сохраняют при пониженной температуре длительное время.

В последнее время зародышей ценных пород крупного рогатого скота и других животных получают в искусственных условиях («в пробирке»), а потом для дальнейшего их развития пересаживают в матку самки другой породы. Это расширяет возможности селекционной работы и позволяет получить большее количество потомков с новыми или хозяйственно ценными признаками.

Чем характеризуется селекция микроорганизмов? Микроорганизмы (прокариоты и некоторые микроскопические эукариоты, например дрожжи) в наше время широко используют в различных отраслях народного хозяйства. Благодаря микроорганизмам человек получает разнообразные антибиотики, витамины, аминокислоты, гормоны. Дрожжи используют в хлебопекарской, спиртовой, винодельческой промышленности и пивоварении. Выведены грибы, способные синтезировать кормовые белки из отходов растениеводства и даже нефти. Основное количество пищевой лимонной кислоты также производят микроорганизмы. Созданы штаммы, которые могут извлекать редкоземельные и драгоценные металлы из руд и промышленных отходов. Для производства необходимых веществ и препаратов создана отдельная отрасль промышленности – микробиологическая. Ис-

пользуют микроорганизмы и для борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйств, а также кровососущими и паразитическими видами.

Микроорганизмы характеризуются рядом особенностей, которые необходимо учитывать в селекционной работе. В первую очередь, у многих из них отсутствует половой процесс и к ним неприменима обычная гибридизация. Поэтому для увеличения разнообразия исходного материала используют действие мутагенных факторов, а затем отбирают наиболее продуктивные штаммы для дальнейшей селекционной работы. В некоторых случаях проводят искусственное скрещивание разных штаммов с помощью вирусов-бактериофагов, способных переносить наследственную информацию из одной клетки бактерий в другую.

Многие микроорганизмы имеют гаплоидный набор хромосом или кольцевую молекулу ДНК (прокариоты), что позволяет мутациям проявляться уже в первом поколении. Благодаря высоким темпам размножения микроорганизмов можно получать значительное количество потомков.

В селекции микроорганизмов широко используют методы генетической и клеточной инженерии, о которых вы узнаете в следующем параграфе.

Методы селекции микроорганизмов

Отбор штаммов

Искусственная гибридизация

Генная инженерия

Клеточная инженерия

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие методы используют в селекции растений? 2. Для чего в селекции растений получают полиплоидные формы? 3. Что такое прививки? Для чего осуществляют прививки культурных растений? 4. Каковы особенности селекции животных по сравнению с селекцией растений? 5. Что такое оценка производителей по качеству их потомства? 6. Каковы особенности селекции микроорганизмов?

ПОДУМАЙТЕ

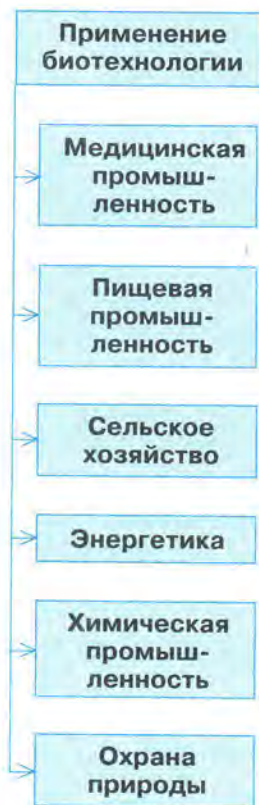
Что является биологической основой для создания новых сортов растений путем прививки? Почему полиплоидные сорта растений продуктивнее диплоидных?

§ 22 БИОТЕХНОЛОГИЯ. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И КЛЕТОЧНАЯ ИНЖЕНЕРИЯ

ВСПОМНИТЕ

Что такое ген? Каковы особенности строения и жизнедеятельности вирусов? Как происходит транскрипция и удвоение ДНК? Что такое интерфероны, гормоны?

Что такое биотехнология? Биотехнология – это совокупность промышленных методов, в которых используют живые организмы или биологичес-



кие процессы. Человек издавна применяет биотехнологические процессы в производстве различных веществ и пищевых продуктов (сыров, молочных продуктов, теста, пива и др.), однако сам термин «биотехнология» (от греч. *биос* – жизнь, *технос* – искусство, мастерство и *логос* – учение) был предложен только в 70-е годы XX столетия.

В настоящее время различные виды микроскопических грибов используют в микробиологической промышленности для производства антибиотиков, витаминов, гормонов, ферментов, кормовых белков и прочего. Совершенствуются биотехнологические методики и в пищевой промышленности, где высокопродуктивные штаммы микроорганизмов позволяют увеличить выпуск пищевых продуктов (кисломолочных, сыров, пива) и кормов для животных (силос, кормовые дрожжи) высокого качества.

Биотехнологические процессы применяют и для очистки окружающей среды, в частности сточных вод и почвы, от бытового и промышленного загрязнения. Методы биологической очистки основаны на способности определенных видов бактерий как в аэробных, так и в анаэробных условиях разлагать органические соединения, попадающие в воду и почву. В результате селекционной работы выведены штаммы, способные разлагать такие соединения, которые природные виды неспособны утилизировать. Для очистки сточных вод и природных водоемов используют способность некоторых организмов накапливать органические и неорганические соединения или определенные химические элементы в своих клетках (некоторые виды бактерий, водорослей, простейших).

Биотехнологические процессы применяют и при разработке биологических методов борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйств, а также паразитическими и кровососущими видами. Используя штаммы определенных видов микроорганизмов (бактерий, грибов) изготавливают препараты, эффективно снижающие численность вредителей, не загрязняя при этом окружающей среды токсичными соединениями. При этом необходимым условием применения биологических препаратов является их безопасность для других видов организмов.

В последнее время в разработке биотехнологических процессов все шире используют методы генетической и клеточной инженерии, позволяющие получать разнообразные соединения и препараты.

Каковы задачи генетической инженерии?

Генетическая (генная) инженерия – это прикладная отрасль молекулярной биологии, разрабатывающая методы перестройки геномов организмов путем удаления или введения отдельных генов или их групп. Генная инженерия осуществляет: синтез генов вне организма; выделение из клеток и перестройку отдельных генов или их частей; копирование и размножение выделенных или синтезированных генов; введение генов или их групп в геном других организмов; экспериментальное объединение различных геномов в одной клетке.

В качестве переносчиков синтезированных или выделенных генов, кроме вирусов, используют и плазмиды (полученные главным образом из бактерий) (рис. 98). **Плазмиды** – внехромосомные факторы наследственности, чаще всего представляющие собой кольцевые молекулы ДНК (например, генетический аппарат митохондрий и хлоропластов).

Объектами исследований генетической инженерии являются преимущественно прокариоты, хотя ученые работают и с генами эукариот. Например, в геном бактерий были введены гены крысы и человека, отвечающие за синтез инсулина, и бактерии стали синтезировать этот гормон, необходимый для лечения сахарного диабета. Методами генетической инженерии получены белки-интерфероны, защищающие организм человека и животных от вирусных инфекций, гормон роста и другие. Ежегодно расширяется перечень медицинских препаратов, полученных с помощью методов генетической инженерии.

Перед генетической инженерией, несмотря на ее молодость, открываются значительные перспективы. Кроме решения перечисленных выше вопросов, генетическая инженерия в будущем будет способна решать и более глобальные задачи. Среди них: удаление дефектных аллелей на ранних этапах онтогенеза и замена их нормальными; соединение в одном геноме генов различных организмов. Например, решение задачи переноса из клеток бактерий генов, отвечающих за фиксацию атмосферного азота, в клетки высших растений позволило бы значительно сократить средства на производство и внесение нитратных удобрений в почву.

Результаты исследований генетической инженерии имеют исключительное значение и для теоретической биологии. Благодаря им сделаны важнейшие открытия относительно тонкого строения генов, их функ-

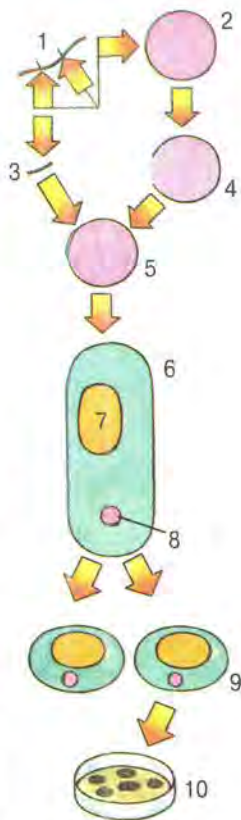


Рис. 98.
Схема введения гена в молекулу бактериальной клетки:
1 – фрагмент ДНК, предназначенный для переноса;
2 – плазмидная ДНК;
3 – фрагмент ДНК;
4 – раскрытая плазмида;
5 – плазмида с включенным фрагментом ДНК;
6 – клетка бактерии;
7 – бактериальная ДНК; 8 – плазмида;
9 – поколения бактериальных клеток;
10 – штамм клеток бактерий с плазмидами

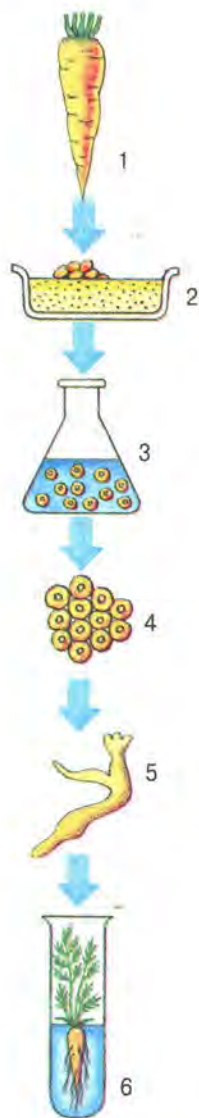


Рис. 99.
Развитие растения
моркови
из нескольких
клеток корнеплода:
1 – морковь;
2–4 – получение
культуры клеток;
5 – развитие
зародыша;
6 – формирование
молодого растения

ционирования, структуры геномов различных организмов. Для дальнейшего развития генетической инженерии необходимо создание банков генов – коллекций генов разнообразных организмов.

Работа с геномами высших организмов, кроме технических трудностей, связана и с этическими проблемами. Вмешательство в генотип позвоночных животных и особенно человека, даже с самыми благими намерениями, может привести к непредсказуемым последствиям.

Что собой представляет клеточная (тканевая) инженерия? Клеточная (тканевая) инженерия – область биотехнологии, использующая методы, с помощью которых из организма выделяют клетки и переносят их на питательные среды, где эти клетки продолжают жить и размножаться. Кроме того, клеточная инженерия занимается гибридизацией неполовых клеток особей различных видов, родов, семейств, осуществляя тем самым скрещивание организмов, которое невозможно осуществить другим способом (человека и мыши, человека и моркови, курицы и дрожжей и т.д.). Гибридизация неполовых клеток предоставляет возможность создавать препараты, повышающие устойчивость организмов к разнообразным инфекционным заболеваниям, а также лечащие раковые заболевания.

Благодаря выращиванию неполовых клеток организма на питательной среде создают культуру клеток (тканей) для получения ценных веществ, что значительно удешевляет себестоимость лекарственных препаратов (например, препараты растения женьшень). Поскольку неполовые клетки многоклеточных организмов, как правило, содержат всю наследственную информацию, присущую особи, то существует возможность получить из одной клетки значительное количество организмов с одинаковыми наследственными качествами.

Перспективным направлением клеточной инженерии является клонирование организмов. **Клон** (от греч. клон – ветка, потомок) – совокупность клеток или особей, полученных от общего предка неполовым путем. Таким образом, клон состоит из однородных в генетическом отношении клеток или организмов.

При клонировании из неоплодотворенной яйцеклетки удаляют ядро и пересаживают в нее ядро неполовой клетки другой особи. Такую искусственную зиготу пересаживают в матку самки, где зародыш развивается. Эта методика позволяет получать от ценных

по своим качествам производителей неограниченное количество потомков, являющихся их точной генетической копией. Методом клонирования выращивают и организмы растений (рис. 99).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое биотехнология? Каково ее значение? 2. Что такое генетическая инженерия? Какие методики она использует в своих исследованиях? 3. Что такое клеточная (тканевая) инженерия? 4. Что такое клонирование клеток или организмов? 5. На каких уровнях организации живой материи проводят исследования в отрасли генетической и клеточной инженерии?

ПОДУМАЙТЕ

Какое значение имеют генетическая и клеточная инженерия для развития теоретической биологии? Каким образом можно ввести в клетку синтезированные или выделенные из другой клетки гены?

О ЧЕМ МЫ УЗНАЛИ ИЗ ЭТОГО РАЗДЕЛА

Генетика – наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости. Элементарной единицей наследственности является ген – участок молекулы нуклеиновой кислоты. Гены, кодирующие определенные признаки организма, могут находиться в различных состояниях, называемых аллелями (аллельными генами). Совокупность наследственной информации, закодированной в генах клетки или всего организма, называют генотипом. В результате взаимодействия генотипа и условий окружающей среды формируется фенотип особей – совокупность всех их признаков и свойств.

Выдающийся чешский ученый Грегор Мендель установил основные законы наследственности: единообразия гибридов первого поколения (закон доминирования), расщепления и независимого комбинирования состояний признаков, чистоты гамет.

Известны случаи, когда одна аллель только частично доминирует над другой, либо же доминирование каждой из аллелей вообще отсутствует (промежуточный характер наследования). Существуют также летальные аллели, которые, проявляясь в фенотипе, могут вызывать гибель организма еще до наступления его способности к размножению. Для проверки генотипа гибридных особей используют анализирующее скрещивание.

Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются, таким образом, сцепленно. Сцепленное наследование определенных

признаков может нарушаться в результате кроссинговера. Явление сцепленного наследования изучалось известным американским генетиком Т.Х. Морганом, создавшим хромосомную теорию наследственности.

У раздельнополых видов пол будущей особи чаще всего определяется в момент оплодотворения и зависит от определенного сочетания половых хромосом (X- и Y-хромосомы). Некоторые из признаков наследуются сцепленно с полом (гемофилия, дальтонизм у человека, черепаховая окраска шерсти у кошек и др.).

Генотип особей каждого вида является целостной системой, сложившейся в процессе длительного исторического развития вида. Формирование состояний большинства признаков является следствием взаимодействия как аллельных, так и неаллельных генов, а также их множественного действия.

Существует наследственная и ненаследственная изменчивость. Ненаследственную изменчивость называют модификационной, она, как правило, имеет приспособительный характер. Пределы модификационной изменчивости признаков называют нормой реакции. Наследственная изменчивость бывает комбинативной и мутационной (мутации). Комбинативная изменчивость возникает в результате новых вариантов сочетаний аллелей (рекомбинаций). Мутации – стойкие изменения наследственного материала, возникающие внезапно. Факторы, вызывающие мутации, называют мутагенными. В зависимости от природы их делят на физические, химические и биологические. На основании того, что у близких в генетическом отношении организмов могут возникать сходные мутации, известный русский генетик Н.И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов наследственной изменчивости.

Селекция – наука о теоретических основах и методах создания новых и улучшения существующих пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов. Теоретической основой селекции является генетика, а основными методами – искусственный отбор и гибридизация.

Центры происхождения и разнообразия культурных растений и одомашнивания животных, как правило, совпадают с древними очагами земледелия и животноводства. Эффективность селекции растений, животных и микроорганизмов зависит от разнообразия исходного материала.

Особой отраслью промышленности является биотехнология, использующая живые организмы и биологи-

ческие процессы для получения необходимых человеку веществ и препаратов. Перспективным направлением биотехнологии является клонирование организмов.

ИТОГОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Задание 1 Охарактеризовать основные методы генетических исследований, заполнив таблицу:

Метод исследования	Сущность метода	Для чего применяют
Гибридологический Генеалогический Популяционно-статистический Цитогенетический Биохимический Близнецовый		

Задание 2 Сформулировать законы, установленные Г. Менделем, заполнив таблицу:

Закон	Формулировка	При каких условиях выполняется
Единообразия гибридов первого поколения Расщепления Независимого комбинирования состояний признаков Чистоты гамет		

Задание 3 Каков механизм определения пола у перечисленных в таблице организмов:

Вид организмов	Механизм определения пола
Человек Дрозофила Тутовый шелкопряд Кузнечик Пчела медоносная	

Задание 4 Что общего между мутациями и модификациями? Ответ дайте в виде таблицы:

Свойства	Модификации	Мутации
Определенность изменений Зависимость проявления от силы и длительного действия фактора, вызвавшего изменения Приспособительное значение Наследуются или не наследуются		

Задание 5 Сравнить разные схемы скрещиваний организмов, заполнив таблицу:

Тип скрещивания	Какие организмы скрещиваются	Возможные генетические и биологические последствия
Близкородственное Неродственное Отдаленная гибридизация		

Задание 6 Назвать предков и приблизительное место одомашнивания основных видов домашних животных, заполнив таблицу:

Домашнее животное	Дикий предок	Место и время одомашнивания
Собака Крупный рогатый скот Свинья Коза Овца Куры Утка Индейка		

Задание 7 Охарактеризовать особенности селекции растений, животных и микроорганизмов, заполнив таблицу:

Группа организмов	Особенности селекции	Методы
Растения		
Животные		
Микроорганизмы		

ТЕМАТИЧЕСКАЯ ПРОВЕРКА ЗНАНИЙ

I уровень

(выбрать из предложенных ответов правильный)

1. Совокупность генов гаплоидного набора хромосом называют: а) генотипом, б) геномом, в) геном, г) генофондом, д) кариотипом.
2. Проявление обоих состояний признаков в фенотипе гибридов второго поколения называют: а) рекомбинацией, б) мутацией, в) расщеплением, г) модификацией.
3. Мутации могут возникать в клетках: а) только половых, б) только соматических, в) как в половых, так и соматических.
4. Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют: а) геном, б) генотип, в) кариотип, г) группу сцепления, д) генофонд.
5. Сцепленное наследование нарушается в результате: а) рекомбинаций, б) кроссинговера, в) мутаций, г) модификаций.
6. Скрещивание особей, отличающихся различным состоянием двух признаков, называют: а) моногибридным, б) дигибридным, в) полигибридным, г) анализирующим.
7. Аллельные гены занимают: а) одинаковые участки гомологичных хромосом, б) различные участки гомологичных хромосом, в) различные участки негомологичных хромосом, г) одинаковые участки негомологичных хромосом, д) расположены в одной хромосоме.
8. Количество групп сцеплений у организмов определенного вида равно: а) количеству хромосом в гаплоидном наборе, б) количеству хромосом в диплоидном наборе, в) количеству половых хромосом, г) количеству аутосом.
9. Пределы модификационной изменчивости признака называют: а) вариационным рядом, б) вариационной кривой, в) модификациями, г) нормой реакции.
10. Близкородственное скрещивание сопровождается: а) повышением гомозиготности потомков, б) повышением гетерозиготности потомков, в) гетерозисом, г) повышением частоты мутаций, д) не влияет на генотип потомков.
11. Гетерозис лучше всего проявляется у гибридов: а) первого поколения, б) второго поколения, в) третьего поколения, г) восьмого поколения.
12. Вырождение потомства наблюдают при скрещивании: а) близкородственным, б) неродственным, в) отдаленной гибридизации, г) моногибридном, д) дигибридном.

II и III уровни

(выбрать из предложенных ответов один или несколько правильных)

- 1.** Г. Мендель сформулировал: а) закон гомологических рядов наследственной изменчивости, б) хромосомную теорию наследственности, в) закон расщепления, г) закон чистоты гамет, д) клеточную теорию.
- 2.** Наследственная изменчивость бывает: а) модификационной, б) комбинативной, в) возрастной, г) мутационной, д) сезонной.
- 3.** Цитоплазматическая наследственность связана с: а) внеядерными генами, б) генами, расположенными в половых хромосомах, в) генами, расположенными в аутосомах, г) влиянием цитоплазмы яйцеклетки на формирование признаков потомков.
- 4.** Определенное состояние признака может формироваться: а) только под влиянием одного аллельного гена, б) в результате взаимодействия аллельных генов, в) в результате взаимодействия аллельных и неаллельных генов, г) только под влиянием условий окружающей среды, д) в результате взаимодействия генотипа и условий окружающей среды.
- 5.** Приспособленность организмов к периодическим изменениям условий окружающей среды обеспечивают: а) модификации, б) мутации, в) кроссинговер, г) сцепленное наследование.
- 6.** Геномные мутации связаны с: а) кратным увеличением наборов хромосом, б) кратным уменьшением наборов хромосом, в) изменением количества отдельных гомологичных хромосом, г) изменением строения отдельных гомологичных хромосом, д) изменением структуры отдельных генов.
- 7.** Примерами наследования, сцепленного с полом, являются: а) болезнь Дауна, б) пестролистость растений, в) черепаховая окраска шерсти у кошек, г) платиновая окраска шерсти у лисиц, д) дальтонизм.
- 8.** Все варианты генотипа гибридных особей проявляются фенотипно при: а) полном доминировании, б) неполном доминировании, в) промежуточном характере наследования, г) множественном действии генов, д) взаимодействии неаллельных генов.
- 9.** Отклонение результатов расщепления в фенотипе потомков, ожидаемого теоретически согласно законам наследственности, установленным Г. Менделем, возможно в результате: а) полного доминирования одних аллельных генов над другими, б) сцепленного наследования определенных признаков, в) множественного действия генов, г) взаимодействия неаллельных генов, д) модификационной изменчивости.
- 10.** Искусственный отбор бывает: а) массовым, б) моногибридным, в) дигибридным, г) полигибридным, д) индивидуальным.
- 11.** Явление гетерозиса вызывается: а) переходом рецессивных аллелей в гетерозиготное состояние, б) повышением гомозиготности потомства, в) взаимодействием неаллельных генов, г) модификационной изменчивостью, д) мутационной изменчивостью.

12. Эффективность селекционной работы зависит от: а) разнообразия исходного материала, б) влияния факторов окружающей среды, в) выбора определенных форм гибридизации, г) применения определенной формы искусственного отбора, д) систематической принадлежности организмов.

IV уровень

1. Какая связь существует между законами наследственности и процессом мейоза? Ответ обоснуйте.

2. В чем заключается биологическое значение того, что определенный ген может быть представлен большим количеством аллелей?

3. Как часто между генами, входящими в одну группу сцепления, должен происходить кроссинговер, чтобы определяемые ими состояния признаков могли наследоваться независимо? Ответ обоснуйте.

4. С чем связано образование новых состояний признаков при скрещивании организмов? Ответ обоснуйте.

5. Почему летальные и сублетальные аллели чаще всего рецессивные? Ответ обоснуйте.

6. Почему мутации, сопровождающиеся кратным уменьшением набора хромосом, как правило, оказывают отрицательное влияние на жизнеспособность организмов? Ответ обоснуйте.

7. Почему искусственный мутагенез практически не используется в селекции животных? Ответ обоснуйте.

8. Какие органы животных в первую очередь нуждаются в защите от ионизирующего излучения? Ответ обоснуйте.

9. В результате мутаций могут рождаться дети, имеющие только одну половую хромосому – X-хромосому, но случаи рождения детей с одной Y-хромосомой неизвестны. Почему?

10. С какой целью в селекции используют близкородственное и неродственное скрещивание, а также отдаленную гибридизацию?

11. Что общего и отличного в селекции животных, растений и микроорганизмов?

12. Почему эффективность селекции зависит от разнообразия исходного материала?



ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 3

Тема

Наблюдение нормальных и мутантных форм дрозофил

Оборудование и материалы

Световой микроскоп, постоянные препараты нормальных (диких) и мутантных (черное тело, отсутствие крыльев или др.) дрозофил.

Ход работы

1. Подготовить микроскоп к работе.
2. При малом увеличении микроскопа рассмотреть препараты нормальных дрозофил. Обратитъ вни-

мание на окраску насекомых, наличие и размеры крыльев.

3. Рассмотреть препараты мутантных форм дрозофил – черное тело, отсутствие крыльев и другие. Обратить внимание на окраску насекомых, наличие, форму и размеры крыльев.

4. Записать увиденное. Сравнить фенотипы нормальных и мутантных дрозофил.



ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 4

Тема

Описание фенотипов местных сортов культурных растений. Изучение изменчивости у растений. Построение вариационных рядов и кривых

Оборудование и материалы

Гербарные образцы местных растений (пшеница, ячмень, кукуруза и др.), семена разных растений (фасоли, кукурузы, подсолнечника и др.), листья (дуба, клена, липы и др.), линейка.

Ход работы

1. Сравнить несколько (3–5) растений одного вида (злаки, семена фасоли, клубни картофеля и др.) по фенотипу (внешний вид, размеры и др.).
2. Найти характерные видовые признаки у различных представителей растений. Объяснить это явление.
3. Выявить отличия в строении разных представителей растений одного вида, а также сравнить с представителями других видов. Объяснить причины, обуславливающие эти различия.
4. Выбрать не менее 10 растений одного вида (или их частей) по определенному признаку (например, количеству глазков на клубнях картофеля или темных пятен на белых семенах фасоли и др.).
5. Подсчитать количество выбранных показателей у каждого растения (глазков клубней картофеля, пятен семян фасоли или др.) и занести результаты в таблицу, где отметить количество выявленных показателей для каждого растения, а также частоту встречаемости каждого из цифровых значений этих показателей.
6. Построить на основе полученных данных вариационную кривую модификационной изменчивости: на оси абсцисс отложить варианты, а ординат – частоты проявления определенных численных (количественных) показателей признака. Дать характеристику этой кривой.

Аллельные гены (*аллели*) – различные состояния гена; определяют различные состояния кодируемого признака.

Аутосомы – неполовые хромосомы.

Биотехнология – отрасль промышленности, в которой используют живые организмы или биологические процессы.

Ген – участок молекулы нуклеиновой кислоты. **Гены структурные** – содержат информацию о структуре РНК, белка или полипептида. **Гены регуляторные** – служат местом присоединения ферментов и других биологически активных веществ, влияющих на активность структурных генов.

Генетика – наука, изучающая закономерности изменчивости и наследственности организмов.

Геном – совокупность генов гаплоидного набора хромосом организмов определенного вида.

Генотип – совокупность генетической информации, закодированной в генах отдельной клетки или целого организма.

Генофонд – совокупность всех генов особей отдельной популяции или вида.

Гетерозигота – диплоидная или полиплоидная клетка (особь), гомологичные хромосомы которой содержат разные аллели определенных генов.

Гетерозис – явление гибридной силы, проявляющееся в первом поколении гибридов, полученных путем неродственного скрещивания или отдаленной гибридизации.

Гетерохромосомы – половые хромосомы, отличающиеся своим строением и набором наследственной информации (так называемые X- и Y-хромосомы).

Гибридизация (*скрещивание*) – процесс скрещивания организмов, отличающихся различными состояниями определенных признаков.

Гибриды – потомки, полученные в результате гибридизации.

Гомозигота – диплоидная или полиплоидная клетка (особь), гомологичные хромосомы которой содержат одинаковые аллели определенных генов.

Изменчивость – способность организмов приобретать новые признаки и их

состояния в процессе как индивидуального развития особи, так и исторического развития вида.

Мутагенные факторы – факторы окружающей среды, вызывающие мутации.

Мутации – стойкие изменения генетического материала, возникающие внезапно и вызывающие изменения наследственных признаков организмов.

Наследственность – свойство живых организмов сохранять присущие им признаки и передавать их потомкам, обеспечивая тем самым преемственность поколений.

Норма реакции – пределы модификационной изменчивости признака, определяемые генотипом.

Плазмиды – внехромосомные факторы наследственности.

Полиплоидия – кратное увеличение набора хромосом в клетках организма.

Порода – созданная человеком совокупность особей животных одного вида, характеризующаяся определенными особенностями строения, жизненных функций и продуктивностью.

Расщепление – проявление различных состояний определенных признаков у потомков гибридных особей.

Рекомбинация – явление перераспределения генетического материала родителей в генотипе потомков.

Селекция – наука, разрабатывающая теоретические основы создания новых и улучшения существующих пород, сортов, штаммов.

Сорт – созданная человеком совокупность особей растений одного вида, характеризующаяся определенными особенностями строения, жизненных функций и продуктивностью.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств особи, формирующихся в результате взаимодействия ее генотипа и условий среды обитания.

Чистые линии – генотипно однородные потомки одной особи, гомозиготные по большинству генов.

Штамм – культура микроорганизмов, полученная от одной клетки; чистая культура.

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ



Изучая этот раздел, вы узнаете о (об):

- основных закономерностях действия экологических факторов на живые организмы и их сообщества;
- основных средах существования организмов;
- адаптивных биологических ритмах организмов;
- структуре и закономерностях функционирования сообществ организмов;
- особенностях структуры и функционирования искусственных сообществ организмов – агроценозов.

Научитесь:

- составлять схемы цепей питания, строить экологические пирамиды, решать элементарные задачи по экологии;
- выявлять основные компоненты биogeоценозов;
- проводить наблюдения за живыми организмами и их сообществами в природе.

§23 ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ ЭКОЛОГИИ

ВСПОМНИТЕ

Что такое мониторинг и моделирование в биологии?

Каковы предмет и задачи экологии? Экология как самостоятельная биологическая наука сформировалась только во второй половине XIX столетия, когда окончательно стало понятным, что невозможно изучать живые организмы вне их среды обитания. Само название «экология» в 1866 году предложил выдающийся немецкий биолог Э. Геккель.

Экология (от греч. *ойкос* – дом, жилище и *логос* – слово, учение) – *наука о взаимосвязях живых организмов и их сообществ между собой и средой их обитания, о структуре и функционировании надорганизменных систем.*

Основные задачи экологии:

- выявление взаимосвязей между организмами, их сообществами и условиями среды обитания;
- изучение структуры и закономерностей функционирования сообществ организмов;

– наблюдения за изменениями в отдельных экосистемах и в биосфере в целом, прогнозирование их последствий;

– создание базы данных и разработка рекомендаций для экологически безопасного планирования хозяйственной деятельности человека;

– применение экологических знаний в деле охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов.

Следовательно, **предметом экологии** являются разнообразие и структура взаимосвязей между организмами, их сообществами и средой обитания; а также состав и закономерности функционирования сообществ организмов: популяций, биоценозов, биогеоценозов, биосферы.

Каковы основные направления экологических исследований? В экологии различают такие основные направления: **экологию особей**, популяционную экологию и биогеоценологию (рис. 100). Если первое из них рассматривает влияние экологических факторов на отдельных особей, то **популяционная экология** изучает популяции организмов как особый уровень организации живой материи: их структуру, состояние, механизмы саморегуляции. **Биогеоценология** – наука о структуре, функционировании и саморегуляции сообществ организмов (биогеоценозов) и биосферы в целом.

К экологическим наукам также относятся: *экология бактерий, грибов, растений, животных, гидробиология* (наука о сообществах водных организмов), *радиозэкология* (наука о влиянии радиационного излучения на отдельные организмы и их сообщества) и другие науки.

Таким образом, экология – это комплексная биологическая наука, тесно взаимодействующая со многими другими как биологическими, так и небиологическими (математика, физика, химия и т.д.) науками.

Ныне перед угрозой глобального экологического кризиса как никогда актуальна проблема объединения усилий ученых разных стран для проведения совместных экологических исследований. В 1964 году начались работы по общей *Международной биологической программе* (МБП), благодаря которым удалось установить потенциальную продуктивность биосферы и ту часть ее продукции, которую человек без значительного ущерба для окружающей среды может использовать для своих нужд.

Объединение усилий экологов разных стран необходимо и для создания биологических основ охраны



Рис. 100.
Разделы экологии:
1 – экология особей;
2 – экология популяций;
3 – экология сообществ (биогеоценология);
4 – учение о биосфере



Рис. 101.
Чернобыльская
АЭС

окружающей среды, так как не существует экологических катастроф местного значения: последствия событий, произошедших в одной стране, влияют и на другие, отдаленные от нее. Актуальность этой проблемы наглядно продемонстрировала авария на Чернобыльской АЭС, произошедшая в 1986 г. (рис. 101).

На решение проблем рационального природопользования, взаимоотношений общества людей и природы направлена также международная программа «Человек и биосфера». Ее цель – развить у людей **экологическое мышление**, чтобы практическая повседневная деятельность человека была подчинена законам природы и требованиям охраны окружающей природной среды. Только экологизация общества, то есть экологическая грамотность всех людей, воспитание бережного отношения к природе, может помочь избежать экологической катастрофы, способной уничтожить жизнь на нашей планете.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что исследует экология? 2. Какие задачи стоят перед экологией? 3. Каковы основные направления экологических исследований? 4. Какая связь существует между экологией и другими науками?

ПОДУМАЙТЕ

Какова роль современной электронно-вычислительной техники в экологических исследованиях?

Какая связь существует между экологией и охраной природы?

§24 ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДЕЙСТВИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ

ВСПОМНИТЕ

Что такое экологические факторы?

Что такое экологические факторы? Какова их классификация? Все организмы потенциально способны к неограниченному размножению и расселению: даже виды, ведущие прикрепленный образ жизни, имеют хотя бы одну фазу развития, способную к активному или пассивному распространению. Несмотря на это, для каждой климатической зоны характерен определенный набор видов животных, растений, грибов. Это объясняется тем, что способность организмов интенсивно размножаться и расселяться ограничена определенными географическими преградами (моря, горные цепи, пустыни

и т.д.), климатическими факторами (температура, влажность и др.), а также взаимосвязями между организмами внутри различных видов.

Все компоненты среды обитания, влияющие на живые организмы и их сообщества, называют **экологическими факторами**. В зависимости от природы и особенностей действия на организмы экологические факторы делят на абиотические, биотические и антропогенные (рис. 102).

Абиотические факторы – это компоненты и свойства неживой природы (температура, влажность, освещенность, газовый состав атмосферы, солевой состав воды и т.д.), которые прямо или опосредованно влияют на отдельные организмы или их сообщества.

Биотические факторы – это различные формы взаимодействий между особями в популяциях и между популяциями в сообществах. Они могут быть **антагонистическими** (конкуренция, паразитизм и т.д.), **взаимовыгодными** (мутуализм) или **нейтральными**. Каждый из организмов постоянно взаимодействует с особями своего (*внутривидовые связи*) или других (*межвидовые*) видов.

К отдельной группе экологических факторов принадлежат различные формы хозяйственной деятельности человека – **антропогенные факторы**, изменяющие состояние среды обитания различных видов живых существ, в том числе и самого человека. За относительно короткий период существования человека как биологического вида его деятельность коренным образом изменила вид нашей планеты и с каждым годом это влияние все больше возрастает.

Интенсивность действия определенных экологических факторов может оставаться относительно постоянной на протяжении значительных исторических периодов развития биосферы (например, солнечное излучение, сила земного притяжения, газовый состав атмосферы). Большинство же из них имеет изменчивую интенсивность действия (температура, влажность и т.д.).

Изменения действия экологических факторов могут быть:

- *периодическими*, в зависимости от времени суток, сезона года, положения Луны относительно Земли и т.д.;

- *непериодическими*, например, извержения вулканов, землетрясения, ураганы;

- *направленными* на протяжении значительных исторических промежутков времени, например, изменения климата Земли.



1



2



3

Рис. 102.
Экологические факторы:
1 – абиотические;
2 – биотические;
3 – антропогенные



Рис. 103.
Обтекаемая форма
тела акулы (1)
и дельфина (2) –
адаптация
к обитанию
в водной среде

Каждый из живых организмов постоянно приспосабливается ко всему комплексу экологических факторов, то есть к среде обитания, регулируя свои процессы жизнедеятельности в соответствии с изменениями их действия. При этом к действию каждого из них он приспособляется независимо от других. Организмы, неспособные приспособиться к изменениям окружающей среды, исчезают из определенной экосистемы или с планеты вообще. Приспособления к определенной среде обитания возникают не сразу, а формируются на протяжении исторического развития вида. В этом и проявляется *принцип единства организмов и среды их существования*: организмы приспособлены именно к той среде, в которой обитают.

Каковы общие закономерности влияния экологических факторов на живые организмы?

Несмотря на то, что экологические факторы очень разнообразны по своей природе, существуют определенные закономерности их влияния на живые организмы, а также реакций живых организмов на действие этих факторов. Приспособления организмов к условиям среды обитания называют **адаптациями** (от лат. *адаптатио* – приспособление). Они вырабатываются на всех уровнях организации живой материи: от молекулярного до биогеоценотического (рис. 103). Адаптации организмов непостоянны: они изменяются в процессе исторического развития вида в зависимости от изменений интенсивности действия экологических факторов.

Каждый вид организмов приспособлен к определенным условиям среды обитания особым образом, то есть не существует двух близких видов, сходных по своим адаптациям (**правило экологической индивидуальности**). Например, два представителя млекопитающих: крот (отряд Насекомоядные) и слепыш (отряд Грызуны) (рис. 104) приспособлены к обитанию в почве. Но крот роет ходы в почве с помощью передних конечностей, а слепыш – резцов.

Хорошая приспособленность организмов к воздействию одного экологического фактора не означает такой же степени адаптации и к действию других. Например, лишайники, способные поселяться на субстратах бедных органикой (например, скалах) и выдерживать периоды засухи, очень чувствительны к загрязнению атмосферного воздуха.

Экологами открыт **закон оптимума**: каждый экологический фактор имеет только определенные пределы положительного влияния на организмы.

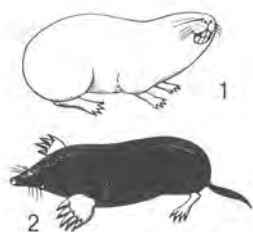


Рис. 104.
Адаптация
к обитанию в почве
у слепыша (1)
и крота (2)

Пределы интенсивности действия экологического фактора, благоприятной для организмов определенного вида, называют *зоной оптимума* (рис. 105). Чем больше интенсивность действия экологического фактора отклоняется от зоны оптимума в ту или иную сторону, тем больше будет выражено его угнетающее влияние на живые организмы (*зона угнетения*). Значения интенсивности действия фактора, за которыми существование организмов становится невозможным, называют *верхним и нижним пределами выносливости* (или соответственно точками максимума и минимума). Расстояние между точками *максимума* и *минимума* – это те пределы интенсивности действия экологического фактора, в которых возможно существование организмов данного вида (рис. 105).

Оптимум и пределы выносливости организма по отношению к действию определенного фактора зависят от интенсивности действия других факторов. Таким образом, оптимум и пределы выносливости организмов по отношению к определенному фактору среды обитания могут смещаться в ту или иную сторону в зависимости от того, с какой интенсивностью и в каком сочетании будут действовать другие факторы (**явление взаимодействия экологических факторов**). Например, низкие температуры легче переносить в сухую и безветренную погоду.



Рис. 105. Интенсивность действия экологического фактора

Низкая интенсивность действия некоторых экологических факторов может быть частично компенсирована за счет других подобных факторов (**закон взаимокомпенсации экологических факторов**). Так, в местах, где много соединений стронция, моллюски при росте раковин могут частично заменять им кальций. Недостаток света фотосинтезирующие растения могут частично компенсировать избытком двуоксида карбона.

Однако взаимокомпенсация экологических факторов имеет определенные пределы и ни один из жизненно важных факторов не может быть полностью заменен другими: если интенсивность действия хотя бы одного из них выходит за пределы выносливости, существование вида становится невозможным. Так, недостаток влаги будет тормозить процесс фотосинтеза даже при оптимальных освещенности и концентрации CO_2 в атмосфере.

Фактор, интенсивность действия которого приближается к пределам выносливости или выходит за них, называют **ограничивающим**. Ограничивающие факторы определяют территорию расселения вида – его **ареал** (от лат. *area* – площадь, пространство). Например, распространение многих видов животных на север сдерживается недостатком тепла и света, а на юг – дефицитом влаги и т.д.

Таким образом, возможность существования вида в определенных условиях может определяться как избытком, так и недостатком любого из экологических факторов, интенсивность действия которого приближается к критическим точкам минимума и максимума (**закон толерантности**; от лат. *толеранс* – терпение).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое экологические факторы? 2. Какие группы экологических факторов вам известны? 3. Каким может быть характер изменений интенсивности действия экологических факторов? 4. Сформулируйте закон оптимума. Что такое пределы выносливости? 5. Какие экологические факторы называют ограничивающими? 6. О чем говорит закон взаимокомпенсации экологических факторов? 7. Сформулируйте закон толерантности.

ПОДУМАЙТЕ

На чем основано явление взаимодействия экологических факторов?
Почему компенсация экологических факторов ограничена?

§25 ОСНОВНЫЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ОРГАНИЗМОВ. НАЗЕМНО-ВОЗДУШНАЯ СРЕДА

ВСПОМНИТЕ

Что такое среда обитания? Чем обеспечивается теплокровность организмов? Что такое денатурация белков?

Живые организмы – обитатели нашей планеты освоили четыре основные среды обитания: наземно-воздушную, водную, почву, а также организмы других видов. **Среда обитания** – это совокупность условий, в которых обитают особи, популяции и сообщества организмов различных видов.

Наземно-воздушная среда обитания наиболее разнообразна по своим условиям. Ведущая роль среди абиотических факторов тут принадлежит освещенности, температуре, влажности, газовому составу атмосферы.

Как влияет освещенность на живые организмы?

Свет поступает на нашу планету от Солнца. В спектре солнечного излучения выделяют три участка, отличающиеся по своему биологическому воздействию: ультрафиолетовые, видимые и инфракрасные лучи (рис. 106).

Ультрафиолетовые лучи с длиной волн до 0,29 мкм пагубно воздействуют на живую материю, но их почти полностью поглощает озоновый экран. Без него существование организмов на суше вообще было бы невозможным. Ультрафиолетовые лучи с длиной волн 0,29–0,40 мкм в больших дозах также отрицательно влияют на живые организмы, вызывая несвойственные им биохимические процессы и мутации. Однако в небольших дозах эти лучи необхо-



1



2



3

Рис. 107. Животные, активные в ночное (1 – филин, 2 – летучая мышь) и дневное (3 – олень) время

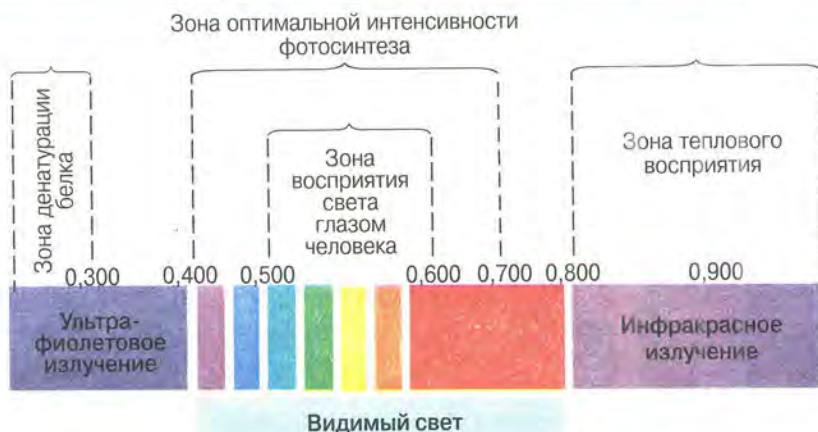


Рис. 106. Биологическое действие различных участков спектра солнечного излучения



Рис. 108.
Коловратка (1)
и ее циста (2)

димы животным и человеку, так как способствуют образованию в коже витамина D.

На долю **видимых лучей** с длиной волн от 0,41 до 0,75 мкм приходится свыше 50% солнечного излучения, достигающего поверхности Земли. Именно благодаря этим лучам возможен фотосинтез.

Инфракрасные лучи с длиной волн свыше 0,75 мкм являются источником тепловой энергии для живых существ. Некоторые организмы (например, растения, насекомые, земноводные, пресмыкающиеся) используют их для повышения температуры тела.

У животных свет играет важную роль при ориентации в пространстве. Среди животных по отношению к свету выделяют две группы: «ночную» (виды, активные ночью) и «дневную» (виды, активные днем) (рис. 107).

Какова роль температуры в жизни организмов? Температура окружающей среды играет исключительно важную роль в жизни организмов, поскольку влияет на температуру их тела. В свою очередь, температура тела организмов определяет скорость реакций обмена веществ: низкие температуры тормозят их, но слишком высокие могут вызвать изменения структуры белков (их денатурацию), в частности ферментов.

Для большинства организмов оптимальные значения температуры лежат в достаточно узких пределах – от $+10^{\circ}\text{C}$ до $+30^{\circ}\text{C}$. Но в неактивном состоянии живые организмы могут выдерживать значительно более широкий диапазон температур (от -200°C до $+100^{\circ}\text{C}$).

Например, споры некоторых бактерий непродолжительное время могут переносить температуру до $+180^{\circ}\text{C}$, а цисты простейших и коловраток, яйца круглых червей, семена и пыльца растений, споры прокариот после обезвоживания не утрачивают жизнеспособность и при температуре, близкой к абсолютному нулю ($-271,16^{\circ}\text{C}$) (рис. 108).

Переносить неблагоприятные условия организмы могут в состоянии анабиоза. **Анабиоз** (от греч. *анабиозис* – возвращение к жизни) – состояние организмов, при котором отсутствуют заметные проявления процессов жизнедеятельности в результате значительного замедления обмена веществ. Он сопровождается значительными потерями воды (до 75%). Когда же наступают благоприятные условия, организмы выходят из анабиоза и процессы жизнедеятельности возобновляются.

Способность к жизни при определенном диапазоне температур часто обеспечивает терморегуляция. **Терморегуляция** (от греч. *терме* – тепло и *регуло* – регулирую) – способность живых существ поддерживать постоянное соотношение между образованием тепла в организме (теплопродукцией) или его поглощением из внешней среды и потерями тепловой энергии (теплоотдачей).

Химическая терморегуляция обеспечивает увеличение образования тепла в ответ на снижение температуры среды обитания (например, благодаря быстрому расщеплению запасных органических соединений или сокращению мышц). **Физическая терморегуляция** обусловлена изменением уровня теплоотдачи (регуляция положения волоса-ного или перьевого покрова, диаметра капилляров кожи, потовыделения, испарения воды растениями и т.д.). Она возможна и благодаря изменению поведения животных, способных в холодную погоду собираться вместе, прятаться от неблагоприятных температур в почве, пещерах.

Каково значение влажности в жизни организмов? В процессе адаптаций к обитанию в наземно-воздушной среде у живых существ возникли приспособления к экономному потреблению и расходованию воды, что позволяет поддерживать ее содержание в организме на относительно постоянном уровне.

Например, у высших растений засушливых мест произрастания корни способны проникать на значительную глубину (сосна обыкновенная, верблюжья колючка), что позволяет использовать грунтовые воды. Корневая система может сильно разветвляться в верхних слоях почвы (кактусы), обеспечивая эффективное поглощение воды со значительной площади во время кратковременных дождей. У таких растений уменьшается площадь листовых пластинок, утолщается кутикула, уменьшается количество устьиц, листовые пластинки видоизменяются в иголки, а функцию фотосинтеза выполняет зеленый стебель (кактусы, верблюжья колючка). Некоторые растения способны накапливать воду в своих органах (кактусы, алоэ, молодило), а затем экономно ее использовать. Многолетние травянистые растения переживают засушливый период в виде подземных побегов (корневищ, луковиц и др.), тогда как их надземная часть отмирает (рис. 109). Деревья и кустарники уменьшают испарение, сбрасывая листья.

Животные получают влагу во время водопооя, с пищей и при расщеплении органических соединений,

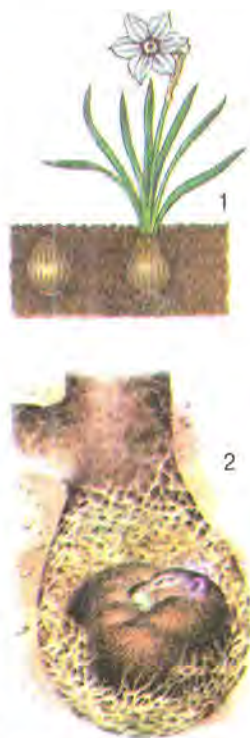


Рис. 109.
Адаптации
к переживанию
неблагоприятных
периодов:
1 – у растений;
2 – у животных

Состав газов нижних слоев атмосферы

→ Кислород (около 21%)

→ Углекислый газ (около 0,03%)

→ Азот (свыше 78%)

преимущественно жиров. В условиях засушливого климата удержанию влаги способствуют покровы, предотвращающие ее испарение (кутикула насекомых, чешуйки пресмыкающихся и др.), а также особые органы выделения наземных членистоногих. Кроме того, животные засушливых местообитаний часто активны ночью, когда воздух более влажный и прохладный, а на период длительной засухи они могут впадать в неактивное состояние (рис. 109). Крупные животные (антилопы, слоны) преодолевают значительные расстояния в поисках источников воды.

Каково значение газового состава атмосферы для обитателей суши? Главными компонентами нижних слоев атмосферы являются кислород (приблизительно 21%), углекислый газ (около 0,03%) и азот (свыше 78%). Вы уже знаете, что кислород необходим организмам для аэробного дыхания. В условиях нехватки или полного отсутствия кислорода могут выживать только организмы, способные получать энергию за счет бескислородного расщепления органических соединений (анаэробное дыхание). Повышение концентрации углекислого газа в атмосфере тормозит процессы дыхания, но до определенной степени повышает интенсивность фотосинтеза. Кроме того, углекислый газ имеет высокую теплоемкость, поэтому увеличение его концентрации повышает температуру атмосферы.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое среда обитания? Какие основные среды обитания освоили организмы? 2. Какую роль играет свет в обеспечении жизнедеятельности организмов? 3. Как организмы приспособились к обитанию в разных режимах освещенности? 4. Как температура влияет на процессы жизнедеятельности? 5. Как организмы приспосабливаются к разным температурным условиям? 6. Что такое анабиоз? Каково его биологическое значение? 7. Как организмы приспосабливаются к существованию в условиях дефицита влаги?

ПОДУМАЙТЕ

Почему во время переохлаждения млекопитающие, в том числе и человек, начинают дрожать?

§26 ВОДНАЯ СРЕДА ОБИТАНИЯ

ВСПОМНИТЕ

Что такое анабиоз? Чем обусловлена высокая теплоемкость воды?

Водная среда обитания по своим условиям значительно отличается от наземно-воздушной. Вода имеет

высокую плотность, меньшее содержание кислорода, значительные перепады давления. Кроме того, водоемы разных типов отличаются концентрацией солей, скоростью течения и т.д. Обитатели водоемов – **гидробионты** (от греч. *хидор* – вода и *бионтос* – живущий) – приспособились как к обитанию в водной среде вообще, так и к определенному типу водоема или зоне Мирового океана (рис. 110–112). Мировой океан образован собственно океаном и его периферическими частями – морями. Средняя его глубина составляет 3 760 м, а максимальная – 11 024 м.

Какие различают экологические группы гидробионтов? Гидробионты заселили все зоны Мирового океана. Организмы, обитающие в толще воды, входят в состав планктона и nekтона. **Планктонные** (от греч. *планктос* – блуждающий) **организмы** (некоторые бактерии, цианобактерии, водоросли, радиолярии, медузы, мелкие ракообразные, личинки костных рыб) не способны противостоять течениям, поэтому разносятся ими на большие расстояния. Их приспособления к обитанию в толще воды связаны с обеспечением плавучести: мелкие размеры, разнообразные выросты; уменьшение плотности тела (облегчение скелетных элементов, наличие газовых вакуолей, жировых включений и т.д.) (рис. 110).

Нектонные (от греч. *нектос* – плавающий) **организмы** (большинство рыб, головоногих моллюсков, китообразные) способны активно передвигаться в толще воды независимо от направления течений. Они имеют обтекаемую форму тела и хорошо развитые органы движения (рис. 111).

В состав **бентоса** (от греч. *бентос* – глубина) входят организмы, обитающие на поверхности или в толще дна водоемов (фораминиферы, коралловые полипы, круглые и малощетинковые черви, некоторые моллюски и ракообразные, иглокожие, придонные рыбы, некоторые водоросли, бактерии). Эти организмы имеют приспособления для передвижения по дну или прикрепления к нему, зарывания в его толщу.

Каковы основные свойства водной среды? Различные зоны Мирового океана отличаются по характеру действия экологических факторов, среди которых ведущая роль принадлежит температуре, освещенности, давлению, газовому составу и солености воды, рельефу дна.

Высокая удельная теплоемкость воды в отличие от воздуха обуславливает значительно меньшие колебания температуры в поверхностных слоях воды.



Рис. 110.
Организмы,
входящие в состав
планктона



Рис. 111.
Организмы,
входящие в состав
нектона:
1 – кальмар;
2 – карась

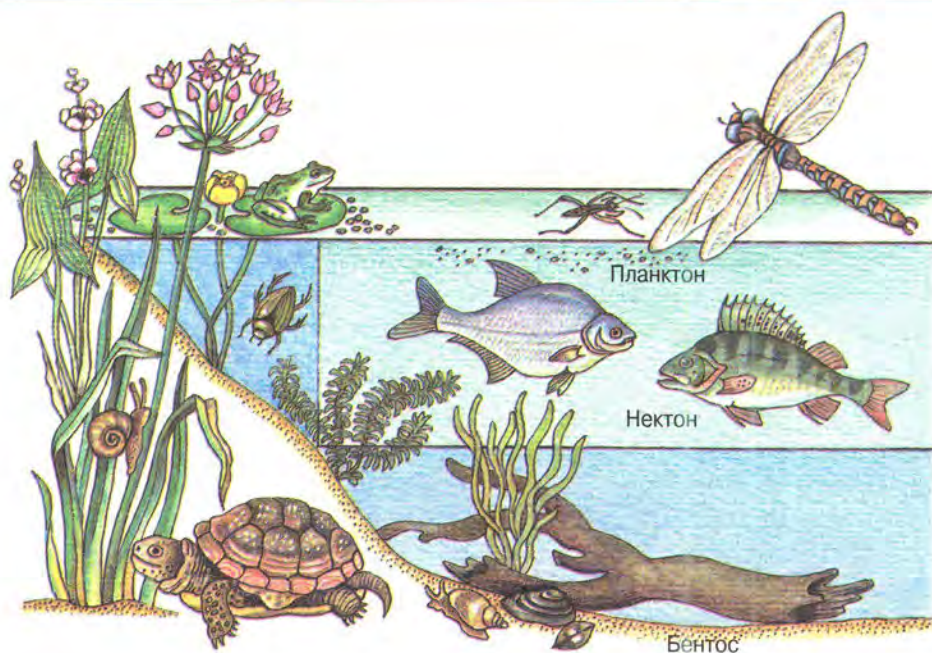


Рис. 112. Структура биоценоза озера

Так, на протяжении года колебания температуры в поверхностных слоях Мирового океана не превышают $10\text{--}15^\circ\text{C}$. На больших глубинах температура вообще постоянна — от $-1,5$ до -2°C . Однако водоемы разных типов отличаются по своему температурному режиму (рис. 113).

Освещенность водоемов быстро уменьшается с увеличением глубины. Как правило, на глубинах свыше 250 м фотосинтезирующие организмы существовать не могут. На максимальной глубине (268 м) были обнаружены только красные водоросли, способные улавливать рассеянный свет.

На глубины свыше 1500 м свет не проникает вообще. Некоторые глубоководные организмы (кишечнополостные, ракообразные, моллюски, рыбы) способны вырабатывать свет сами за счет окисления определенных липидов (рис. 114). Это явление получило название **биолюминесценции** (от греч. *биос* — жизнь и лат. *люмен* — свет). Световые сигналы позволяют глубоководным организмам собираться в стаи, отыскивать особей противоположного пола при размножении и т.д.

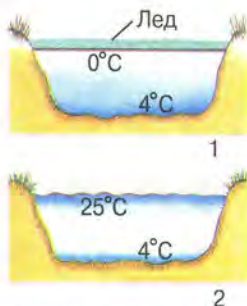


Рис. 113. Температурный режим пресного озера умеренной зоны: 1 — зима; 2 — лето

Водоемы разных типов отличаются по **солевому составу** воды. В океанической воде соленость относительно постоянная – 34–35 ‰*.

Поскольку соленость воды влияет на ее поступление в организм, то этот экологический фактор ограничивает распространение гидробионтов. Обитатели пресных водоемов выводят избыток воды из организма (одноклеточные – с помощью сократительных вакуолей, многоклеточные животные – органов выделения), обитатели соленых – сохраняют ее (например, благодаря непроницаемым для воды покровам). Только некоторые виды могут обитать в широком диапазоне солености воды (например, рачки-артемии).

Кислород, содержащийся в воде, поступает в нее из атмосферного воздуха, а также выделяется фотосинтезирующими организмами, обитающими в верхних слоях водоемов. С увеличением глубины концентрация кислорода в воде уменьшается, поэтому глубоководные организмы приспособлены к обитанию в условиях дефицита кислорода.

Плотность воды – один из ведущих факторов водной среды обитания организмов. С плотностью воды связано и давление: при погружении на каждые 10 м оно возрастает приблизительно на 1 атмосферу, а на больших глубинах может превышать 1000 атмосфер. Поэтому гидробионты приспособлены к обитанию на определенных глубинах и только отдельные виды (некоторые черви, иглокожие) способны существовать от приливо-отливной зоны до глубины в несколько тысяч метров.

На жизнь гидробионтов влияет и **вязкость воды**. Так, большая вязкость соленой воды, по сравнению с пресной, облегчает парение организмов в ее толще.

Как гидробионты адаптируются к пересыханию водоемов? Организмы, населяющие временные или периодически пересыхающие водоемы, приспособлены к переживанию длительных периодов отсутствия воды. Как правило, такие организмы имеют короткие периоды развития и за это время способны значительно увеличивать свою численность. Засушливый период они переживают в неактивном состоянии (фазы яйца, цисты, споры и т.д.). Например, яйца рачков-щитней в высушенном состоянии не утрачивают жизнеспособность до 8 лет.



Рис. 114.
Рыбы-удильщики со светящимися органами-приманками



Рис. 115.
Переживание периода пересыхания водоема рыбой чешуйчатником

*Символом ‰ обозначают промилле – десятую часть процента; 1 ‰ соответствует содержанию 1 г солей в 1 л воды.

На время засушливого периода некоторые организмы могут закапываться в дно (ресничные и малощетинковые черви, водные насекомые и их личинки, некоторые рыбы и др.), иногда образуя наружную защитную оболочку.

Например, двоякодышащая рыба – африканский чешуйчатник – способна закапываться в ил на глубину до 1 м. Вокруг себя она образует защитную капсулу из частиц ила, склеенных выделениями слизистых желез. В таком состоянии рыба может находиться до 9 месяцев (в условиях эксперимента – до 4 лет) и выходит из него только после того, как водоем заполняется водой (рис. 115). Аналогичным образом засуху переживают и рыбы наших пресных водоемов – выюны.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие абиотические факторы играют ведущую роль в водной среде? Как организмы адаптируются к их действию?
2. Какие адаптации существуют у гидробионтов для обитания в той или иной зоне Мирового океана? 3. Чем отличаются температурные режимы наземно-воздушной и водной сред обитания? 4. Какие группы организмов обитают в толще воды? Какие адаптации им присущи? 5. Что такое бенгос? Какие адаптации наблюдают у этих организмов? 6. Как гидробионты приспособлены к обитанию в периодически пересыхающих водоемах?

ПОДУМАЙТЕ

Почему из всех групп водорослей на наибольшую глубину могут проникать красные водоросли?

§27 ПОЧВА

ВСПОМНИТЕ

Что такое почва?

Каковы особенности почвы как среды обитания? Почва – это верхний плодородный слой твердой оболочки Земли (литосферы), образованный деятельностью живых организмов. Почва представляет собой систему полостей, заполненных водой или воздухом. Благодаря наличию воды условия жизни мелких организмов в почве напоминают условия жизни в водоемах. Влажность почвы всегда выше влажности воздуха, поэтому организмам легче переносить периоды засухи в почве.

Другой особенностью почвы как среды обитания является сравнительно небольшая амплитуда суточных и сезонных колебаний температуры (например, на глубине свыше 2 м сезонные колебания темпера-



Рис. 116.
Срез почвы

туры почти не ощущаются). Это дает организмам возможность переживать в глубине почвы в активном или неактивном состоянии периоды высоких или низких температур. Значительные запасы органических веществ почвы создают кормовую базу для разнообразных организмов.

Разные типы почв отличаются размерами почвенных частиц и содержанием органических веществ. Размеры почвенных частиц определяют пористость почв: чем они больше, тем больше диаметр пор. В свою очередь, размеры пор влияют на свойства почвы: в почвах с хорошо развитой пористостью легче проникают вглубь растворы солей и воздух и легче прокладывать ходы животным (например, ходы дождевых червей обнаруживали на глубине до 8 м).

Над почвой расположен слой **подстилки**, формирующейся в основном за счет растительного опада. При участии обитателей подстилки (бактерий, грибов, водорослей, животных) ее органические вещества активно перерабатываются, перемешиваются с минеральными и поступают в верхний слой почвы.

Верхний слой почвы – **гумусовый**. Он темноокрашенный и характеризуется высоким содержанием органических веществ. Именно этот слой определяет плодородие почвы, то есть обеспечивает растения водой и элементами питания. В среднем слое почвы оседают и перерабатываются вещества, вымытые из верхнего слоя. Нижний слой – это **материнская порода**, материал которой со временем измельчается и преобразуется в почву (рис. 116).

Состав почвенного воздуха значительно отличается от атмосферного: содержание углекислого газа в 10–100 раз выше, а кислорода – в несколько раз ниже. Поскольку кислород поступает в почву из атмосферного воздуха, с глубиной его содержание падает.

Какие группы организмов обитают в почве?

Разнообразие условий обитания обуславливает и разнообразие организмов, обитающих в почве (рис. 117). В ней находятся корневые системы и видоизмененные побеги высших растений. На поверхности и в верхних слоях почвы обитают водоросли (зеленые, диатомовые), грибы, лишайники, цианобактерии. Очень разнообразны почвенные бактерии. В почвах некоторых типов они могут проникать на глубину нескольких метров. Среди них есть автотрофы (преимущественно хемосинтетики) и гетеротрофы.

Почвенные грибы встречаются в почвах разных типов, там где есть запасы органики.

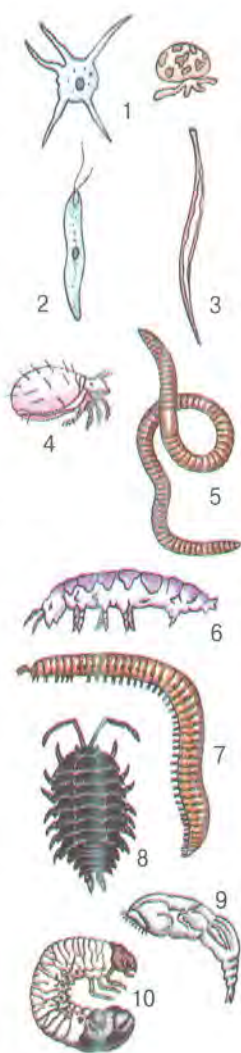


Рис. 117.
Обитатели почв:
1 – амёбы;
2 – жгутиконосец;
3 – нематода;
4 – клещ;
5 – дождевой червь;
6 – ногохвостка;
7 – многоножка-кивсак;
8 – мокрица;
9 – коловратка;
10 – личинка майского жука

Факторы, определяющие свойства почвы

→ Размер почвенных частиц

→ Состав почвенного воздуха

→ Содержание влаги

→ Соотношение органических и неорганических веществ

Среди животных есть постоянные обитатели почвы (круглые и малощетинковые черви, некоторые клещи, насекомые, кроты, землеройки, слепыши) и виды, обитающие в ней на протяжении большей части своего жизненного цикла (личинки майских жуков и т.д.). Некоторые виды животных обитают в почве только во время неблагоприятного периода (зимовки, засухи): насекомые, земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие.

Животные имеют определенные приспособления к обитанию в почве, прежде всего к передвижению в ней. Одни из них активно прокладывают ходы с помощью сокращения мускулатуры тела (дождевые черви), другие — роющих конечностей (медведки, кроты). Мелкие животные (простейшие, круглые черви, клещи) передвигаются по почвенным порам. Приспособлением к низкому содержанию кислорода в почве является их способность поглощать его через тонкие покровы (круглые и дождевые черви и т.д.). Нехватку кислорода, влаги или переувлажнение животные часто избегают путем вертикальных миграций (круглые и кольчатые черви, клещи, насекомые и др.).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое почва? 2. Каковы особенности почвы как среды обитания? 3. Какие группы организмов населяют почву? 4. Каковы приспособления организмов к обитанию в почве?

ПОДУМАЙТЕ

Чем можно объяснить то, что членистоногие, обитающие в глубоких слоях почвы, имеют более тонкие покровы, чем близкие им виды, населяющие поверхностные слои?

§28 ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ КАК ОСОБАЯ СРЕДА ОБИТАНИЯ

ВСПОМНИТЕ

Что такое симбиоз? Кто такие хозяин и паразит? Что такое простые и сложные жизненные циклы?

Организм как особая среда обитания по своим свойствам значительно отличается от остальных. Если на организмы, живущие на поверхности других, факторы окружающей среды влияют непосредственно, то на организмы, живущие внутри хозяина, эти факторы действуют только опосредованно. В роли хозяев могут быть любые организмы — от бактерий до цветковых растений и млекопитающих.

Что такое симбиоз? Все формы сосуществования различных видов организмов называют сим-

биозом (от греч. *сим* – вместе и *биос* – жизнь). Симбиоз может основываться на *пищевых взаимосвязях* (когда организм хозяина, остатки его пищи или продукты жизнедеятельности служат пищей симбионту) или *пространственных* (симбионт поселяется внутри или на поверхности организма хозяина или же организмы разных видов совместно используют определенные местообитания: норы, раковины и т.д.) (рис. 118).

Симбиоз может быть **обязательным**, когда существование обоих организмов или одного из них невозможно без другого (грибы, входящие в состав лишайников, ленточные черви – паразиты кишечника позвоночных животных и т.д.). При **необязательном симбиозе** организмы могут существовать вместе или отдельно друг от друга (например, актинии и раки-отшельники). В зависимости от характера взаимосвязей организмов различают разные типы симбиоза: паразитизм, комменсализм и мутуализм.

Что такое паразитизм? **Паразитизм** (от греч. *пара* – около и *ситос* – питание) – тип взаимосвязей между организмами различных видов, при котором один из них (паразит) длительное время использует другого (хозяина) как источник питания и среду обитания, частично или полностью возлагая на него регуляцию своих взаимоотношений с внешней средой. Паразитизм встречается среди разных групп организмов (рис. 119, 120): бактерий, грибов (головневые, мучнисто-росяные, спорынья), животных (простейшие, плоские и круглые черви, членистоногие) и даже растений (повилика, заразиха). Все вирусы – внутриклеточные паразиты.

Паразитизм – пример антагонистических взаимоотношений между организмами: хозяин с помощью иммунных и других защитных реакций старается избавиться от паразита, а тот, в свою очередь, – их ослабить или же полностью нейтрализовать. В некоторых случаях паразиты так влияют на иммунную систему хозяина, что она не различает их как чужеродные объекты и не вырабатывает по отношению к ним защитные реакции.

На протяжении совместного исторического развития паразит и хозяин приспосабливаются друг к другу, и острота их антагонистических взаимосвязей сглаживается. Это объясняется тем, что преждевременная гибель хозяина может вызвать и гибель самого паразита. Поэтому паразиты, у которых связи с организмом хозяина возникли исторически недавно (например, человек и вирус СПИДа), или же не-



Рис. 118.
Клубеньковые бактерии (1) на корнях бобового растения



Рис. 119.
Грибы – паразиты растений:
1 – головня пшеницы;
2 – трутовик



Рис. 120.
Паразиты человека
и животных:

- 1 – трипанозома;
- 2 – чесоточный клещ;
- 3 – вошь головная;
- 4 – трихинелла
(а – самка,
б – самец)

свойственны ему, как правило, приносят больше вреда, чем те, которые прошли с организмом хозяина длительную совместную эволюцию (например, бычий цепень и человек).

Существование в такой специфической среде, как организм хозяина, обуславливает формирование у паразитов особых адаптаций. Для паразитов характерны упрощение или полная редукция определенных органов или их систем (пищеварительной, нервной, органов чувств). В то же время у паразитов, как правило, хорошо развиты органы прикрепления (присоски, крючья и т.д.) и половая система (например, в члениках некоторых видов ленточных червей закладывается от 2 до 14 наборов мужских и женских половых органов). Для большинства паразитов характерна значительная плодовитость. Например, самка человеческой аскариды откладывает до 240 000 яиц в сутки, а бычий цепень на протяжении всей жизни (до 18 лет) – свыше 10 млрд. Это объясняется гибелью большого количества паразитов до завершения цикла развития.

Для многих паразитов характерны сложные жизненные циклы, сопровождающиеся сменой поколений, хозяев и сред обитания, что обеспечивает их распространение.

Паразиты, проникая в разнообразные органы и ткани организма хозяина, обеспечены значительными запасами пищи. Многие виды паразитов внутренних органов обитают в условиях недостатка или отсутствия свободного кислорода, в результате чего у них преобладают процессы бескислородного расщепления запасных питательных веществ (в основном гликогена).

Роль паразитов в жизни человека, животных и культурных растений, конечно, понятна. Но какова же их роль в природе? Одни из них, не приносящие заметного вреда местным видам, могут вызывать тяжелые заболевания особей видов, нехарактерных данным сообществам. Например, паразитирование трипанозом в крови антилоп проходит без видимых последствий для хозяина, однако, попадая в организм человека, они вызывают смертельно опасную сонную болезнь. Таким образом, паразиты как бы «защищают» экосистемы от проникновения новых видов. Другие паразиты, вредные для видов местных экосистем, регулируют их численность, предотвращая чрезмерное возрастание численности популяций хозяина (например, чумная бацилла в поселениях сурков и других грызунов).

Что характерно для комменсализма? Комменсализм (от лат. *ком* – вместе и *менса* – стол, трапеза) – такой тип взаимоотношений между организмами разных видов, при котором один из них (*комменсал*) использует организм, жилище, остатки пищи или продукты жизнедеятельности другого (хозяина), не нанося ему заметного вреда. Однако и пользы комменсал организму хозяина не приносит. Примером комменсализма служит поселение небольшого краба (пинниксы) в мантийной полости двустворчатого моллюска (гребешка), где он питается остатками пищи хозяина.

Комменсализм может осуществляться в форме **квартирантства** или **нахлебничества**. В первом случае комменсал использует для поселения организм хозяина или часть его жилища, во втором – питается остатками пищи хозяина или продуктами его жизнедеятельности.

Примером квартирантства служат орхидеи, поселяющиеся на стволах деревьев (*рис. 121*), а нахлебничества – инфузории, обитающие в желудке жвачных животных и питающиеся симбиотическими бактериями. Один из средиземноморских крабов (меллия) постоянно держит в клешнях двух актиний (*рис. 121*), потребляя часть пищи, которую они поймали.

В некоторых случаях комменсал может наносить вред хозяину. Так, гаттерия (пресмыкающееся, напоминающее ящерицу), обитающая в гнездах буревестников на островах Новой Зеландии, питается различными беспозвоночными животными, однако в некоторых случаях может поедать яйца и птенцов.

Что такое мутуализм? Мутуализм (от лат. *мутуус* – взаимный) – такой тип сосуществования различных видов, от которого они получают взаимную выгоду. Часто виды, находящиеся в мутуалистических взаимоотношениях, не могут существовать друг без друга. Например, некоторые одноклеточные жгутиконосцы постоянно обитают в кишечнике насекомых (тараканов, термитов и т.д.). Жгутиконосцы вырабатывают специальный фермент, расщепляющий целлюлозу до простых сахаров, легко усваиваемых организмом насекомого. Поставляя хозяину питательные вещества, эти простейшие находят в их кишечнике пищу и защиту от неблагоприятных условий окружающей среды. Другими примерами мутуализма служат взаимоотношения актинии и рака-отшельника (*рис. 122*), а также клубеньковых



Рис. 121.
Комменсализм:
1 – орхидея на
стволе дерева;
2 – краб-меллия
с актиниями

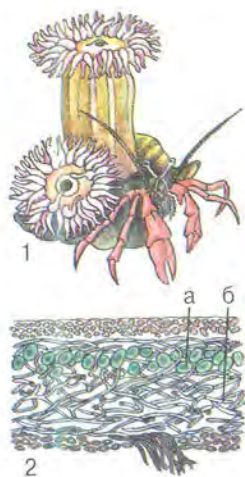


Рис. 122.
Мутуализм:
1 – актиния
на раковине
рака-отшельника;
2 – лишайник
(а – клетки
водоросли,
б – грибница)

Основные формы симбиоза

Мутуализм

Комменсализм

Паразитизм

бактерий и корневой системы бобовых растений. Так, рак-отшельник является средством передвижения для актинии, что лучше обеспечивает ее пищей, а актиния, в свою очередь, благодаря своим стрекательным клеткам, обеспечивает надежную защиту рака. Клубеньковые бактерии, поселяясь в клетках корневой системы бобовых растений, поставляют им азот, то есть превращают атмосферный азот в такие химические соединения, которые могут усвоить растения. В свою очередь, бактерии получают от растения необходимые им органические вещества (рис. 118).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое симбиоз? Какие формы симбиоза вам известны? 2. Что общего и отличного между паразитизмом и комменсализмом? 3. Какие приспособления имеют паразиты к обитанию в организме хозяина? 4. Какова роль паразитов в природе? 5. Что такое комменсализм? Приведите примеры. 6. Что такое мутуализм? Приведите примеры.

ПОДУМАЙТЕ

Почему паразиты внутренних органов часто запасают много гликогена?

§29 АДАПТИВНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ ОРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Что такое фотопериодизм? С чем связаны смены сезонов года?

Типы биологических адаптивных ритмов

Суточные

Приливо-отливные

Сезонные

Годичные

Что такое адаптивные биологические ритмы?

Одно из наиболее общих явлений, происходящих в природе – это **сезонная периодичность**. Наиболее четко она выражена в умеренных и северных широтах, обуславливая четкую ритмичность жизни организмов. У обитателей тропиков сезонные изменения проявляются не так четко, хотя и могут быть обусловлены чередованием периодов дождей и засух. Как вам известно, вращение Земли вокруг Солнца и вокруг своей оси, а также Луны вокруг Земли обуславливают периодические изменения светового режима, температуры, влажности воздуха, морские приливы и отливы.

Периодические изменения интенсивности экологических факторов влияют на формирование у живых организмов **адаптивных биологических ритмов**: суточных, приливо-отливных, сезонных, годичных (рис. 123). С этими ритмами связано явление «**биологических часов**» – способности организ-

мов реагировать на течение времени. Механизмы этого явления еще окончательно не выяснены, но, несомненно, оно имеет важное биологическое значение, поскольку позволяет согласовывать физиологические процессы организмов с изменениями в среде обитания.

Что такое суточные ритмы? В результате вращения Земли вокруг своей оси дважды в сутки изменяется освещенность, что вызывает колебания температуры, влажности и других абиотических факторов, влияющих на активность организмов. В частности, освещенность определяет периодичность процессов фотосинтеза, испарения воды растениями, время открывания и закрывания цветков и др. Вы уже знаете, что смена дня и ночи влияет на интенсивность процессов жизнедеятельности животных (рис. 123): двигательной активности, питания, интенсивности обмена веществ и т.д. У человека обнаружено свыше 100 жизненных функций, интенсивность которых зависит от времени суток.

Чем обусловлены приливо-отливные ритмы? Приливо-отливные ритмы обусловлены обращением Луны вокруг Земли. Особенно четко они прослеживаются у обитателей приливо-отливной зоны. На протяжении лунных суток (24 часа 50 минут) наблюдают по два прилива и отлива. Во время отливов обитатели этой зоны закрывают свои раковины (моллюски), домики (усоногие раки, некоторые многощетинковые черви), закапываются в песок. Некоторые виды (например, манящий краб) при этом изменяют свою окраску. С ритмом приливов и отливов связано и размножение некоторых обитателей этой зоны.

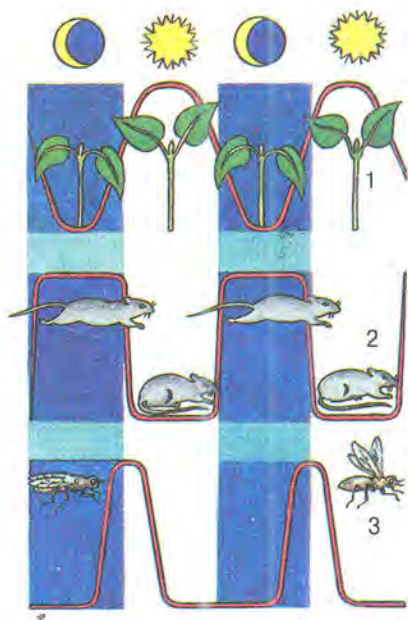


Рис. 123.
Суточные ритмы активности растений и животных: 1 – бобовое растение; 2 – крыса; 3 – комнатная муха

Самки рыбы атерины-грунион, обитающей у побережья Калифорнии, во время высоких приливов подплывают к берегу и закапывают в песок икру, а после нереста возвращаются в море. Личинки выходят из икринок во время следующего высокого прилива. Таким образом, нерест атерины-грунион зависит от определенной фазы Луны. С фазами луны связано и размножение многощетинковых червей, например тихоокеанского палоло (рис. 124).

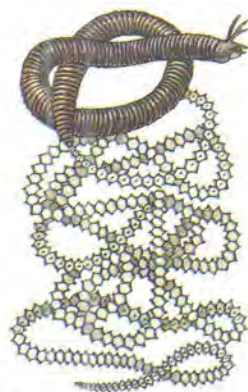


Рис. 124.
Размножение тихоокеанского палоло происходит в определенные фазы Луны

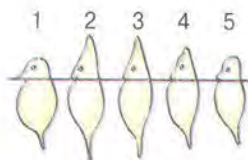


Рис. 125.
Сезонные
изменения формы
головы у дафний:
1 – май;
2 – июнь;
3 – июль;
4 – сентябрь;
5 – январь



1



2

Рис. 126.
Сезонные
изменения
у растений:
1 – лето; 2 – зима

Что такое сезонные ритмы? Сезонные ритмы связаны с обращением Земли вокруг Солнца, что обуславливает годовые циклы изменений климатических условий. С определенными сезонами года у организмов связаны периоды размножения, развития, состояние зимнего покоя, у животных – линьки, миграции, спячки, а у листопадных растений – ежегодная смена листьев. Сезонные ритмы влияют не только на жизненные процессы организмов, но и на их строение. Например, у дафний и тлей на протяжении года у разных поколений закономерно изменяются размеры тела и особенности строения определенных его частей (рис. 125).

У многих организмов наблюдаются менее четко выраженные **многолетние циклы**, связанные с непериодическими изменениями солнечной активности на протяжении нескольких лет: например, массовые размножения перелетной саранчи и некоторых других животных.

Каково биологическое значение фотопериодизма? Одним из ведущих факторов, влияющих на биологические ритмы организмов, является **фотопериод** – продолжительность светового периода суток. Реакции организмов на изменения фотопериода получили название **фотопериодизм** (от греч. *фотос* – свет и *периодос* – чередование). Продолжительность светового периода суток – один из самых стабильных экологических факторов, поскольку она всегда постоянна в данном месте и в определенный день года. Зато другие факторы (температура, влажность, давление и т.д.) могут изменяться даже на протяжении суток.

Способность организмов реагировать на изменения продолжительности светового периода суток дает им возможность заблаговременно приспособиться к сезонным изменениям условий среды обитания. Явление фотопериодизма присуще разным группам организмов, но наиболее четко выражено у видов, обитающих в условиях резких сезонных изменений (рис. 126).

Исследование фотопериодизма имеет важное практическое значение. Изменяя продолжительность светового периода в условиях искусственного содержания домашних животных и культурных растений, можно регулировать процессы их роста и развития, повышать продуктивность, стимулировать размножение и т.д.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Чем обусловлены сезонные явления в жизни организмов?
2. Что такое суточные ритмы? Как они влияют на жизнедеятельность организмов?
3. Что такое явление «биологических часов»? Каково его значение в жизни организмов?
4. Как организмы приспосабливаются к приливно-отливным ритмам?
5. Что такое фотопериодизм? Каково его биологическое значение?

ПОДУМАЙТЕ

Почему сезонные изменения интенсивности процессов жизнедеятельности обитателей тропиков выражены не так четко, как у организмов умеренных широт?

§30 ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА И ЕГО ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА

ВСПОМНИТЕ

Что такое вид и популяция?

Что такое экологическая характеристика вида? Каждый биологический вид в процессе своего исторического развития приспосабливается к определенным условиям обитания, что определяет его ареал. Взаимодействие популяций вида с комплексом экологических факторов среды обитания, в том числе и с популяциями других видов, определяет место его популяций в системе биогеоценоза – экологическую нишу.

Экологическая ниша – это пространственное и трофическое положение популяции данного вида в биогеоценозе, комплекс его взаимосвязей с другими видами и требований к условиям среды обитания. Чем ближе экологические ниши популяций определенных видов в одном биогеоценозе, тем острее конкуренция между ними за необходимые ресурсы. В результате такой конкуренции или один вид вытесняет другой из биогеоценоза, или ее острота снижается благодаря расхождению требований обоих видов относительно характера пищи (рис. 127), пространственного размещения (например, ярусность у растений), времени размножения и т.д. Популяции видов с широкими экологическими возможностями в различных биогеоценозах могут занимать разные экологические ниши. Совокупность экологических ниш, занимаемых разными популяциями определенного вида в различных биогеоценозах, составляет **экологическую характеристику вида**. Иными словами, экологическая характеристика вида определяется отношением его популяций

Показатели, характеризующие состояние популяции

Численность

Занимаемые площадь или объем

Плотность

Биомасса

Рождаемость

Смертность

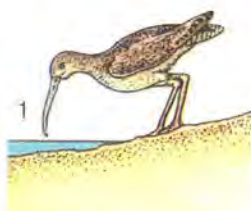


Рис. 127.
Околоводные (1,2)
и водоплавающие
(3) птицы,
занимающие
разные
экологические
ниши

ко всему комплексу экологических факторов, с которыми они взаимодействуют.

Экологическую нишу не следует путать с местобитанием вида. **Местообитание вида** – это часть пространства в биогеоценозах, населенная популяциями данного вида, которая обеспечивает их необходимыми ресурсами и условиями существования.

Какова структура вида? На территории, которую занимает вид, отдельные особи собраны в группы – популяции. **Популяция** (от лат. *популюс* – народ, население) – это совокупность особей одного вида, продолжительное время обитающих в определенной части его ареала частично или полностью изолированно от других подобных группировок.

Существование вида в форме популяций связано с неравномерностью распределения по территории, которую он занимает, благоприятных условий обитания в пределах ареала. Например, белка обыкновенная распространена в Евразии, но обитает только в лесах определенных типов, которые разделены другими растительными сообществами, реками, горными цепями и т.д. Каждый из таких лесов имеет одну или несколько популяций белки обыкновенной. Поэтому, чем разнообразнее условия обитания на территории, занимаемой видом, тем большее количество популяций входит в его состав.

Степень обособленности популяций может быть различной. При существовании значительных географических преград популяции одного вида могут быть полностью обособлены друг от друга (например, популяции рыб из разных озер). Если же условия существования на территории, занимаемой видом, более или менее однородны, то границы между отдельными популяциями могут быть выражены нечетко (популяции грызунов, обитающих в степях и пустынях).

Популяция как **структурная единица вида** характеризуется определенными показателями. Так, каждая популяция имеет определенную *численность*, то есть количество особей, которые входят в ее состав. Популяция в биогеоценозе занимает определенную *площадь* или *объем* (популяции обитателей водоемов). *Плотность популяции* определяется средним числом особей, которые приходятся на единицу площади или объема. *Биомасса* – это масса особей в пересчете на единицу площади или объема.

Рождаемость – это количество особей популяции, родившихся за единицу времени, а *смертность* – количество особей, умерших за это же время. Разность между рождаемостью и смертностью составляет *прирост популяции*.

Каковы особенности структуры популяции?

Каждая популяция характеризуется определенной структурой: половой, возрастной, пространственной. Структура популяции имеет приспособительное значение, поскольку формируется в результате взаимодействия особей популяции с условиями среды обитания. Она динамична, то есть изменения условий среды обитания вызывают соответствующие изменения структуры популяции.

Половая структура зависит от соотношений особей разных полов, а **возрастная** – от распределения особей по возрастным группам. Это очень важный показатель состояния популяции. Так, резкое сокращение доли неполовозрелых особей свидетельствует о возможном снижении численности популяции в будущем, когда эти особи станут половозрелыми и дадут малочисленное потомство. Распределение особей популяции по территории, которую она занимает, определяет ее **пространственную структуру**.

Этологическая структура популяции – это система взаимосвязей между особями, проявляющаяся в их поведении. Наука о биологических основах поведения животных называется *этология* (от греч. *этнос* – характер, нрав и *логос*). Особям разных видов присущ одиночный или групповой образ жизни. В первом случае особи популяции более или менее разобщены пространственно и собираются вместе только на период размножения, миграции и т.д. (скорпионы, тетерева, криквы). Групповой образ жизни связан с образованием постоянных семей, колоний, стай, стад и т.д. Совместное обитание организмов в виде постоянных групп позволяет лучше приспособиться к условиям обитания (защита от хищников, эффективная охота, выживание молодняка и т.д.). Как правило, в этих сообществах каждая особь занимает определенное положение (ранг), определяющее очередность доступа к пище, участие (или неучастие) в размножении и т.д. (рис. 128).



Рис. 128.
Поведение волков,
определяемое их
рангом в стае

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое экологическая ниша?
2. Что такое местообитание вида?
3. Что такое популяция?
4. Какие показатели характеризуют состояние популяции?
5. Что такое структура популяции? Чем она определяется?

От чего зависит степень обособленности популяций? Почему вид существует в виде системы популяций?

§31 ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ

ВСПОМНИТЕ

Какие факторы влияют на численность популяций? Что такое стресс?

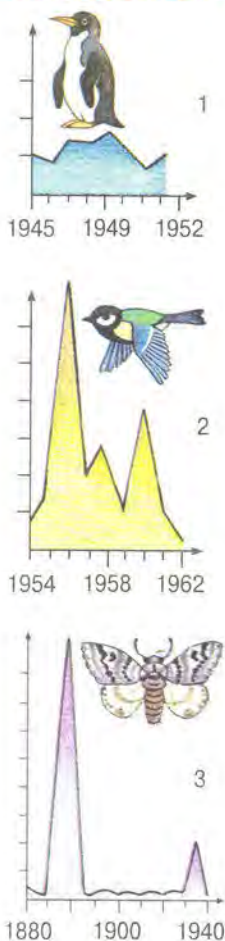


Рис. 129. Многолетние колебания численности популяций: 1 – пингвина (особей в колонии); 2 – синицы большой (пар на 10 га); 3 – соснового шелкопряда (зимующих личинок на 100 м²)

Что такое популяционные волны? Численность и плотность популяций, обитающих даже в стабильных условиях, могут периодически или непериодически изменяться под влиянием разнообразных факторов. *Колебания численности популяций получили название популяционных волн, или волн жизни* (рис. 129). Это понятие ввел российский биолог С.С. Четвериков (1880–1959).

Популяционные волны могут быть сезонными или несезонными. **Сезонные популяционные волны** обусловлены особенностями жизненных циклов организмов или сезонными изменениями климатических факторов. Например, в среде обитания с четко выраженными сезонными изменениями условий, размножение организмов, как правило, приходится на благоприятный период года, а в неблагоприятные, наоборот, наблюдается повышенная смертность, особенно видов с непродолжительным сроком жизни. Например, периоды размножения насекомых приходятся на конец весны – лето, а в конце осени и зимой значительная часть особей популяции погибает.

Несезонные популяционные волны могут быть вызваны изменением интенсивности действия разных экологических факторов (например, направленные на протяжении длительного исторического периода изменения климатических факторов, интенсивное влияние хищников или паразитов, хозяйственная деятельность человека).

Как регулируется численность популяции? Вы знаете, что численность популяции зависит от уровня рождаемости и смертности особей. Если интенсивность рождаемости превысит смертность, то прирост популяции будет положительным, если же наоборот – отрицательным. Если прирост популяции будет длительное время оставаться отрицательным, то это может послужить причиной ее исчезновения.

Рождаемость и смертность особей популяции зависит от множества факторов, в первую очередь от

ресурсов, необходимых для ее нормального функционирования (наличие пищи, воды, мест гнездования). При низкой плотности популяции, когда имеются излишние ресурсы, необходимые для ее существования, рождаемость будет превышать смертность, при слишком высокой – наоборот. Чрезмерный рост плотности популяции приводит к истощению ресурсов среды обитания и поэтому является отрицательным явлением.

Теоретически для каждого комплекса условий обитания существует определенная оптимальная плотность популяции того или иного вида, при которой рождаемость и смертность будут уравниваться друг друга. В этом случае не происходит ни роста, ни сокращения численности особей популяции. Такое уравновешенное состояние популяции отвечает понятию емкости среды обитания. **Емкость среды обитания** – это ее возможность обеспечить нормальную жизнедеятельность определенному количеству особей популяции без заметных нарушений в окружающей среде. При этом уровень потребления ресурсов должен уравниваться их возобновлением. Как только плотность популяции становится выше или ниже определенного уровня, в ней возникают процессы саморегуляции. Они приводят этот показатель в соответствие с емкостью среды обитания, что проявляется в виде популяционных волн.

Плотность популяций зависит от изменений **интенсивности действия климатических факторов**. Популяции растений и животных, имеющих длительный период индивидуального развития, как правило, характеризуются относительно медленными темпами размножения и сравнительно слабой чувствительностью к изменению климатических факторов. Изменения численности популяций таких видов значительно растянуты во времени: периоды роста численности и ее спада наблюдаются раз в несколько лет. Так, исследования изменений численности популяций рыси показали, что ее максимумы наблюдаются приблизительно раз в 10 лет (рис. 130).

Организмы с непродолжительными периодами индивидуального развития, как правило, способны к интенсивному размножению. Они более чувствительны к изменениям условий обитания и их численность может значительно изменяться на протяжении непродолжительного отрезка времени.

На изменения численности популяций также влияют **взаимосвязи с популяциями других видов**.

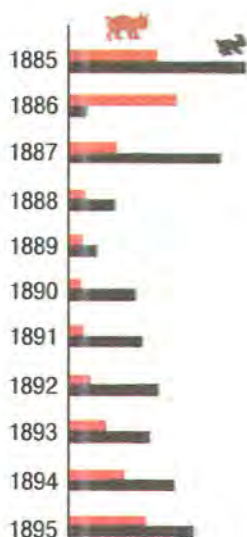


Рис. 130.
Многолетние сопряженные колебания численности популяций рыси и зайца



Рис. 131.
Медведь метит свою территорию

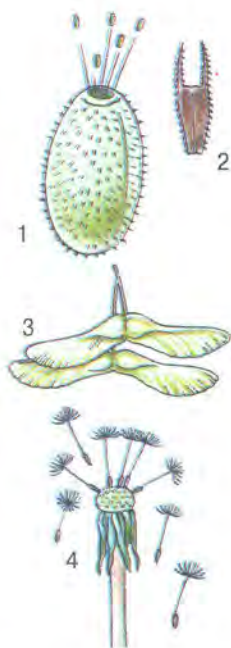


Рис. 132.
Приспособления к
распространению
семян у растений:
1 – бешеный огурец;
2 – прицепка череды;
3 – двукрылка клена;
4 – летучки
одуванчика

Так, численность популяций паразитов зависит от численности популяций их хозяев, популяций хищников – от популяций жертвы и т.д.

Плотности популяций животных регулируются их территориальным поведением. Например, у некоторых млекопитающих (бурых медведей, тигров, зубров) отдельные особи или семьи занимают определенные участки, которые они метят с помощью пахучих веществ или царапин на стволах деревьев и охраняют (рис. 131). Благодаря этому плотность популяции определяется количеством участков, пригодных для обитания.

Регуляции численности популяций животных способствуют физиологические процессы, в частности стрессовое поведение. Когда плотность популяции превысит некоторый уровень, у ее особей наблюдают задержку роста и полового созревания, повышенную агрессивность, поедание особей своего вида (каннибализм).

Избежать перенаселенности помогает **расселение** (рис. 132), когда часть особей популяции мигрирует на незанятые территории или в другие популяции с низкой плотностью. Особенно интенсивное расселение происходит в годы массового размножения организмов. Например, перелетная саранча образует многочисленные стаи, способные перемещаться на значительные расстояния.

Что такое гомеостаз популяций? Вследствие приспособления к условиям обитания у видов выработались разнообразные механизмы, позволяющие избегать неограниченного роста численности и, следовательно, перенаселения и истощения ресурсов среды обитания. Они способствуют поддержанию плотности популяции на относительно постоянном уровне, особенно у видов с длительными периодами индивидуального развития. *Поддержание численности популяции на определенном, оптимальном для данной среды обитания, уровне называют гомеостазом популяции.* На гомеостаз популяции влияют абиотические факторы, а также межвидовые и внутривидовые взаимосвязи.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое популяционные волны? 2. От чего зависят рождаемость и смертность особей популяции? 3. Как регулируется численность популяций? 4. Что такое емкость среды обитания? 5. Что такое гомеостаз популяции?

ПОДУМАЙТЕ

Каким образом особенности жизненного цикла организмов влияют на характер популяционных волн?

§32 БИОЦЕНОЗ И ЕГО СТРУКТУРА

ВСПОМНИТЕ

Что такое ярусность? Какие организмы называют автотрофами, а какие – гетеротрофами?

Популяции различных видов существуют в природе не обособленно, а связаны между собой разнообразными взаимосвязями. Благодаря этому формируются сообщества – определенные совокупности популяций разных видов, взаимосвязанных между собой. Каждый вид может существовать в форме популяций только благодаря связям с популяциями других видов. В результате этих взаимосвязей между видами, населяющими участок местности с однородными условиями существования, формируются биоценозы.

Что такое биоценоз? Биоценоз* (от греч. *биос* – жизнь и *койнос* – общий) – *сообщество взаимосвязанных между собой популяций организмов различных видов, населяющих участок местности с однородными условиями обитания*. Основу биоценозов составляют фотосинтезирующие организмы (преимущественно зеленые растения). Растительные сообщества – **фитоценозы** (от греч. *фитон* – растение и *койнос*) – определяют границы биоценозов (например, биоценоз соснового леса, ковыльной степи). Водные биоценозы расположены в однородных участках водоемов (например, биоценозы приливно-отливной зоны). Каждый биоценоз характеризуется определенным видовым разнообразием, биомассой, продуктивностью, плотностью видовых популяций, площадью или объемом, которые он занимает.

Видовое разнообразие биоценоза определяется количеством видов, популяции которых входят в его состав. Существуют биоценозы с незначительным (пустыни, тундра) и богатым (тропические леса, коралловые рифы) видовым разнообразием. Виды, входящие в состав биоценоза, имеют разную численность. Наиболее многочисленные виды называют **доминирующими**. Они определяют характер биоценоза в целом (например, виды ковыля в ковыльной степи, дуб и граб в дубово-грабовом лесу). Есть виды, создающие необходимые условия для существования других и играющие ведущую роль в структуре и фун-

Характеристика
биоценоза

Видовое
разнообразие

Биомасса

Продук-
тивность

Плотность

Занимаемые
площадь
или объем

*Это понятие предложил в конце XIX столетия немецкий ученый Карл Мебиус.



Рис. 133.
Подземная
ярусность

кционировании биоценоза. Например, сосна обыкновенная, способная поселяться на песках, создает условия для поселения там и других видов растений.

Биомасса биоценоза – суммарная масса особей разных видов в перерасчете на единицу площади или объема. Каждый биоценоз характеризуется определенной **продуктивностью** – биомассой, созданной за единицу времени. Различают продуктивность первичную и вторичную. Первичная продуктивность – это биомасса, созданная за единицу времени автотрофными организмами, вторичная – гетеротрофными.

Какова структура биоценоза? Каждый биоценоз имеет определенную структуру: видовую, пространственную, экологическую. **Видовая структура** обусловлена как видовым разнообразием, так и соотношением численности и плотности популяций отдельных видов.

Пространственная структура определяется, в первую очередь, пространственным расположением разных видов растений – **ярусностью**. Различают *надземную и подземную ярусность* (рис. 133, 134). Ярусное расположение растений в биоценозе снижает конкуренцию растений за свет: верхние ярусы занимают, как правило, светолюбивые виды, а нижние – теневыносливые и тенелюбивые. Ярусное расположение растений влияет также и на пространственное расположение популяций животных, которые трофически или пространственно связаны с растительностью.



Рис. 134. Надземная ярусность смешанного леса

Экологическая структура определяется определенным соотношением популяций разных экологических групп организмов (их жизненных форм). По типу питания все организмы делят на автотрофы, гетеротрофы и миксотрофы. **Миксотрофы** (от греч. *миксис* – смешение и *трофе* – пища) – организмы, способные синтезировать органические соединения из неорганических и потреблять готовые органические вещества (эвглена зеленая, хламидомонада и др.).

Среди гетеротрофов выделяют сапротрофов, хищников, паразитов и фитофагов. **Сапротрофы** – организмы, питающиеся остатками других организмов или продуктами их жизнедеятельности. **Хищники** – животные (иногда растения), которые ловят, умерщвляют и поедают других животных. В отличие от хищников, **паразиты** длительное время используют организм хозяина как среду обитания и источник питания. Организмы, питающиеся растениями, называют **фитофагами** (от греч. *фитон* – растение и *фагос* – поедать). Гетеротрофные организмы, способные питаться разной по происхождению пищей, называют **полифагами** (от греч. *поли* – многочисленный и *фагос*). Например, бурый медведь питается и как хищник, и как фитофаг; широкий спектр кормов и у таких животных, как кабан, серая крыса, рыжий таракан и другие.

Какие взаимосвязи существуют между организмами в биоценозах? Все популяции организмов, входящие в состав определенного биогеоценоза, между собой взаимосвязаны. Связи между популяциями разных видов в биоценозе можно разделить на антагонистические, мутуалистические и нейтральные.

При **антагонистических взаимосвязях** (например, конкуренции, паразитизме, хищничестве) каждая из взаимодействующих популяций различных видов ощущает отрицательное влияние другой.

Конкуренция (от лат. *конкурентиио* – сталкиваться) – взаимосвязи между популяциями одного (**внутривидовая**) или разных (**межвидовая**) видов, при которых использование определенного ресурса окружающей среды одними из них уменьшают его доступность для других. Формы конкурентных взаимоотношений могут быть разнообразными – от прямой борьбы до опосредованного влияния (например, охота различных видов хищников на популяцию общей жертвы). Наиболее острая конкуренция происходит между представителями одного вида или разных



Рис. 135.
Виды славков, различающиеся зонами питания:
1 – славка Блекберна;
2 – каштановая древесная славка;
3 – желтоголовая древесная славка

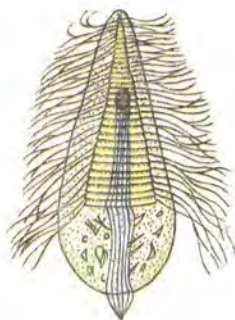


Рис. 136.
Мутуалистический
жгутиконосец
из кишечника
термита

видов со сходными экологическими требованиями. Согласно **закону конкурентного исключения**, популяции двух видов с общими экологическими потребностями не могут длительное время сосуществовать в одном биоценозе. В результате такой конкуренции или один, более конкурентоспособный, вид вытеснит другой, или их экологические ниши разойдутся (рис. 135).

Например, на протяжении XX столетия на территории Украины наблюдалось вытеснение широкопалого речного рака узкопалым. Первый из них, доминировавший в водоемах в начале века, теперь встречается только в реках северной части страны и занесен в Красную книгу Украины. После массовой гибели широкопалого рака в результате вирусного заболевания (рачьей чумы) в пресных водоемах его место занял узкопалый речной рак. Этот вид оказался более стойким к всё возрастающему антропогенному влиянию: он менее требователен к чистоте воды, содержанию в ней кислорода и более плодовитый.

Типы взаимосвязей между популяциями в биогеоценозе

Взаимо-
выгодные (му-
туа-
листические)

Нейтральные

Сезонные

Антаго-
нистические

При **нейтральных взаимосвязях** существование на общей территории популяций двух видов каждый из них не ощущает на себе непосредственного отрицательного или положительного влияния другого. Например, хищники, которые питаются разными видами добычи, не конкурируют между собой.

При **мутуалистических (взаимовыгодных) взаимосвязях** каждый из взаимодействующих видов получает пользу. Вы помните о взаимосвязях клубеньковых бактерий и бобовых растений, жгутиковых одноклеточных животных, обитающих в кишечнике некоторых насекомых (рис. 136).

Следовательно, между популяциями разных видов, входящих в состав определенного биоценоза, возникают сложные и разнообразные взаимосвязи, которые могут быть более или менее тесными. Их совокупность обеспечивает функционирование биоценоза как единой целостной системы и его саморегуляцию.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое биоценоз?
2. Какие показатели характеризуют биоценоз?
3. Какие виды называют доминирующими?
4. Какова роль доминирующих видов в формировании и функционировании биоценозов?
5. Какой может быть структура биоценоза?
6. Что такое продуктивность биоценоза? Чем первичная продуктивность отличается от вторичной?
7. На какие экологические группы делят организмы по типу питания?
8. Какие типы взаимосвязей возникают между популяциями в биоценозе?

ПОДУМАЙТЕ

Чем можно объяснить, что доминирование отдельных видов четче выражено в биоценозах с небольшим видовым разнообразием, чем в тех, которые характеризуются значительным видовым разнообразием?

§33 БИОГЕОЦЕНОЗ И ЭКОСИСТЕМА

ВСПОМНИТЕ

Что такое комменсализм и мутуализм? Что такое гомеостаз, автотрофы и гетеротрофы?

Что общего и отличного между биогеоценозом и экосистемой?

Популяции видов, входящих в состав биоценоза, тесно связаны не только между собой, но и с условиями физической среды обитания (то есть неживой природой). В частности, они получают из окружающей среды вещества, необходимые для обеспечения их жизнедеятельности и выделяют туда конечные продукты обмена веществ. Таким образом, сообщества организмов образуют с физической средой обитания единую функциональную систему – экосистему.

Понятие «экосистема» предложил в 1935 году английский эколог Артур Джордж Тенсли (1871–1955). Экосистемы он рассматривал как функциональные единицы природы нашей планеты, которые могут охватывать любые участки биосферы. **Экосистема** (от греч. *ойкос* – жилище, местопребывание и *система*) – совокупность популяций организмов различных видов, взаимодействующих между собой и с неживой природой таким образом, что внутри системы возникают потоки энергии и круговорот веществ. Это обеспечивает ее функционирование как единой целостной многокомпонентной системы. **Круговорот веществ** – это обмен веществами между абиотической (неживой) и биотической (живой) частями экосистем.



1



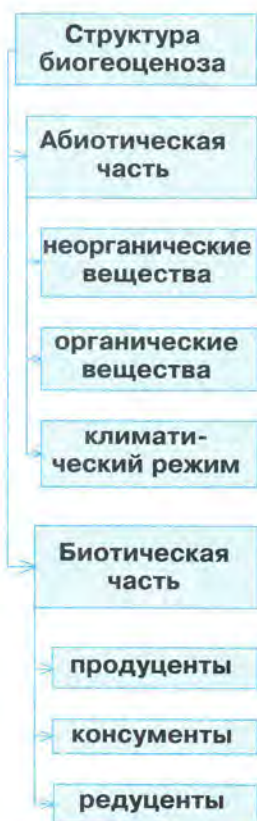
2



3

Рис. 137.
Экологическая
структура
биогеоценоза:

- 1 – абиотическая часть;
- 2 – биотическая часть (биоценоз);
- 3 – биогеоценоз



В 1940 году российский эколог Владимир Николаевич Сукачев предложил понятие «биогеоценоз». **Биогеоценоз** (от греч. *биос* – жизнь, *гео* – Земля и *койнос* – общий) – *определенная территория с более или менее однородными условиями обитания, населенная взаимосвязанными популяциями различных видов, объединенных между собой и физической средой обитания круговоротом веществ и потоками энергии*. Основой любого биогеоценоза являются фотосинтезирующие организмы.

Таким образом, понятия «экосистема» и «биогеоценоз» достаточно близки, но не тождественны. Биогеоценоз, в отличие от экосистемы, понятие более конкретное, поскольку он занимает участок местности с однородными условиями обитания и с определенным растительным сообществом.

Какова структура биогеоценоза? Поскольку биогеоценоз – это совокупность популяций живых организмов, которые взаимодействуют между собой и физической средой обитания, в нем выделяют биотическую (совокупность популяций организмов – биоценоз) и абиотическую (условия физической среды обитания) части (рис. 137).

В состав **абиотической части** входят такие компоненты:

- **неорганические вещества** (углекислый газ, кислород, вода и т.д.), которые благодаря деятельности живых организмов включаются в круговорот;

- **органические вещества** (остатки живых организмов или продукты их жизнедеятельности), связывающие воедино абиотическую и биотическую части биогеоценоза;

- **климатический режим**, или **микроклимат** (среднегодовая температура, количество осадков и т.д.), который определяет условия существования организмов.

Биотическую часть биогеоценоза составляют разные экологические группы организмов, объединенных между собой пространственными и трофическими связями:

- **продуценты** (от лат. *продуцентис* – вырабатывающий, создающий) – популяции автотрофных организмов, способных синтезировать органические вещества из неорганических (фототрофные или хемотрофные организмы);

- **консументы** (от лат. *консумо* – потребляю) – популяции гетеротрофных организмов, питающихся другими живыми организмами или мертвой органикой (фитофаги, хищники, паразиты, сапротрофы);

– **редуценты** (от лат. *редуцентис* – возвращающий, восстанавливающий) – популяции организмов, питающихся мертвой органикой, разлагая ее до неорганических соединений (разнообразные бактерии, грибы).

Каковы свойства биогеоценозов? Становление определенного биогеоценоза – это длительный исторический процесс, в ходе которого популяции организмов различных видов приспосабливаются к совместному существованию, а также к факторам физической среды обитания. В результате этого процесса, как правило, усложняется его структура и формируются такие свойства, как целостность, устойчивость, способность к саморегуляции и самовоспроизведению.

Целостность биогеоценозов обеспечивается тесными взаимосвязями популяций организмов между собой и физической средой обитания: факторы неживой природы воздействуют на жизнедеятельность организмов, а они – на микроклимат биогеоценоза. В результате этих взаимодействий возникают потоки энергии и круговорот веществ, связывающие все компоненты биогеоценоза в единую целостную систему.

Способность биогеоценозов к **самовоспроизведению** зависит прежде всего от способности популяций организмов, входящих в их состав, восстанавливать свою численность. Кроме того, взаимодействуя между собой и компонентами физической среды, они принимают участие в регуляции численности популяций других видов. Благодаря этим взаимодействиям живые организмы возобновляют и необходимые условия физической среды обитания. Например, растения потребляют из почвы соединения азота, в результате чего его содержание в ней уменьшается. Почвенные бактерии, грибы и животные, разлагая органические остатки, возвращают эти соединения в почву в форме, доступной для усвоения растениями.

Устойчивость биогеоценозов, сложившаяся в результате взаимного приспособления популяций организмов разных видов, а также их адаптаций к условиям физической среды обитания, проявляется в способности противостоять неблагоприятным внешним воздействиям. При этом чем больше видовое разнообразие определенного биогеоценоза и чем разнообразнее взаимосвязи между популяциями различных видов, тем выше будет и его устойчивость (например, при достаточном видовом разнообразии несколько растительных видов регулируют

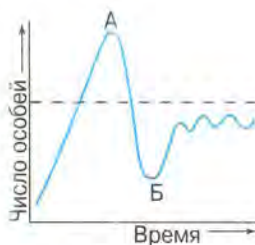
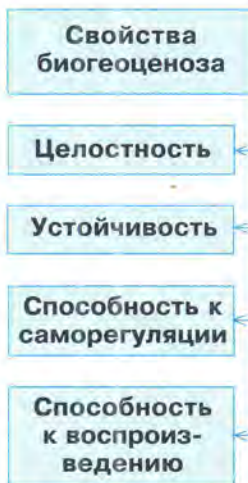


Рис. 138.
График колебания численности популяции: А – вспышка численности; Б – приведение плотности популяции в соответствие с условиями среды обитания под действием регулирующих механизмов



плотность популяций определенного вида растений эффективнее, чем один).

Саморегуляция биогеоценозов заключается в изменениях количественных и качественных показателей его продуктивности, скорости биогенной (то есть с участием живых организмов) миграции атомов и потоков энергии вокруг определенных средних значений. В качестве регулирующих факторов при этом выступают внутривидовые и межвидовые связи, сглаживающие колебания численности отдельных видов. Как только плотность определенной популяции превысит некоторый средний уровень, в биогеоценозе начинают действовать регуляторные механизмы (например, влияние популяций хищников на популяции их жертв, популяций паразитов — на популяции хозяина), приводящие плотность в соответствие с условиями среды обитания (рис. 138).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое биогеоценоз и экосистема?
2. Чем определяются границы биогеоценоза?
3. Какова структура биогеоценоза?
4. Какова роль в биогеоценозах продуцентов, консументов и редуцентов?
5. Почему биогеоценозы — целостные системы?
6. На чем основана способность биогеоценозов к самовоспроизведению?
7. Благодаря чему биогеоценозы способны к саморегуляции?
8. От чего зависит устойчивость биогеоценозов?

ПОДУМАЙТЕ

В то время, когда В.Н. Сукачев предложил термин «биогеоценоз», уже существовало понятие «экосистема». Чем была вызвана необходимость введения термина «биогеоценоз»?

§34 ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ

ВСПОМНИТЕ

Как происходит фотосинтез? Что такое первичная и вторичная продуктивность биоценозов?

Какие преобразования энергии происходят в биогеоценозах? Функционирование любого биогеоценоза, как и отдельно взятого организма, связано с преобразованием энергии. Энергия необходима всем организмам для осуществления процессов жизнедеятельности: роста, размножения, двигательной активности и т.д. Как и отдельные организмы, биогеоценозы — открытые системы, нуждающиеся в постоянном поступлении энергии извне. Проследим за преобразованиями энергии, происходящими в биогеоценозе.

Основным источником поступающей в биогеоценоз энергии является солнечный свет. Как вам известно, его улавливают фотосинтезирующие организмы и преобразуют в энергию химических связей синтезированных ими органических веществ. Гетеротрофные организмы получают необходимую им энергию в результате ферментативного расщепления органических веществ, поступивших с пищей.

Однако только незначительная часть солнечной энергии, достигающей поверхности Земли (приблизительно 1%), улавливается зелеными растениями, остальная же ее часть отражается в космос или рассеивается в виде тепла. Часть усвоенной энергии растения используют на обеспечение собственных процессов жизнедеятельности, а часть — запасают в виде синтезированных ими органических соединений. Организмы, питающиеся зелеными растениями, также запасают только часть энергии, полученной с пищей (около 10–20%), а остальную рассеивают в виде тепла, расходуют на процессы жизнедеятельности (рис. 139). Подобное происходит и при поедании растительноядных видов хищниками и т.д.

Следовательно, на каждом этапе передачи энергии от одних организмов другим большая ее часть

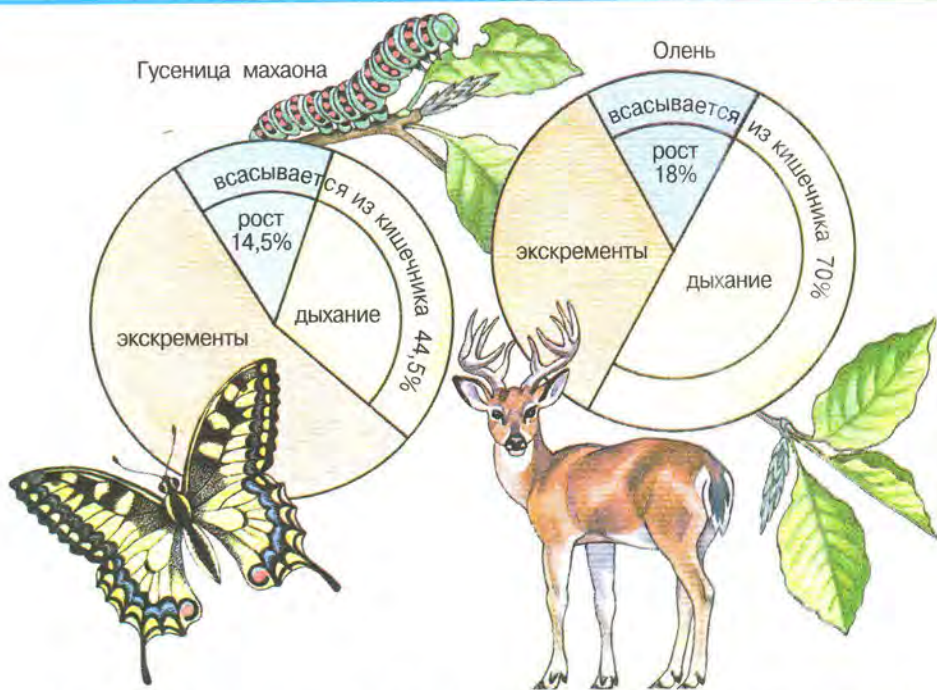


Рис. 139. Превращение энергии, полученной с растительной пищей консументами I порядка

рассеивается в виде тепла, а меньшая запасается в виде энергии химических связей синтезированных органических соединений.

Что такое цепи питания? Мы можем представить ряд организмов, в котором особи одного вида, их остатки или продукты жизнедеятельности служат объектом питания для организмов другого. Такие ряды организмов называют **цепями питания** (рис. 140). Каждая цепь питания состоит из определенного количества звеньев (то есть определенного числа видов). При этом каждый из этих видов занимает в цепи питания определенное положение, или **трофический уровень**. В начале цепи питания, как правило, находятся продуценты (то есть автотрофные организмы). Трофический уровень консументов (гетеротрофных организмов) определяется количеством звеньев, через которые они получают энергию от продуцентов.

Часть биомассы погибших продуцентов, которую не утилизировали консументы (например, листовный опад), а также остатки или продукты жизнедеятельности самих консументов (например, трупы, экскременты животных) составляют кормовую базу редуцентов. Редуценты получают необходимую им

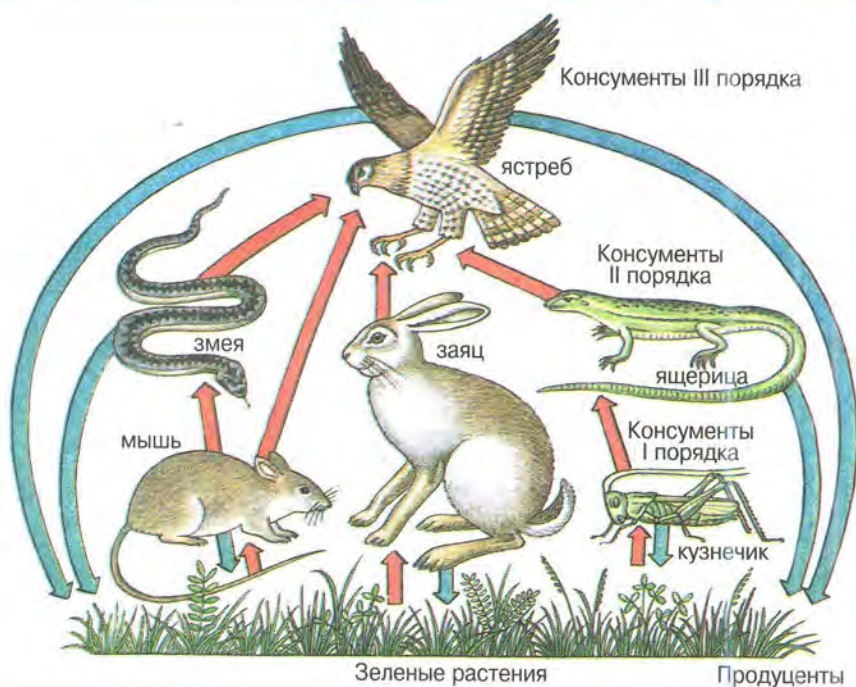


Рис. 140. Цепи питания в наземном биогеоценозе

энергию, разлагая в несколько этапов органические соединения до неорганических.

Таким образом, энергия в биогеоценозе накапливается в виде химических связей органических соединений, образованных продуцентами из неорганических веществ. Затем она проходит через организмы консументов и редуцентов, но при этом на каждом трофическом уровне энергия частично рассеивается в виде тепла. Энергия, сохранившаяся в мертвой органике, окончательно рассеивается при переработке ее редуцентами (рис. 141).

Так как при передаче энергии от низшего трофического уровня на более высокий большая ее часть рассеивается в виде тепла, количество звеньев в цепи питания ограничено (не превышает 4–5) и круговорот энергии в биогеоценозе, в отличие от круговорота веществ, невозможен. Для нормального функционирования биогеоценоза необходимо постоянное поступление определенного количества энергии извне, которое компенсирует ее потери живыми организмами. Следовательно, основу любого биогеоценоза должны составлять фототрофные организмы, способные улавливать энергию солнечного света и переводить ее в энергию химических связей синтезированных ими органических соединений.

За счет чего формируется трофическая сеть?

Все ли цепи питания берут начало от продуцентов? Конечно же, нет. Энергия в биогеоценозах как бы подразделяется на два потока: один берет начало от живых организмов – продуцентов, а другой – от мертвой органики. В результате этого в биогеоценозах формируются два типа цепей питания: пастбищного типа (цепи выедания) и детритного (цепи разложения).

Цепи питания **пастбищного типа** (рис. 140) берут начало от продуцентов и включают последовательно звенья консументов I, II и т.д. порядков и завершаются редуцентами. Цепи питания **детритного типа** начинаются от мертвой органики и ведут к консументам, которые ею питаются, и в конечном итоге, к редуцентам.

В любом биогеоценозе различные цепи питания не существуют отдельно одна от другой, а переплетаются. Это происходит потому, что организмы одного вида могут быть звеньями различных цепей питания (рис. 142). Например, особи одного вида птиц могут питаться как растительными (консументы II порядка), так и хищными видами насекомых (консументы III и т.д. порядков). Переплетаясь, разные

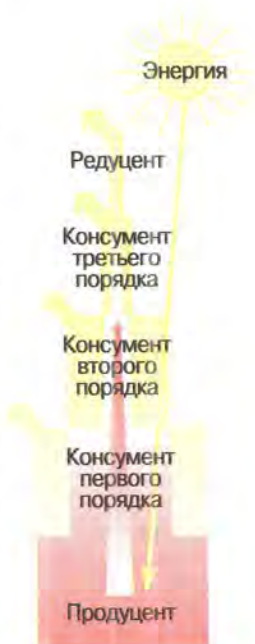


Рис. 141.
Поток энергии
в экосистемах



Рис. 142.
Устойчивость
биогеоценозов
повышается
благодаря
использованию
видами
различных
источников
питания

Рис. 143.
Экологическая
пирамида
биомассы



цепи питания формируют **трофическую сеть** биогеоценоза. Трофические сети обеспечивают устойчивость биогеоценозов, поскольку при уменьшении численности одних видов (или даже при полном их исчезновении из биогеоценоза) виды, которые ими питаются, могут переходить на другие объекты питания, в результате чего суммарная продуктивность биогеоценоза остается стабильной (рис. 142).

Для всех цепей питания присущи определенные соотношения расходуемой и запасаемой продукции (то есть биомассы с заключенной в ней энергией) на каждом из трофических уровней. Эти закономерности получили название **правила экологической пирамиды**: на каждом предыдущем трофическом уровне количество биомассы и энергии, которые запасаются организмами за единицу времени, значительно больше, чем на последующем (в среднем, в 5–10 раз).

Графически это правило можно изобразить в виде пирамиды, составленной из отдельных блоков. Каждый блок такой пирамиды соответствует продуктивности организмов на каждом из трофических уровней цепи питания. То есть, экологическая пирамида является графическим отображением трофической структуры цепи питания.

Типы
цепей питания

Пастбищный
(выедания)

Детритный
(разложения)

Различают разные типы экологических пирамид, в зависимости от того, какой показатель положен в ее основу. Так, *пирамида биомассы* (рис. 143) отображает количественные закономерности передачи по цепи питания массы органического вещества; *пирамида энергии* — соответствующие закономерности передачи энергии от одного звена цепи питания к последующему. Разработана и *пирамида чисел*, отображающая количество особей на каждом из трофических уровней цепи питания.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Почему биogeоценозы нуждаются в поступлении энергии извне? 2. Какова дальнейшая судьба световой энергии, поглощенной автотрофными организмами? 3. Что такое цепи питания? 4. Чем определяется трофический уровень, занимаемый организмами определенного вида в цепи питания? 5. Какие вы знаете типы цепей питания? 6. Что такое трофическая сеть? Как она формируется? 7. Сформулируйте правило экологической пирамиды. Какова ее биологическая основа? 8. Какие различают виды экологических пирамид?

ПОДУМАЙТЕ

Почему биogeоценозы не могут существовать без продуцентов? Почему стабильность биogeоценозов зависит от степени разветвленности трофической сети?

§35 ИЗМЕНЕНИЯ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ. АГРОЦЕНОЗЫ

ВСПОМНИТЕ

Что такое биологические адаптивные ритмы? Что такое гомеостаз?

Что такое сукцессии? Как правило, любой биogeоценоз может нормально функционировать только в относительно стабильных условиях окружающей среды. Это необходимо для осуществления круговорота веществ. Вы уже знаете, что биogeоценозы в определенной степени способны к саморегуляции, благодаря чему они поддерживают свое постоянство (гомеостаз). Однако в биogeоценозах могут происходить изменения, имеющие циклический или поступательный характер.

Циклические изменения — это результат приспособлений биogeоценозов к периодическим (суточным, сезонным и т.д.) изменениям окружающей среды. Вспомните, например, как изменяется облик лиственных и смешанных лесов на протяжении года (рис. 144). В основе циклических изменений в био-



Рис. 144.
Сезонные
изменения
в жизни растений

геоценозах лежат адаптации популяций отдельных видов. Они могут проявляться как периодические изменения их плотности и возрастной структуры.

Поступательные изменения в биогеоценозах происходят в результате интенсивного влияния хозяйственной деятельности человека, изменения климата определенных участков планеты и т.д. Такие изменения можно наблюдать и во время восстановления разрушенных биогеоценозов (например, восстановление лесов или степной растительности на месте пожаров).

Поступательные изменения в биогеоценозах могут вызываться и процессами, происходящими в них самих, например, вследствие незавершенности круговорота веществ. В результате процессов жизнедеятельности каждый организм изменяет среду своего обитания, поскольку определенные вещества из нее выбирает, а выделяет туда конечные продукты обмена веществ. Если такие изменения не будут компенсироваться деятельностью других организмов, с противоположными экологическими потребностями, среда обитания может измениться настолько, что существование данного вида (и других, связанных с ним) станет невозможным. Так, поглощение организмами в процессе дыхания из атмосферы кислорода и выделение углекислого газа компенсируется зелеными растениями, выделяющими кислород и поглощающими углекислый газ в процессе фотосинтеза. Массовое же вырубание лесов приводит к накоплению в атмосфере углекислого газа и может повлиять на изменение климата всей планеты. Кроме того, в результате незавершенности круговорота веществ в биогеоценозе может накапливаться значительная масса неупотребленных редуцентами и консументами органических остатков. Такая кормовая база создает условия для вселения в биогеоценоз новых видов, что может привести к изменениям в его видовой структуре.

Направленные последовательные изменения сообществ организмов, которые могут привести к смене биогеоценоза одного типа другим, называют сукцессией (рис. 145). **Сукцессия** (от лат. *сукцессия* – последовательность, преемственность) – это процесс саморазвития биогеоценозов, происходящий вследствие взаимодействия живых организмов между собой и со средой обитания.

Сукцессии с участием растений бывают первичными и вторичными. **Первичные сукцессии** связаны с появлением и развитием растительных сообществ в тех местах, где ра-



стительности раньше не было. Примером сукцессий этого типа может служить поселение лишайников на голых скалах или сосны обыкновенной на песчаных дюнах. **Вторичные сукцессии** – это восстановление естественной растительности после определенных нарушений, например, восстановление лесов после пожара или луговой растительности на месте брошенного пшеничного поля.

Во время сукцессии виды не только приспособляются к условиям среды обитания, но и сами способны их изменять. Например, поселение на песках сосны обыкновенной значительно влияет и на условия существования других организмов: она затеняет поверхность почвы, обеспечивает поступление в нее органики, удерживает почвенные воды. Этим сосна создает возможности для поселения других видов растений, животных, грибов.

Сукцессии характеризуются определенными закономерностями. Так, во время сукцессии, хотя одни виды и замещаются другими, более конкурентоспособными, видовое разнообразие биогеоценоза в целом повышается. Одновременно трофическая сеть все более разветвляется, все большую часть первичной продукции потребляют гетеротрофные организмы, поэтому темпы прироста биомассы постепенно падают. Это снижает возможности массового размножения отдельных видов; повышает устойчивость биогеоценозов, а также их способность к саморегуляции.

Сукцессия происходит только в одном направлении: она не может остановиться на определенном этапе и вернуться в исходное состояние. Мы уже говорили, что восстановление биогеоценоза – это длительный и сложный процесс, продолжающийся десятки и сотни лет, который должен пройти ряд закономерных промежуточных этапов.

На начальных этапах сукцессии, как правило, преобладают виды, способные к освоению новых местообитаний (они отличаются интенсивным размножением, коротким периодом развития, значительной выносливостью к изменениям действия экологических факторов и т.д.). Своей жизнедеятельностью они создают условия для вселения в биогеоценоз новых, более конкурентоспособных видов, которые могут вытеснять своих предшественников.

Сукцессия продолжается до тех пор, пока биогеоценоз не достигнет высокого видового разнообразия. Это позволяет стабилизировать круговорот веществ и потоки энергии. Сукцессия, как правило, приво-

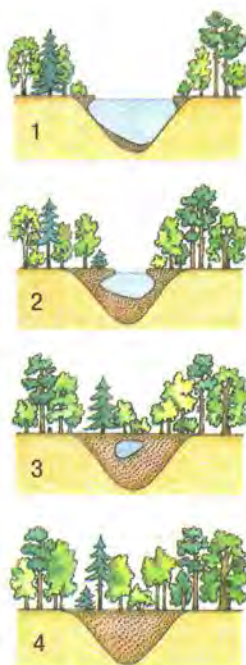


Рис. 145.
Сукцессионные изменения от озерной экосистемы к лесной:
1 – чистое озеро;
2 – озеро с повышенным содержанием органики;
3 – покрытое растительностью болото;
4 – лес на болотистой почве



Рис. 146.
Агроценоз
злакового поля

дит к формированию зрелых устойчивых биогеоценозов, характеризующихся значительным видовым разнообразием, развитыми механизмами саморегуляции и способностью к самовоспроизведению.

Что такое агроценозы? Как и другие консументы, человек зависит в своем существовании от продукции, созданной зелеными растениями. Для ее постоянного получения человек создает искусственные сообщества организмов – агроценозы (поля, пастбища, огороды и т.д.) (рис. 146).

Агроценозы (от греч. *агрос* – поле и *койнос*) – это маловидовые сообщества растений, грибов, животных и микроорганизмов, созданные человеком для получения продукции. От естественных сообществ (биоценозов) агроценозы коренным образом отличаются своими свойствами и особенностями функционирования. Незначительное видовое разнообразие и слабо разветвленные трофические сети обуславливают слабую устойчивость агроценозов. Вместе с тем, они характеризуются высокой продуктивностью отдельных видов. В агроценозах практически отсутствует саморегуляция: без постоянного вмешательства человека они разрушаются.

В результате выращивания на значительных площадях на протяжении нескольких лет одних и тех же культурных растений в агроценозах возможно массовое размножение определенных видов сорняков и вредителей (насекомых, грызунов, паразитических грибов и т.д.) (рис. 147). Для обеспечения нормального функционирования агроценозов человек постоянно должен предотвращать сукцессии, так как культурные растения менее конкурентоспособны по сравнению с сорняками и легко вытесняются последними. В этом можно убедиться, если определенное время не пропалывать на огороде сорняки и не бороться с вредителями культурных растений.

В отличие от биогеоценозов, в агроценозах не происходит круговорот веществ. Это объясняется тем, что большая часть их продукции извлекается человеком. Поэтому агроценозы требуют постоянного дополнительного поступления питательных веществ за счет внесения удобрений и полива.

Однако, несмотря на простую структуру агроценозов, в них также формируются биоценоотические связи. Поэтому, создавая агроценозы, человек должен учитывать взаимосвязи, существующие между организмами в естественных биоценозах, а также те, которые могут возникать между культурными и дикими

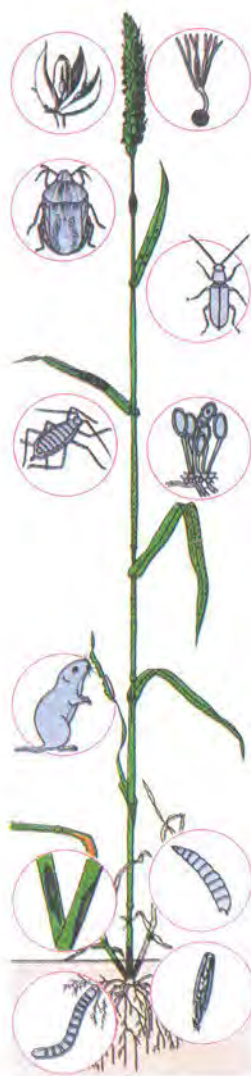


Рис. 147.
Вредители
злаковых культур

видами при их совместном существовании. Кроме того, следует бережно относиться к регулированию взаимосвязей между организмами в агроценозе. Например, нерациональное применение ядохимикатов для уничтожения сорняков и насекомых-вредителей будет отрицательно влиять и на полезные организмы.

Изучая закономерности организации и функционирования естественных сообществ организмов, человек может улучшить структуру и функционирование агроценозов и в итоге получить большее количество необходимой продукции.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Чем могут быть вызваны изменения, происходящие в биогеоценозах? 2. Чем отличаются циклические и поступательные изменения в биогеоценозах? 3. Что такое сукцессия? 4. Каково значение сукцессий в функционировании биогеоценозов? 5. Какие закономерности сукцессий вам известны? 6. Что такое зрелые биогеоценозы? 7. Что такое агроценозы? Каковы особенности функционирования агроценозов?

ПОДУМАЙТЕ

Можно ли агроценозы считать искусственными биогеоценозами?
Какие факторы могут вызвать самые быстрые изменения в экосистемах?

ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА

Изучая эту тему, вы узнаете о (об):

- единой глобальной экосистеме – биосфере, закономерностях ее функционирования;
- живом веществе биосферы, его свойствах и функциях;
- влиянии человека на биосферу;
- основных направлениях охраны видового разнообразия и состояния природных экосистем.

Научитесь:

- применять экологические знания на практике.

§36 БИОСФЕРА И ЕЕ ГРАНИЦЫ

ВСПОМНИТЕ

Какие участки выделяют в спектре солнечного излучения? Что такое круговорот веществ, экологическое мышление?

Какие оболочки окружают планету Земля?

Развитие Земли, как и других планет Солнечной системы, имеет длительную геологическую историю.

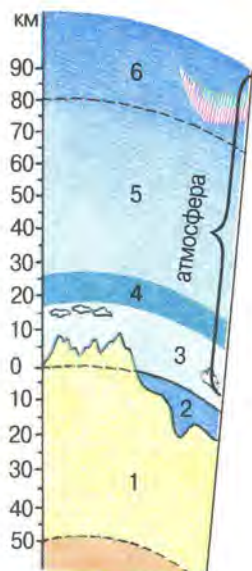


Рис. 148.
Оболочки планеты Земля:

- 1 – литосфера;
- 2 – гидросфера;
- 3 – тропосфера;
- 4 – озоновый экран;
- 5 – стратосфера;
- 6 – северное сияние



Владимир
Иванович
Вернадский
(1863–1945)

За это время сформировались ее наружные оболочки: твердая – литосфера, жидкая – гидросфера и газообразная – атмосфера (рис. 148).

Литосфера (от греч. *литос* – камень и *сфера* – шар) – наружная твердая оболочка толщиной 50–200 км. Она состоит из поверхностного слоя осадочных пород (мел, известняк, кремнезем и т.д.), сформированного при участии живых организмов, а также гранита и нижнего базальтового слоя.

Гидросфера (от греч. *хидор* – вода) – совокупность всех водоемов (океанов, морей, рек и др.), образующих водную оболочку Земли; занимает почти 71% поверхности нашей планеты. Толщина этой оболочки различна и может достигать более 11 км.

Атмосфера (от греч. *атмос* – пар) – газовая оболочка, расположенная над поверхностью литосферы и гидросферы. Ее нижнюю часть высотой до 15–18 км (в умеренных широтах – до 8–12 км) называют **тропосферой** (от греч. *тропос* – изменение); в ней содержатся взвешенные в воздухе водяные пары. В результате неравномерного нагревания поверхности Земли они формируют облака, способные перемещаться на значительные расстояния. Температура тропосферы, особенно ее нижних слоев, непостоянна.

Над тропосферой расположена **стратосфера** (от лат. *стратус* – слой), достигающая высоты 80 км. У верхней границы этого слоя возникает северное сияние (свечение газов, вызванное потоком электрически заряженных частиц, излучаемых Солнцем). В атмосфере на высотах между 7–8 км (над полюсами), 17–18 км (над экватором) и 50 км сформировался **озоновый экран** (от греч. *озон* – пахучий). В его состав входит озон (O_3), образовавшийся при действии ультрафиолетового излучения на кислород (O_2). Озоновый экран имеет исключительное значение для существования наземных биогеоценозов и биосферы в целом, т. к. отражает коротковолновое ультрафиолетовое солнечное излучение, пагубно действующее на живую материю.

Что такое биосфера? Понятие «биосфера» (от греч. *биос* – жизнь) предложил в 1875 году австрийский ученый Эдуард Зюсс. Учение о биосфере создал украинский ученый В.И. Вернадский. Он пришел к выводу, что биосфера не является отдельной единой оболочкой Земли, а только частью ее геологических оболочек, населенных живыми организмами. Живые организмы распространены в верхних слоях лито-

сферы, нижних – атмосферы и по всей глубине гидросферы. В глубь литосферы живые организмы могут проникать на относительно небольшие глубины (например, на глубине 2–4 км, преимущественно в нефтеносных пластах, могут обитать только некоторые группы бактерий). Проникновение живых существ в глубь литосферы ограничено высокой температурой горных пород (свыше $+100^{\circ}\text{C}$) и подземных вод на глубине 1,5–15 км. Распространение организмов в атмосфере (преимущественно спор и цист микроорганизмов) ограничено озоновым экраном, поскольку выше него практически все живое гибнет под действием космического излучения.

Наибольшая концентрация биомассы наблюдается там, где условия существования организмов наиболее благоприятны, то есть на границах отдельных геологических оболочек Земли: литосферы и атмосферы, атмосферы и гидросферы, литосферы и гидросферы (рис. 149).

Таким образом, **биосфера** – это совокупность всех биогеоценозов Земли, единая глобальная экосистема высшего порядка.

В.И. Вернадский заложил основы новой науки – **биогеохимии** – учения о геохимической деятельности живых организмов. Биогеохимия изучает роль живых организмов в преобразовании наружных оболочек нашей планеты: разрушении горных пород, процессах почвообразования, формировании осадочных пород, круговороте, перераспределении и концентрации химических элементов в биосфере.

Что такое ноосфера? Еще в первой половине XX столетия В.И. Вернадский предвидел, что биосфера будет постепенно развиваться в ноосферу*. Вначале он рассматривал ноосферу как особую оболочку Земли, развивающуюся вне биосферы. Однако потом пришел к выводу, что **ноосфера** (от греч. *ноос* – разум и *сфера* – оболочка) – это новое состояние биосферы, при котором определяющим фактором развития становится умственная деятельность человека. В частности, В.И. Вернадский указывал, что именно под влиянием научной мысли и человеческого труда биосфера переходит в свое новое состояние – ноосферу. Общество людей все больше отличается от других компонентов биосфе-

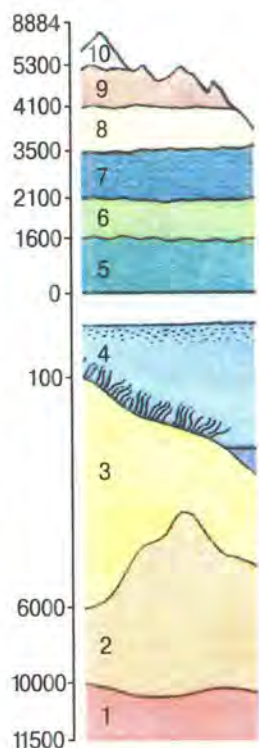


Рис. 149.
Границы биосферы (м):
1 – базальт;
2 – гранит;
3 – осадочные породы;
4 – океан;
5 – приливно-отливная зона;
6–8 – тропические, широколиственные и хвойные леса;
9 – альпийские луга;
10 – горная тундра;
11 – ледник

*Этот термин предложили в 1927 году французские философы Эдуар Леруа и Пьер Тейяр де Шарден.

**Направленность
экологического
мышления**

➔ **Научные
разработки
экологически
безопасных
производств**

➔ **Постоянное
наблюдение
за состоянием
окружающей
среды и
прогнозирование
возможных
нарушений
в ней**

➔ **Использование
органических
удобрений и
биологического
метода борьбы
с вредителями
сельскохозяйственных
растений**

➔ **Охрана
естественных
экосистем
и их обитателей**

ры как новая сверхмощная геологическая сила. Благодаря научной мысли, воплощенной в технических достижениях, человек осваивает те части биосферы, куда раньше он не проникал.

Для ноосферы как качественно нового этапа в развитии биосферы характерна тесная связь законов природы и факторов, определяющих развитие человеческого общества. Эта связь базируется на научно обоснованном рациональном использовании природных ресурсов, предполагающем возобновляемость круговорота веществ и потоков энергии в отдельных биогеоценозах и биосфере в целом. Характерной особенностью развития ноосферы является экологизация всех сторон жизни человека. Поэтому к решению любых проблем человек должен подходить с позиций *экологического мышления*.

Таким образом, ноосфера – это качественно новая форма организации биосферы, формирующаяся в результате ее взаимодействия с обществом людей и предусматривающая гармоничное сосуществование природы и человека.

Что такое живое вещество? Совокупность организмов нашей планеты В.И. Вернадский назвал **живым веществом**. Основными его характеристиками являются суммарная биомасса, химический состав и энергия. Энергия живого вещества прежде всего проявляется в способности организмов к размножению и распространению. Жизнь на нашей планете характеризуется значительной устойчивостью к изменениям интенсивности действия различных экологических факторов. Так, в состоянии анабиоза организмы способны выдерживать значительные колебания температуры (от абсолютного нуля до +100° С и выше), давления (от сотых долей атмосферы до 1000 атмосфер и более на больших океанических глубинах). Фактически живые организмы отсутствуют только в толще ледников и кратерах действующих вулканов.

Одним из свойств живого вещества является его постоянный обмен с окружающей средой, в ходе которого через организмы проходят различные химические элементы. Для осуществления процессов жизнедеятельности живым организмам необходимы определенные вещества и энергия, которые они получают из окружающей среды, значительно ее изменяя. В результате постоянного обмена веществ с окружающей средой различные химические элементы поступают в живые существа, могут в них накапли-

ваться, выходить из организмов через некоторое время или только после их смерти.

Вы знаете, что зеленые растения выполняют в биосфере космическую роль, улавливая энергию солнечного света и преобразуя ее в энергию химических связей синтезированных ими органических соединений. Суммарная первичная продукция автотрофных организмов в конечном итоге определяет и *биомассу биосферы* в целом.

Ученые подсчитали, что благодаря фотосинтезу продуценты ежегодно создают около 160 млрд т сухого органического вещества, из которого $\frac{1}{3}$ синтезируют биогеоценозы Мирового океана, а $\frac{2}{3}$ – суши.

Вместе с пищей энергия от растений поступает к растительноядным организмам, а от них – к хищникам и далее по цепям питания. Так постоянный круговорот веществ и потоки энергии обеспечивают функционирование биосферы как единой целостной экосистемы.

Каковы биохимические функции живого вещества? Живое вещество биосферы выполняет разнообразные функции, связанные с процессами обмена веществ в живых организмах: газовую, окислительно-восстановительную, концентрационную.

Газовая функция заключается в том, что организмы в процессе своей жизнедеятельности влияют на газовый состав атмосферы, Мирового океана и почвы. Аэробные организмы в процессе дыхания поглощают из окружающей среды кислород и выделяют туда углекислый газ. Растения и цианобактерии в процессе фотосинтеза поглощают углекислый газ и выделяют кислород. Некоторые организмы (например, определенные группы бактерий) могут влиять на концентрацию в окружающей среде и других газов (метана, сероводорода, азота и др.).

Окислительно-восстановительная функция состоит в том, что с помощью живых организмов в атмосфере, воде и почве окисляются или восстанавливаются определенные химические соединения. Например, железобактерии способны окислять соединения феррума, денитрифицирующие бактерии – восстанавливать нитраты и нитриты до молекулярного азота или его оксидов.

Концентрационная функция заключается в поглощении живыми существами из окружающей среды и накоплении в своем теле определенных химических элементов. Так, моллюски, фораминиферы,



десятиногие раки, позвоночные животные накапливают в своих организмах соединения кальция, а радиолярии и диатомовые водоросли – силиция.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие наружные оболочки имеет Земля? Охарактеризуйте их. 2. Что такое биосфера? Каковы ее границы? 3. Что такое ноосфера? Чем она характеризуется? 4. Каково значение учения В.И. Вернадского о ноосфере? 5. Что собой представляет живое вещество биосферы? 6. Какова роль живого вещества для функционирования биосферы?

ПОДУМАЙТЕ

Почему биосфера не является отдельной оболочкой нашей планеты?

§37 КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ В БИОСФЕРЕ

ВСПОМНИТЕ

Что такое круговорот веществ? Как происходит процесс фотосинтеза? Что такое реакции гидролиза?

В биосфере постоянно происходит круговорот всех химических элементов, входящих в состав живых организмов. Миграцию химических элементов с участием живых организмов называют **биогенной**, а вне организмов – **абиогенной**.

Как происходит круговорот воды в биосфере?

Вода – наиболее распространенное химическое соединение в биосфере. Суммарные запасы воды нашей планеты составляют около 1,5 млрд км³ (вы помните, что вода может находиться в жидком, твердом или газообразном состоянии). Водяные пары поступают в атмосферу в результате испарения с поверхности водоемов, живыми организмами и т.д. Из атмосферы вода выпадает в виде дождя или снега. Это может происходить вблизи места испарения или же за тысячи километров от него. Пребывание молекул воды в атмосфере составляет от нескольких часов до нескольких недель.

Вода, поглощенная живыми организмами, включается в обмен веществ: реакции синтеза, гидролиза и другие процессы. Живые организмы выделяют воду в окружающую среду с продуктами обмена веществ, в процессе дыхания, испарения.

Как происходит круговорот Оксигена в биосфере? Вы уже знаете, что Оксиген играет в биосфере уникальную роль. В процессе дыхания организмы поглощают кислород, обеспечивая тем самым свои энергетические потребности. Однако молекулярный кислород в избыточном количестве опасен для жи-



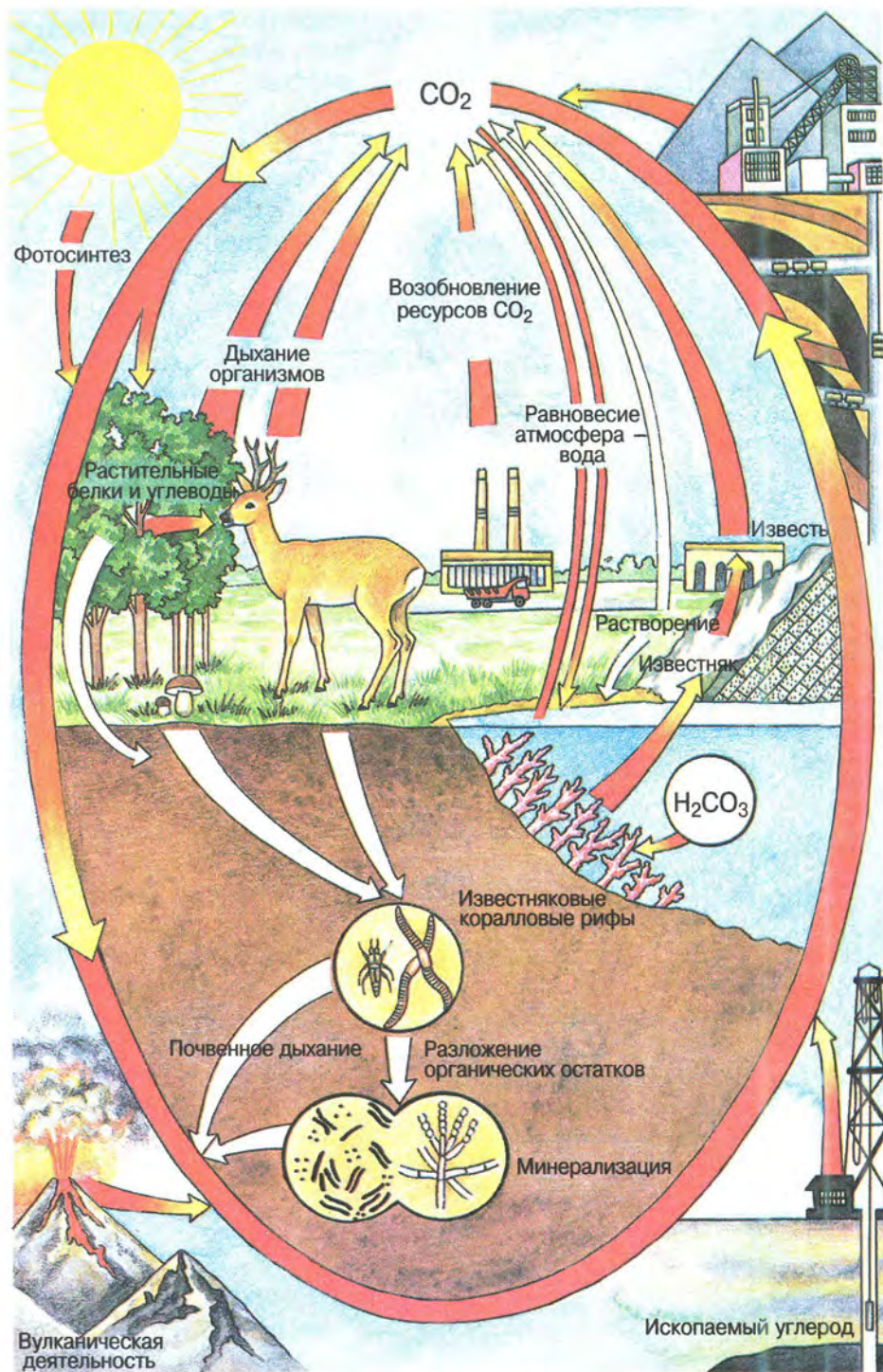


Рис. 150. Круговорот Карбона в биосфере

**Накопление
Карбона
в живых
организмах**

**В составе
органических
веществ**

**В виде ионов
карбонной
кислоты HCO_3^-
в жидкостях**

**В виде
нерастворимых
соединений
 CaCO_3
в скелетах
и раковинах**

вой материи, так как способен окислять органические соединения клетки. Поэтому живые организмы имеют защитные системы, способные связывать свободный кислород. Атмосферный и растворенный в воде кислород может окислять и неорганические соединения оболочек Земли. Почти весь атмосферный кислород – биогенного происхождения: он образовался в результате фотосинтеза, осуществляемого зелеными растениями и цианобактериями.

Что характерно для круговорота Карбона?

Карбон, как известно, входит в состав всех органических соединений, постоянно синтезируемых, преобразуемых и расщепляемых всеми живыми организмами. Автотрофы способны фиксировать углекислый газ из атмосферы и синтезировать разнообразные органические соединения, которые по цепям питания передаются гетеротрофным организмам (рис. 150).

Карбон накапливается в живых организмах в виде синтезированных органических соединений, а также солей карбонатной кислоты (преимущественно в скелетах или раковинах), а вне живых существ – в органических веществах почвы, углекислом газе и разнообразных осадочных породах (мрамор, известняк, мел и др.). На определенное время Карбон, содержащийся в этих соединениях, выводится из биогенной миграции. Но в результате процессов жизнедеятельности организмов (дыхание, выделение и др.), биогенного разложения мертвой органики (процессы минерализации, брожения), химических преобразований осадочных пород (растворение, выветривание) он снова включается в биогеохимические процессы.

На круговорот Карбона значительное влияние оказывает хозяйственная деятельность человека. Развитие промышленности, интенсивное потребление энергоносителей обуславливает увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере. Массовое вырубание лесов приводит к тому, что растительность Земли связывает все меньшее количество атмосферного углекислого газа. Это нарушает равновесие в обмене соединениями карбона между живым веществом нашей планеты и оболочками Земли.

Как происходит круговорот Нитрогена? Содержание свободного газообразного азота в атмосфере составляет около 79%. Из атмосферы азот поступает в почву и водоемы в виде оксидов и в составе других

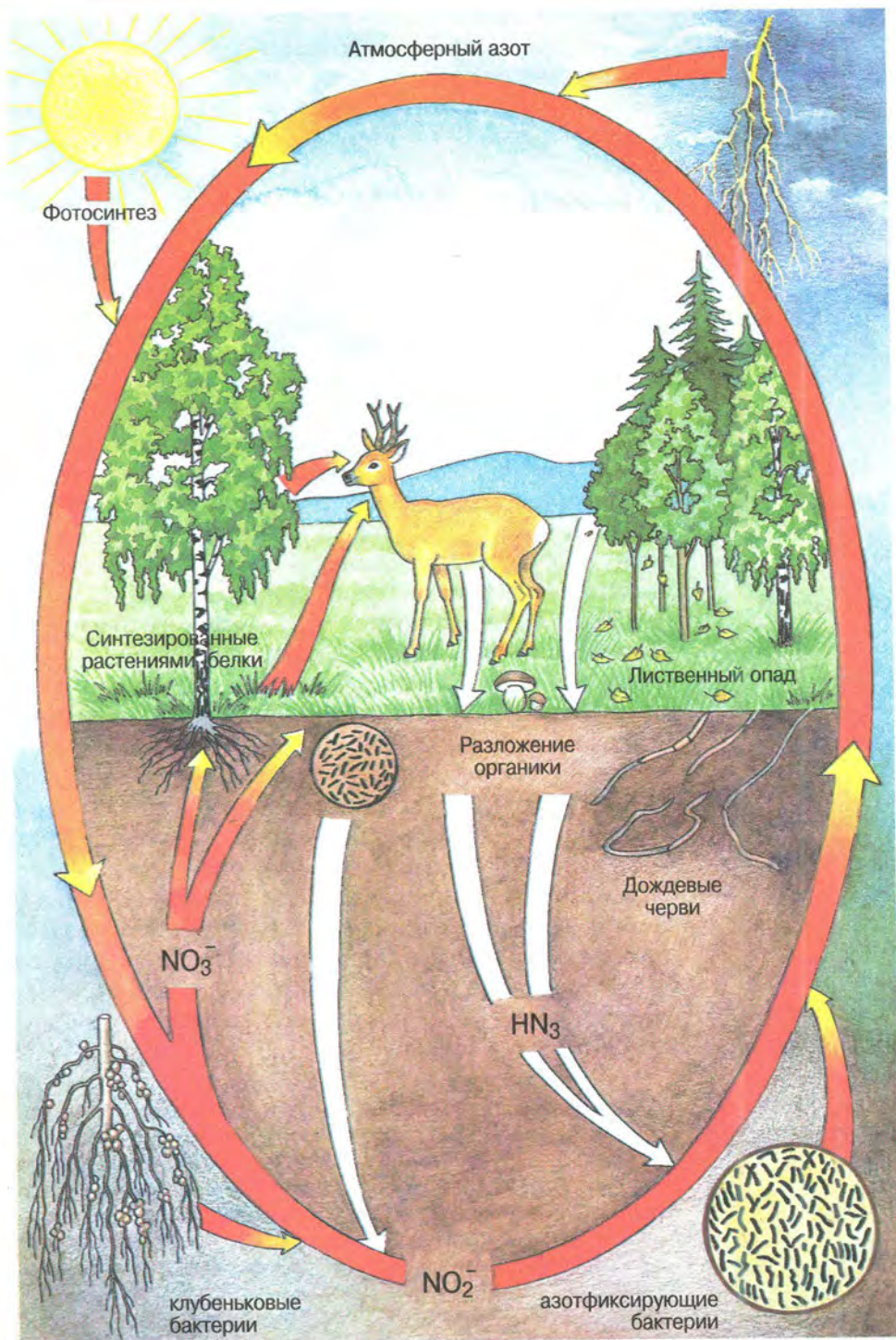


Рис. 151. Круговорот Нитрогена в биосфере



соединений (например, аммиака), образующихся под влиянием космических лучей, грозových разрядов и других факторов. Однако основная часть соединений азота поступает в воду и почву благодаря фиксации атмосферного азота прокариотами (азот-фиксирующие бактерии, некоторые цианобактерии) (рис. 151).

Нитроген в составе химического соединения, которое может быть использовано живыми организмами, называется **фиксированным**. Фиксированный нитроген из почвы зеленые растения могут усваивать или непосредственно, или благодаря симбиозу с клубеньковыми бактериями. Из соединений азота растения синтезируют аминокислоты, входящие в состав белков. Далее азотсодержащие органические соединения передаются по цепям питания. В результате процессов расщепления сложные соединения азота в организмах расщепляются на простые (аммиак, мочевина, мочевая кислота, гуанин и др.) и выделяются в окружающую среду с выдыхаемыми газами, потом, мочой, экскрементами.

Сложные органические соединения азота (белки, нуклеиновые кислоты) поступают в окружающую среду и с остатками организмов. Они разлагаются редуцентами, осуществляющими **денитрификацию** – процесс восстановления нитритов или нитратов до газообразных соединений – молекулярного азота (N_2) или диоксида азота (NO_2). Определенные группы микроорганизмов обеспечивают процессы **нитрификации**, благодаря которым ионы аммония (NH_4^+) окисляются до нитритов (NO_2^-), а последние – до нитратов (NO_3^-). Таким образом, благодаря деятельности редуцентов азотсодержащие органические вещества разлагаются на более простые соединения, и круговорот азота в биосфере начинается снова.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое биогенная и абиогенная части круговорота химических соединений? 2. Как происходит круговорот воды в биосфере? 3. Что характерно для круговорота кислорода в биосфере? 4. Какова роль живых организмов в круговороте углерода? 5. Какие организмы могут накапливать соединения углерода? 6. Как происходит круговорот азота в биосфере? 7. Какие организмы способны фиксировать атмосферный азот?

ПОДУМАЙТЕ

Как человек влияет на круговорот веществ в биосфере?

§38 РОЛЬ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ В ПРЕОБРАЗОВАНИИ ОБОЛОЧЕК ЗЕМЛИ

ВСПОМНИТЕ

Какие организмы принимают участие в процессах почвообразования и отложения осадочных пород? Что такое гумус?

Живые организмы, принимая участие в процессах отложения осадочных пород, почвообразования, формирования атмосферы, изменяют оболочки Земли.

Какова роль живых организмов в образовании осадочных пород? Осадочные породы образуются на дне водоемов вследствие наслоения различных нерастворимых веществ, преимущественно биогенного происхождения. Живые организмы принимают участие в образовании осадочных пород, накапливая на протяжении всей жизни в своих скелетах, раковинах, панцирях соединения кальция, кремния, фосфора и другие вещества. Из остатков этих организмов (диатомовых водорослей, фораминифер, радиолярий, моллюсков, кораллов и др.) возникают разнообразные осадочные породы (известняк, мел, кремнезем, диатомиты, трепел, радиоляриты) значительной толщины (рис. 152, 153).

Отложения мела и известняков образовывались на протяжении всего исторического развития биосферы. В результате накопления на дне морей раковин и скелетов отмерших организмов образуется известняковый ил. В его толще происходят химические процессы, в результате которых в условиях высокого давления образуется мел или известняк. Геологические процессы, происходящие на нашей планете, приводили к тому, что те или иные части материков опускались, а участки морского дна поднимались. В результате этого происходило перераспределение площади суши и гидросферы, а также возникали целые горные хребты из известняка (Пиренеи, Альпы, Гималаи, Кавказские горы и др.).

Радиоляриты (осадочные породы, образованные преимущественно за счет скелетов радиолярий) представлены кремнистыми глинами, месторождениями полудрагоценных камней (яшмы, опала, халцедона). Из радиоляритов образован остров Барбадос в Карибском море. Отложения фосфоритов и апатитов (соли фосфатных кислот, используемые как удобрения и сырье для промышленности) образованы остатками особых вымерших групп морских животных, имевших раковины из фосфата кальция.

**Основные
осадочные
породы
биогенного
происхождения**

CaCO_3
**известняк
мел
мрамор**

SiO_2
**диатомит
трепел
кремнезем**

$\text{Ca}(\text{PO}_4)_2$
**фосфориты
апатиты**



Рис. 152.
Диатомовые
водоросли,
принимающие
участие
в образовании
осадочных пород



Рис. 153.
Организмы,
принимающие
участие
в образовании
осадочных пород:
1 – радиолярия;
2 – моллюск-
наутилус;
3 – морской
гребешок;
4 – устрица

Образование каменного (ископаемые высшие споровые растения), бурого (ископаемые голосеменные) угля и торфа (сфагновые мхи) связано с особыми условиями преобразования остатков отмерших растений. Отложения железной руды образовывались на протяжении всего существования биосферы в результате жизнедеятельности хемотрофных железобактерий. Выдвинуты гипотезы о биогенном происхождении нефти, природного газа, горючих сланцев и других полезных ископаемых.

Живые организмы принимают участие и в процессах разрушения горных пород. Например, лишайники, поселяясь на скалах, выделяют органические кислоты, разрушающие горные породы. Лишайники и другие организмы могут разрушать горные породы и путем механического влияния. Например, гифы грибного компонента лишайника, корни и ризоиды растений могут проникать в трещины скал и расширять их. Это, в свою очередь, способствует проникновению в эти трещины воды, что вызывает растворение горных пород, которые становятся хрупкими и разрушаются.

Какова роль живых организмов в процессах почвообразования? Вы уже знаете, что без разнообразного мира живых существ, населяющих почву, ее формирование было бы невозможно.

Влияния обитателей почвы, а также ветра, воды, воздуха и климатических факторов обеспечивают процессы почвообразования, в ходе которых происходят сложные преобразования и перемещения разнообразных веществ в верхнем слое литосферы. Эти процессы способствуют повышению *плодородия почв* – способности обеспечивать потребности растений в элементах питания, воде, а также кислороде, необходимом для дыхания их подземных частей.

Обитатели почвы влияют на ее физические, химические и биологические свойства. Так, корневые системы растений улучшают ее пористость, влияющую на поступление в почву кислорода и растворов солей. Живые и отмершие подземные части растений обогащают почву органикой, служат кормовой базой для почвенных животных, грибов, бактерий. Некоторые микроорганизмы, обитающие в почве в свободном состоянии или вступающие в симбиоз с высшими растениями (азотфиксирующие бактерии, цианобактерии, некоторые водоросли), способны фиксировать атмосферный азот и обогащать им почву, повышая тем самым ее плодородие. На структуру и плодородие

почвы влияет деятельность и некоторых групп животных (дождевые черви, насекомые, кроты): проделывая ходы в почве, они улучшают ее пористость. Животные обогащают почву органикой и вместе с грибами и бактериями обеспечивают процессы **минерализации**, то есть разлагают органику до неорганических соединений, которые могут усваивать растения.

Остатки организмов (в первую очередь растений) попадают на поверхность почвы, образуя слой *подстилки*. В подстилке с участием живых организмов одновременно происходят процессы минерализации и синтеза органических веществ, входящих в состав гумуса. В образовании гумуса принимают участие разнообразные организмы: беспозвоночные животные, грибы, бактерии (рис. 154). Таким образом, запасы гумуса в почве – это результат процессов синтеза, разложения и накопления органических веществ, преимущественно растительного происхождения.

Как влияют живые организмы на газовый состав атмосферы? В начале становления биосферы газовый состав атмосферы значительно отличался от современного: в ней было много водяных паров, углекислого газа, аммиака, сероводорода, метана; но не было свободного кислорода и озонового экрана. Благодаря деятельности фотосинтезирующих цианобактерий газовый состав атмосферы постепенно изменялся: снижалась концентрация аммиака, углекислого газа, метана, появился свободный кислород.

Растительность Земли ежегодно поглощает около $1,7 \cdot 10^8$ тонн углекислого газа и выделяет почти $1,2 \cdot 10^8$ тонн кислорода, используемого в процессе дыхания аэробными организмами.

Влияют организмы и на концентрацию азота в атмосфере. Он связывается некоторыми микроорганизмами (азотфиксирующие бактерии, цианобактерии), а возвращается в атмосферу в результате процессов расщепления органических соединений или денитрификации преимущественно в виде аммиака. Деятельность организмов способствует также поступлению в атмосферу сероводорода, метана и некоторых других газов.

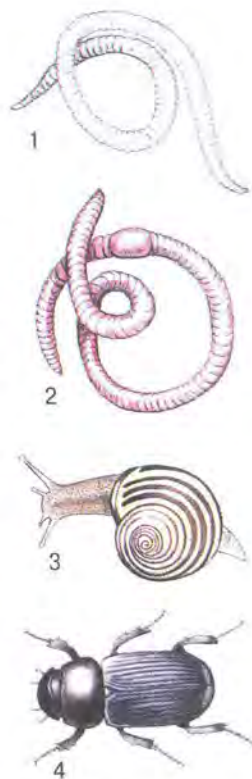


Рис. 154.
Организмы-почвообразователи:
1, 2 – кольчатые черви;
3 – брюхоногий моллюск;
4 – жук-навозник

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какова роль живых организмов в формировании осадочных пород? 2. Какие группы организмов принимают участие в процессах почвообразования? 3. Как живые организмы влияют на газовый состав атмосферы?

ПОДУМАЙТЕ

Почему на первых этапах исторического развития биосферы жизнь могла существовать только в водной среде?

§39 ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЧЕЛОВЕКА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ БИОСФЕРЫ

ВСПОМНИТЕ

Что такое биосфера? Что такое экологическая ниша, генофонд?

В процессе исторического развития вид Человек разумный постепенно утрачивал связи с природой. На определенном этапе развития цивилизации человек начал активно преобразовывать природу и его влияние на окружающую среду возрастало с каждым столетием, пока не стало ведущим экологическим фактором – антропогенным.

Деятельность человека, определяющая ныне лицо Земли, поставила его перед выбором: или и дальше жить по принципу «после нас хоть потоп», пренебрегая законами природы, или развивать то, что американский эколог Ольдо Леопольд назвал «экологической совестью», то есть ответственность перед последующими поколениями людей за состояние нашей планеты. Перечень экологических проблем, порожденных деятельностью человека, достаточно длинный. Эти проблемы поставили человека на грань биосферного кризиса, угрожающего самому его существованию.

Какие проблемы возникают с ростом населения Земли? Причиной многих проблем, стоящих перед человеком, является быстрый рост населения на нашей планете. По расчетам ученых, в VII тыс. до н. э. население Земли не превышало 10 млн, в начале н. э. – составляло около 300, в середине XVII столетия – почти 700 млн, в 1970 году – 3,6 млрд, а в 1990 – 5,3 млрд человек (рис. 155). Если эта тенденция сохранится, то, по прогнозам, уже в 2030 году население Земли достигнет 9 млрд человек. Только за последние 50 лет население Земли увеличилось вдвое, что позволяет говорить о **демографическом взрыве**, последствия которого предвидеть невозможно. В частности, рост народонаселения обостряет проблему обеспечения его продовольствием. При этом регионы с наибольшей плотностью населения часто не совпадают с местами, где сельское хозяйство наиболее развито. Например, в странах Европы, Северной Америки, Австралии, где производится до 60% пищевых ресурсов, проживает всего 30% населения Земли, тогда как для Восточной Азии это соотношение составляет соответственно 28 и 53%.

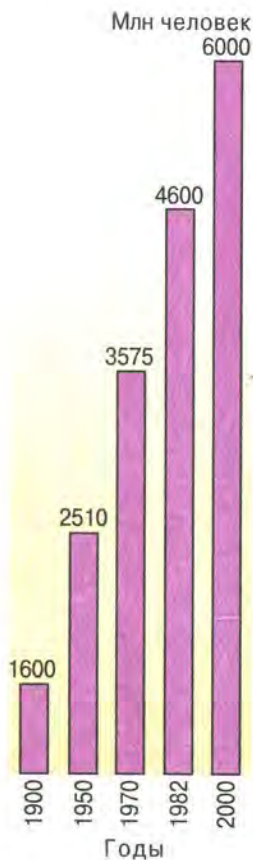


Рис. 155.
Динамика роста
численности
населения Земли

Существует проблема **перенаселенности** определенных территорий. Она определяется соотношением плотности населения с имеющимися на данной территории ресурсами, необходимыми для существования.

Например, плотность населения Нидерландов, страны с высоким уровнем развития сельского хозяйства, составляет более 1000 человек на 1 км², тогда как для многих стран Африки, находящихся на грани голода, этот показатель не превышает 100.

Какое нынешнее состояние почв нашей планеты? Обеспечение населения Земли продуктами питания требует ежегодного увеличения площади пахотных земель. Однако распахивание участков земли, занятых естественными экосистемами, вырубка лесов, обеспечивающих оптимальный уровень подземных вод и защищающих почвы от действия ветров, и другие антропогенные факторы приводят к эрозии почв. **Эрозия** (от лат. *эродере* – разъедать) **почв** – это уменьшение толщины их верхнего плодородного слоя в результате размывания водами или сдувания ветром.

Еще одной причиной сокращения площадей пахотных земель является их **засоление**, возникающее в результате нерационального орошения. Так, избыточное орошение вызывает повышение уровня грунтовых вод, а вместе с ними поднимаются и соли, откладывающиеся затем на поверхности почвы.

На плодородие почв и их обитателей отрицательно влияют **пестициды** (от лат. *пестис* – зараза и *цидо* – убиваю) – химические соединения, используемые для защиты растений от вредителей. Чрезмерное количество пестицидов загрязняет природные экосистемы, а также продукты питания, питьевую воду, с которыми они могут попадать в организм человека. Регулярное применение пестицидов вызывает появление стойких линий вредителей, нечувствительных к действию определенных препаратов.

Например, в некоторых районах Коста-Рики выращивание хлопчатника было прекращено, потому что средства, вложенные в борьбу с вредителями, устойчивыми к пестицидам, начали превышать прибыль, получаемую от выращивания этой культуры. Остались только загрязненные пестицидами почвы, непригодные для дальнейшего сельскохозяйственного использования.

В результате эрозии и других процессов запасы плодородных почв планеты ежегодно уменьшаются



**Мировое
использование
основных
энергоресурсов
(данные
последнего
десятилетия)**

➔ **Нефть – 40%**

➔ **Уголь – 27%**

➔ **Газ – 23%**

➔ **Атомная
энергия – 7%**

➔ **Гидро-
энергия – 3%**

приблизительно на 24 млн тонн, а площадь пустынь только за последние 20 лет увеличилась на 120 млн га. Если эти процессы не будут своевременно остановлены, то уже в конце XXI столетия почти треть пахотных земель окажется непригодной для сельскохозяйственного использования.

Какие проблемы связаны с возникновением больших городов? Рост населения Земли и стремительное развитие промышленности сопровождаются интенсивным развитием городов, в частности, появлением гигантских городов – **мегаполисов** (от греч. *мегас* – большой и *полис* – город). Сейчас в городах проживает свыше 40% населения Земли, хотя они занимают не более 0,5% ее площади. Большие города и их окрестности являются примером природной среды, наиболее преобразованной деятельностью человека: разрушение естественных экосистем, загрязнение промышленными и бытовыми отходами, интенсивное движение транспорта и т.д.

Как уничтожение лесов влияет на состояние нашей планеты? По подсчетам ученых, на протяжении последних 10 тыс. лет в результате деятельности человека площадь лесов Земли сократилась не менее чем на $\frac{1}{3}$. И даже сегодня, когда человек начинает осознавать катастрофические последствия этого процесса, площадь лесов ежегодно сокращается на 17 млн га. В первую очередь вырубают тропические леса, играющие ведущую роль в поддержании экологического равновесия на нашей планете. Вырубание лесов приводит к накоплению в атмосфере углекислого газа, массовому исчезновению видов животных и растений (в тропических лесах обитает около половины всех видов живых организмов). Почти полностью уничтожены первичные леса Европы; вторичные леса, которые пришли им на смену, имеют обедненный видовой состав животных, растений и грибов.

Какие проблемы возникают при использовании энергоресурсов? Рост населения Земли и интенсивное развитие промышленности обостряют проблему энергетических ресурсов. Она тесно связана с экологическим состоянием нашей планеты, так как эффективное использование энергоресурсов не только снижает себестоимость производства, но и уровень добычи полезных ископаемых, что значительно уменьшает загрязненность окружающей среды.

В последние годы обострились проблемы эксплуатации атомных электростанций (АЭС), действующих более чем в 30 странах мира (аварии на АЭС, загрязнение радионуклидами окружающих территорий, захоронение отработанного ядерного топлива и др.).

Так, до сих пор не разработаны надежные способы хранения радиоактивных отходов: срок эксплуатации контейнеров, в которых сохраняется отработанное топливо, сложно сопоставить с периодом полураспада радиоактивных веществ (у некоторых изотопов он превышает 24 тыс. лет).

Как деятельность человека влияет на состояние атмосферы? Атмосферу загрязняют вредные для здоровья человека и других организмов выбросы промышленности, выхлопные газы автотранспорта (соединения серы, аммиак, метан, тяжелые металлы и др.). Предприятия строительной и угледобывающей промышленности являются источниками загрязнения атмосферы пылью.

Особую опасность для окружающей среды представляют так называемые кислотные дожди, вызванные загрязнением атмосферы сернистым газом (ежегодно в атмосферу поступает около 160 млн тонн диоксида серы и оксида натрия). Эти дожди вызывают тяжелые последствия: становятся мертвыми пресные водоемы, гибнут леса, наблюдаются значительные потери урожая (рис. 156).

Еще одна опасность для живых организмов – разрушение озонового экрана, происходящее в результате поступления в атмосферу хлорфторуглеродных соединений. Эти соединения используют в холодильных агрегатах, кондиционерах, аэрозольных баллончиках (распылителях лаков, красок, парфюмерии и др.). По подсчетам ученых, уже разрушено до 5% озонового экрана, что может привести к появлению так называемых озоновых дыр, через которые вредные коротковолновые ультрафиолетовые лучи могут достигать поверхности Земли.

Как влияет человек на гидросферу? Деятельность человека отрицательно влияет и на состояние водоемов: загрязнение промышленными и бытовыми стоками, пестицидами, удобрениями, смываемыми с полей, осушение водоемов и прочее. Ухудшение санитарного состояния водоемов, а также нерациональное использование водных ресурсов обостряют проблему питьевой воды. Несмотря на применение высокотехнологических методов очистки промышлен-



1



2

Рис. 156.
Загрязнение атмосферы сернистым газом (1) и его последствия – кислотные дожди (2)



Рис. 157.
Баклан,
измазавшийся
нефтью
в результате
аварии танкера

ленных и бытовых стоков, до 10% наиболее устойчивых загрязнителей все-таки могут оставаться в воде. Поэтому даже очищенные воды используются для бытовых нужд ограниченно.

Поступление неочищенных или недостаточно очищенных сточных вод в естественные водоемы делает невозможным их использование для рыбной ловли и отдыха людей. Поступление соединений фосфора и азота способствует массовому размножению цианобактерий (так называемое цветение воды), в результате чего массово гибнут другие обитатели водоемов (из-за нехватки кислорода и влияния токсичных веществ, выделяемых цианобактериями).

Массовую гибель гидробионтов вызывают аварии танкеров, нефтедобывающих платформ, в результате которых значительные площади водоемов покрывает нефтяная пленка (рис. 157).

Изменение гидрологического режима водоемов (глубины, скорости течения, солености и т.д.) вызывает создание искусственных морей (например, печально известный каскад водохранилищ на Днепре). Эти изменения пагубно влияют на водные экосистемы и популяции отдельных видов. Так, в Днепре практически исчезли проходные осетровые рыбы из-за того, что им был перекрыт доступ на нерест из Черного моря.



Рис. 158.
Парниковый
эффект

Чем обусловлены изменения климата нашей планеты? Хозяйственная деятельность человека является одной из причин изменения климата. В частности, интенсивное развитие промышленности и энергетического комплекса увеличивают концентрацию в атмосфере углекислого газа, вызывая **парниковый эффект**, вследствие которого повышается температура у поверхности Земли (рис. 158). За последние 200 лет содержание углекислого газа в атмосфере увеличилось на 25%, а среднегодовая температура возросла на $0,5^{\circ}\text{C}$. Если этот процесс будет продолжаться и дальше, то уже к середине XXI столетия температура окружающей среды может возрасти еще на 5°C . Это вызовет таяние ледников и подъем уровня воды в Мировом океане на 1–2 м, затопление низменностей, а ураганы и засухи превратят в безжизненные пустыни значительные территории.

Что обуславливает исчезновение видов? Интенсивное влияние человека на естественные биогеоценозы (прямое истребление, разрушение мес-

тообитаний, загрязнение окружающей среды) вызвало вымирание многих видов животных и растений. По подсчетам ученых, начиная с 1600 года* только птиц исчезло 94 вида и 164 подвида, а млекопитающих – 63 вида и около 70 подвидов, среди которых: дикий бык – тур, дикая лошадь – тарпан, морская, или стеллерова корова, сумчатый волк, нелетающий голубь – дронт и многие другие. Количество же исчезнувших видов беспозвоночных животных и грибов подсчитать вообще невозможно (рис. 159).

Ныне на грани исчезновения находится более 25 000 видов растений, 200 видов млекопитающих животных и 250 видов птиц, десятки тысяч видов беспозвоночных животных. Конечно, вымирание видов – естественный биологический процесс и каждый вид существует определенный исторический отрезок времени. Многие группы животных и растений исчезли с лица Земли еще до появления человека: риниофиты, трилобиты, стегоцефалы, динозавры, птерозавры и многие другие. Они вымерли в результате разрушения тех биогеоценозов, в состав которых они входили. Однако именно деятельность человека и его влияние на природу (охота, рыбная ловля, нарушение среды обитания организмов) значительно ускорила эти процессы. Считается, что только 25% видов, исчезнувших после 1600 года, вымерли по естественным причинам, тогда как за исчезновение остальных ответственность несет человек.

Вымирание любого вида организмов означает обеднение генофонда нашей планеты, поскольку каждый вид имеет уникальный набор генов. Вы уже знаете, что все виды в экосистемах взаимосвязаны, поэтому исчезновение некоторых видов непременно снижает устойчивость биогеоценозов в целом. Даже исчезновение определенного вида вредителей может повлечь за собой отрицательные последствия не только для природных сообществ, но и для самого человека: место такого вида обязательно будет занято другим, экологически близким видом. Поэтому человеку придется вкладывать значительные средства в изучение этих вредителей, разрабатывать методы борьбы с ними и т.д.



Рис. 159.
Вымершие
в XVIII–XX столетиях
виды животных:
1 – бескрылая
гагара;
2 – квагга;
3 – сумчатый волк;
4 – дронт;
5 – стеллерова
корова

*1600 год избран точкой отсчета не случайно. Дело в том, что научные описания (а часто – и научные названия), а также музейные экспонаты видов животных и растений, которые исчезли до этой даты, практически отсутствуют. Кроме того, к этому году появились первые фундаментальные сводки по известным видам растений и животных и усилилось антропогенное влияние на природу.

Вообще следует помнить, что в природе не существует «вредных» или «полезных» видов. Эти понятия только определяют место того или иного вида относительно человека и его хозяйственной деятельности. В природных же биогеоценозах все виды являются их необходимыми составными компонентами.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Почему антропогенное влияние стало ведущим экологическим фактором? 2. Какие экологические проблемы возникают в связи с ростом населения Земли? 3. Что такое эрозия почв? Каковы причины этого явления? 4. Каковы причины сокращения площади пахотных земель нашей планеты? 5. Как деятельность человека влияет на состояние водоемов? 6. Что такое «кислотные дожди» и «озоновые дыры»? Чем они вызваны и как влияют на состояние биосферы? 7. Как повышение концентрации углекислого газа влияет на климат Земли? К каким последствиям может привести дальнейшее повышение ее в атмосфере? 8. Каковы причины исчезновения видов с нашей планеты? Каковы возможные последствия этого явления?

ПОДУМАЙТЕ

Как деятельность человека может влиять на сокращение площади пахотных земель на нашей планете?

§40 ПРИМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ В ПРАКТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

ВСПОМНИТЕ

Что такое ноосфера?



Среда обитания организмов не должна стать такой!

Как избежать глобального экологического кризиса? В предыдущем параграфе мы рассмотрели только некоторые из тех проблем, которые встали перед человеком после того, как он перестал ощущать себя частью природы и начал активно ее преобразовывать. Однако, несмотря на бурное развитие науки и техники, человек не в состоянии отменить или изменить законы природы: он может только использовать их в своей деятельности. Помочь человеку достичь гармонии в своих отношениях с природой призвана экология, изучающая взаимоотношения организмов со средой обитания.

Экологию часто отождествляют с охраной природы, однако это не одно и то же. Охрана природы — это прикладная область знаний о сохранении и улучшении состояния биосферы, теоретической базой которой является экология. Так, при планировании и осуществлении природоохранных мероприятий на

практике реализуются результаты экологических исследований. Только с развитием экологии человечество постепенно начало понимать значение изучения взаимосвязей организмов со средой обитания, выявления тех закономерностей, которые управляют функционированием биосферы. Даже незначительное влияние человека на природу может привести к цепным реакциям, способным вызвать непредвиденные последствия в глобальном масштабе. Поэтому во избежание всеохватывающего экологического кризиса необходимо объединение усилий всех стран, что позволит выработать и воплотить в жизнь единую стратегию сохранения и улучшения состояния окружающей среды. В первую очередь необходимо построить **экологически стабильное общество**, основанное на применении экологических знаний в практической деятельности человека. Такое общество для удовлетворения собственных потребностей не должно ставить под угрозу существование последующих поколений, то есть будет нести ответственность за то, в каком состоянии оставит после себя окружающую среду и природные ресурсы.

Стратегические принципы построения такого общества, согласованные с правительствами многих государств, разработали ученые разных стран под эгидой **Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП)**. Эта стратегия предполагает обеспечение такого уровня развития общества, который реально улучшит условия жизни и одновременно будет способствовать сохранению состояния биосферы и видового разнообразия организмов как основного фактора ее устойчивости.

Какие шаги необходимо предпринять для построения экологически стабильного общества?

Для построения экологически стабильного общества человечество, во-первых, должно взять под контроль **темпы роста населения** планеты. Примером удачного решения этой задачи может служить Китай, в котором этот показатель удалось уменьшить вдвое.

Во-вторых, необходимо решить проблему **рационального использования энергоресурсов**, которая заключается в ограничении использования невозобновляемых ресурсов (черный уголь, нефть и др.) и более широком применении возобновляемых (энергия ветра, Солнца, приливов и отливов, горячих источников и др.).

Защите окружающей среды от промышленного и бытового загрязнения способствует и экономически

Экологически стабильное общество предполагает:

Контроль за темпами роста населения

Рациональное использование энерго-ресурсов

Вторичное использование сырья

Экологически обоснованные технологии обработки почвы

Сохранение и приумножение лесного фонда, охрана водных и других природных ресурсов



Лесной фонд
Украины

выгодное **вторичное использование сырья**. Например, для выплавки алюминия из металлолома энергозатраты в 20 раз меньше, чем из бокситовой руды; для стали такая экономия составляет до 60%, а при изготовлении бумаги из макулатуры по сравнению с производством из древесины – свыше 25%.

Рост сельскохозяйственной продукции невозможен без внедрения экологически обоснованных **технологий обработки почвы**. Такие технологии направлены на защиту почв от эрозии и засоления.

Одним из главных условий построения экологически стабильного общества является **сохранение и приумножение лесного фонда** планеты. Для этого необходимо прекратить вырубку первичных лесов и перейти к промышленному использованию вторичных и искусственных лесонасаждений с последующим их возобновлением.

Проблема охраны лесного фонда тесно связана с охраной и рациональным использованием **водных ресурсов**. Для решения этой проблемы необходимо внедрять эффективные способы очистки сточных вод, осуществлять постоянный контроль за санитарным состоянием водоемов и качеством питьевой воды. Существует острая проблема разработки и внедрения программы защиты и восстановления естественных водоемов. Необходим и взвешенный подход к строительству новых гидроэлектростанций, созданию водохранилищ, влияющих как на состояние самих водоемов, так и на их обитателей. Значительное внимание следует уделить решению проблемы сохранения малых рек и других небольших водоемов, играющих важную роль в общем водном балансе нашей планеты.

Для обеспечения нормального проживания в больших городах создают зеленые зоны (лесопарки), служащие местообитанием диких видов растений и животных. Чем больше они будут напоминать природные экосистемы, тем выше будет видовое разнообразие населяющих их организмов.

Как экологические знания применяются в практической деятельности человека? Экологические знания широко применяют при ведении охотничьих и рыбных хозяйств, акклиматизации видов и в другой деятельности человека.

Для **эффективного ведения охотничьего хозяйства** следует научно определять и постоянно контролировать нормы добычи промысловых видов, устанавливать сроки охоты на тот или иной вид. Спе-

специалисты должны изучать и постоянно следить за состоянием популяций, их кормовой базы, выяснять причины изменений численности и другие изменения. При снижении плотности популяций ниже определенного уровня охота на такие виды должна быть запрещена до момента восстановления ее численности.

Рациональному рыбному промыслу способствуют технологии, предотвращающие вылов личинок, мальков и молоди рыб, не достигшей товарной массы; запрет вылова во время нереста и другие меры. Постепенно от промыслового лова гидробионтов человек переходит к их искусственному разведению в специализированных хозяйствах (например, прудовых).

Важную роль отводят экологическим исследованиям и при акклиматизации видов. **Акклиматизация** (от лат. *ад* – к и греч. *климатос* – наклонение) – *приспособление определенного вида к условиям местности, где он ранее не обитал.* Перед акклиматизацией определенного вида человек должен предвидеть возможные взаимосвязи его с местными обитателями экосистемы. Так, в некоторых случаях внедренные виды могут оказаться более конкурентоспособными по сравнению с местными и вытеснить последних. Например, медоносная пчела, акклиматизированная в Австралии, вытеснила местный вид, лишенный жала. Кроме того, паразиты и вредители акклиматизированных организмов могут переходить на местные виды, вызывая их массовую гибель.



Схема
очистки
сточных вод

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое экологически стабильное общество? 2. Каковы условия построения экологически стабильного общества? 3. Как человек использует экологические знания в своей практической деятельности? 4. Что такое акклиматизация? Для чего ее используют?

ПОДУМАЙТЕ

Оправдан ли с экологической точки зрения подход человека к окружающей его природе, воплощенный в таких призывах: «Природа – не храм, а мастерская» и «Мы не можем ждать милостей от природы, взять их у нее – наша задача»?

§41 ОХРАНА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ОРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Что такое Красная книга? Какие существуют типы природоохранных территорий?

Каковы основные направления сохранения видового разнообразия организмов? Мы уже говорили о том, что сохранение и улучшение состоя-

ния биосферы невозможно без сохранения видо-
вого разнообразия населяющих ее организмов. Для
этого необходимо всесторонне изучать видовой
состав организмов разных регионов нашей планеты,
уделяя особое внимание видам, которым угрожает
исчезновение. На основании этих исследований
разрабатывают принципы **рационального исполь-
зования видов**. С целью сохранения видового
разнообразия организмов правительства многих го-
сударств (в том числе и Украины) присоединились
к разработанной МСОП *Всемирной стратегии
охраны природы*.

Важность охраны биологического разнообразия
подчеркивает и ратифицированная правительства-
ми многих стран (среди них и Украиной) «*Конвен-
ция об охране биологического разнообразия*» и
созданная на ее основе «*Концепция сохранения
биологического разнообразия Украины*» (1997 г.).
Для реализации этих документов создана Нацио-
нальная программа сохранения биологического раз-
нообразия Украины на 1998–2015 гг.

Ее основные положения:

- сохранение, улучшение состояния и восстано-
вление естественных и нарушенных экосистем, мес-
тообитаний отдельных видов животных, растений и
грибов и компонентов ландшафтов;
- содействие переходу к сбалансированному ис-
пользованию природных ресурсов, уменьшение от-
рицательного влияния на экосистемы;
- усиление ответственности за сохранение биоло-
гического разнообразия со стороны предприятий и
граждан, деятельность которых связана с использо-
ванием природных ресурсов или влияет на состоя-
ние окружающей среды.

С принятием этих документов начат новый этап в
охране окружающей природной среды и ее обитате-
лей. Согласно им биологическое разнообразие Ук-
раины нужно охранять как национальное богатство;
его сохранение и рациональное использование яв-
ляются необходимым условием стабильного разви-
тия государства. Охрана всех организмов, постоянно
или временно обитающих на территории нашей стра-
ны, признана одним из приоритетных направлений
политики правительства Украины.

Для реализации Национальной программы сохра-
нения биологического разнообразия Украины совер-
шенствуется и законодательная база, направленная
на охрану окружающей природной среды.



Рис. 160.
Виды растений,
занесенные
в Красную книгу
Украины:
1 – прострел
большой;
2 – адиантум
венерин волос;
3 – пион крымский;

В частности, приняты такие законы Украины: «Об охране окружающей природной среды» (1991), «О природно-заповедном фонде Украины» (1992), «О животном мире» (1993) (разработан и аналогичный закон о растительном мире) и многие другие законодательные акты. Напомним, что природоохранная деятельность обеспечивается основным законом нашей страны – Конституцией Украины.

Что такое Красная книга? Необходимость учета редких и исчезающих видов организмов обусловило создание при МСОП еще в 1948 году постоянной Международной комиссии по редким и исчезающим видам растений и животных. Перед комиссией была поставлена задача разработать мероприятия и правовую базу по охране этих видов. Результатом работы стало создание **Международной Красной книги**, отдельные выпуски которой стали выходить с 1966 года. Включение определенного вида в Международную Красную книгу означает признание того, что он нуждается в охране на территории всех стран, где он встречается.

Создаются и списки видов, нуждающихся в охране на территории отдельных регионов или стран. Например, существует **Европейский Красный список**. В Украине первое издание «Красной книги» вышло в 1980, следующее – в 1994 (животные) и 1996 (растения и грибы) годах. Согласно «Положению о Красной книге Украины», принятому Верховной Радой Украины в 1992 году, «Красная книга» – это государственный документ о современном состоянии видов животных и растений, находящихся под угрозой исчезновения, и о мерах, касающихся их сохранения и научно обоснованного воспроизведения.

Для каждого из занесенных в «Красную книгу Украины» видов (рис. 160, 161) приведены данные об их распространении, экологических особенностях, численности в природе, принятых или планируемых мерах охраны и другие сведения.

Ныне на территории Украины подлежат охране 541 вид и подвид растений и грибов и 382 вида и подвида животных.

Что такое Зеленая книга Украины? В Украине впервые в мире разработана Зеленая книга. В эту книгу заносят редкие и типичные для определенной местности растительные сообщества, нуждающиеся в установлении особого режима их использования.

Какие существуют природоохранные территории? Виды, внесенные в «Красную книгу», охраня-

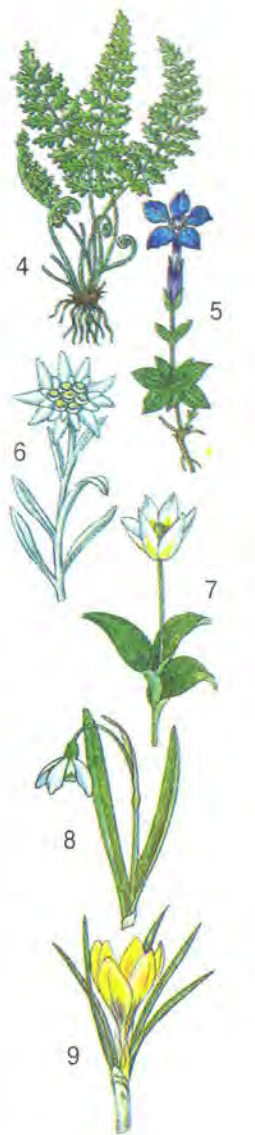


Рис. 160.
(продолжение)
4 – вудсия альпийская;
5 – горечавка бесстебельная;
6 – эдельвейс альпийский;
7 – тюльпан двуцветковый;
8 – подснежник белоснежный;
9 – шафран желтый

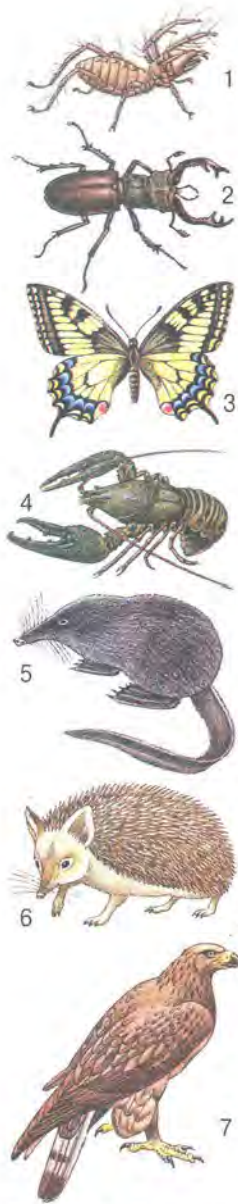


Рис. 161. Виды животных, занесенные в Красную книгу Украины:

- 1 – солпуга обыкновенная;
- 2 – жук-олень;
- 3 – махаон;
- 4 – широкопалый речной рак;
- 5 – выхухоль;
- 6 – еж ушастый;
- 7 – беркут

ют и восстанавливают их численность разными способами, в частности путем создания разнообразных заповедников, национальных природных парков, заказников и других природоохранных территорий.

Согласно закону «О природно-заповедном фонде Украины», этот фонд составляют участки суши и водоемов, природные комплексы и объекты которых имеют особую природоохранную, научную, эстетическую и другую ценность для сохранения разнообразия ландшафтов, генофонда видов и экологического баланса.

Заповедники – это природоохранные научно-исследовательские учреждения, созданные с целью сохранения в естественном состоянии типичных для данной местности или уникальных природных комплексов; изучения природных процессов или явлений, происходящих в них; разработки научных основ охраны природы. Ныне на территории Украины функционирует 16 природных и 4 биосферных заповедника, расположенные во всех природных зонах (рис. 162).

Среди заповедников Украины особое значение имеют **биосферные** (Аскания-Нова, Карпатский, Черноморский, Дунайский). Эта категория заповедников международного значения и создана с целью сохранения в естественном состоянии наиболее типичных природных комплексов биосферы и проведения экологического мониторинга. В биосферных заповедниках осуществляются международные научные и природоохранные программы.

Национальные природные парки – это природоохранные и культурно-просветительские учреждения, призванные сохранять ценные природные, историко-культурные комплексы и объекты. На их территории, кроме зон полной заповедности, имеются и территории, открытые для организованного посещения.

В Украине сейчас функционирует 9 национальных природных парков.

Заказники – природные территории, созданные с целью сохранения и воспроизведения природных комплексов или отдельных видов организмов. На их территории научная и другие виды деятельности осуществляются с соблюдением требований охраны окружающей среды.

Особое место в осуществлении природоохранных мероприятий принадлежит **ботаническим садам** и

зоопаркам, где изучают, сохраняют, акклиматизируют и эффективно используют редкие и типичные виды как местной, так и мировой фауны и флоры. Но главное назначение этих учреждений – просветительско-воспитательная работа, формирование у людей бережного отношения к природе. В Украине функционирует 8 зоопарков и 24 ботанических сада.

Всего на территории нашей страны насчитывается около 6 600 территорий и объектов природно-заповедного фонда общей площадью свыше 2,5 млн га, что составляет свыше 4% территории Украины.



Рис. 162.
Асканийская степь

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что подразумевается под рациональным использованием природных ресурсов? 2. Что такое Красная книга? 3. Каково значение создания Зеленой книги Украины? 4. Какие типы природоохранных территорий Украины вы знаете? Охарактеризуйте их. 5. Какие основные правовые акты регулируют охрану природы в Украине?

ПОДУМАЙТЕ

Какие виды вашей местности нуждаются в охране? Какие природоохранные территории есть в вашей местности?

О ЧЕМ МЫ УЗНАЛИ ИЗ ЭТОГО РАЗДЕЛА

Экология – наука о взаимосвязях живых организмов и их сообществ между собой и условиями среды обитания, о структуре и функционировании надорганизменных биологических систем. Все компоненты среды обитания, влияющие на живые организмы и их сообщества, называют экологическими факторами. Экологические факторы подразделяют на абиотические, биотические и антропогенные. Факторы, действие которых выходит за пределы выносливости организмов, называют ограничивающими. Они определяют территорию расселения вида.

Живые организмы – обитатели нашей планеты освоили четыре основные среды обитания: наземно-воздушную, водную, почву, а также организмы других видов. Наиболее разнообразной по условиям существования является наземно-воздушная среда обитания.

Все формы сосуществования организмов различных видов (паразитизм, комменсализм и мутуализм) называют симбиозом.

Сезонные изменения условий среды обитания обуславливают формирование у организмов адаптивных биологических ритмов: суточных, приливно-отливных, сезонных и других. Одним из ведущих факторов, влияющих на интенсивность процессов жизнедея-

тельности организмов, является продолжительность светового периода суток. Реакция организмов на этот фактор получила название фотопериодизм.

Виды существуют в форме популяций. Популяция каждого биологического вида занимает в биогеоценозе определенное положение – экологическую нишу. Каждая популяция характеризуется определенными показателями (численностью, плотностью, биомассой и т.д.), а также определенной структурой (половой, возрастной, пространственной, этологической). Изменения численности популяций под влиянием различных факторов называют популяционными волнами; они бывают сезонными и несезонными. Поддержание численности популяции на оптимальном для данной среды обитания уровне называется гомеостазом популяции.

Сообщества взаимодействующих между собой популяций организмов различных видов, населяющие территорию с однородными условиями существования, образуют биоценозы. Биоценозы характеризуются определенным видовым разнообразием, биомассой, продуктивностью, пространственной и экологической структурой. Популяции организмов различных видов, входящих в состав определенного биоценоза, тесно взаимосвязаны не только между собой, но и с условиями физической среды обитания. В результате этого формируются биогеоценозы – целостные системы, которым свойственны устойчивость, способность к саморегуляции (поддержанию гомеостаза) и самовоспроизведению.

Биогеоценозы – открытые системы, требующие постоянного поступления энергии извне. В них формируются разные типы цепей питания. Переплетаясь, цепи питания определенного биогеоценоза формируют его трофическую сеть. Закономерности расходования энергии на разных трофических уровнях цепи питания получили название правила экологической пирамиды. В биогеоценозах постоянно происходят сукцессии, которые могут приводить к замене биогеоценоза одного типа другим.

Биосфера – это единая экосистема Земли высшего порядка, совокупность всех ее биогеоценозов. Живое вещество биосферы, то есть вся совокупность организмов нашей планеты, обеспечивает непрерывный круговорот веществ и потоки энергии.

Для постоянного получения сельскохозяйственной продукции человек создает искусственные сообщества организмов – агроценозы. Всё возрастающее

влияние человека на окружающую среду приводит к ее загрязнению, исчезновению многих видов организмов и т.д. В результате этого перед человеком возникает множество экологических проблем, без решения которых ему грозит глобальный экологический кризис с непредвиденными последствиями.

ИТОГОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Задание 1 Охарактеризовать основные закономерности действия экологических факторов на организм, заполнив таблицу:

Закономерность	Формулировка	Биологический сенс
Правило экологической индивидуальности Закон оптимума Явление взаимодействия экологических факторов Закон взаимокompенсации факторов		

Задание 2 Охарактеризовать связи, возникающие между популяциями организмов, входящих в состав определенного биоценоза, заполнив таблицу:

Тип связи	Чем характеризуется	Примеры
Хищничество Конкуренция Паразитизм Комменсализм Мутуализм Нейтрализм		

Задание 3 Охарактеризовать основные экологические группы организмов, заполнив таблицу:

Группы организмов	Чем характеризуются	Роль в биогеоценозах
Продуценты Консументы Редуценты		

I уровень

(выбрать из предложенных ответов правильный)

1. Все возможные взаимосвязи между организмами различных видов называют: а) паразитизм, б) мутуализм, в) комменсализм, г) нейтрализм, д) симбиоз.
2. Границы биоценоза определяются: а) распространением доминирующего вида животных, б) границами определенного растительного сообщества, в) произвольно, г) четких границ нет.
3. Факторы неживой природы называют: а) абиотическими, б) биотическими, в) антропогенными, г) доминирующими.
4. Реакция организмов на изменение длительности светового дня – это: а) фотопериодизм, б) анабиоз, в) биологические часы, г) симбиоз, д) адаптация.
5. Тип симбиоза, при котором организмы различных видов получают взаимную пользу, – это: а) паразитизм, б) комменсализм, в) мутуализм, г) нейтрализм, д) конкуренция.
6. Пространственное и трофическое положение популяции определенного вида в биогеоценозе называют: а) местообитанием, б) трофическим уровнем, в) симбиозом, г) экологической нишей.
7. Продукцию, образованную за единицу времени продуцентами, называют: а) первичной, б) вторичной, в) третичной.
8. Сообщество организмов, искусственно созданное человеком для получения сельскохозяйственной продукции, называют: а) биогеоценозом, б) экосистемой, в) популяцией, г) агроценозом.
9. Ноосфера – это: а) разумная оболочка Земли, б) часть оболочек Земли, заселенная живыми организмами, в) новое состояние биосферы, обусловленное умственной деятельностью человека, г) совокупность всех природоохранных территорий.
10. Потепление климата Земли связано с: а) ростом народонаселения, б) разрушением озонового экрана, в) ростом городов, г) увеличением концентрации CO_2 в атмосфере, д) эрозией почвы.
11. Эрозия почв – это: а) отложение солей на поверхности почвы, б) уменьшение плодородного слоя, в) уничтожение обитателей почв, г) вырубание лесов.
12. Красная книга создана с целью охраны: а) редких видов, б) исчезающих видов, в) редких и типичных животных сообществ, г) редких и типичных растительных сообществ и видов.

II и III уровни

(выбрать из предложенных ответов один или несколько правильных)

1. Органические вещества из неорганических образуют: а) автотрофы, б) гетеротрофы, в) продуценты, г) консументы, д) редуценты, е) фототрофы.
2. Между организмами различных видов могут возникать связи: а) конкуренция, б) мутуализм, в) комменсализм, г) паразитизм, д) хищничество.

3. Между организмами одного вида могут возникать связи: а) конкуренция, б) мутуализм, в) комменсализм, г) паразитизм, д) хищничество.
4. К биотическим факторам относятся: а) температура, б) хозяйственная деятельность человека, в) конкуренция, г) паразитизм, д) влажность, е) хищничество.
5. Факторы, определяющие территорию распространения вида, называют: а) абиотическими, б) биотическими, в) антропогенными, г) ограничивающими, д) климатическими.
6. Показатели, характеризующие состояние популяции, – это: а) видовая структура, б) плотность, в) возрастная структура, г) половая структура, д) биомасса.
7. Определенный биоценоз характеризуется структурой: а) половой, б) видовой, в) возрастной, г) пространственной, д) экологической.
8. Агроценоз отличается от природного биогеоценоза: а) незавершенностью круговорота, б) отсутствием биотических связей между организмами различных видов, в) незначительным видовым разнообразием, г) резким преобладанием отдельных видов, д) способностью к саморегуляции.
9. Графическое изображение трофической структуры цепи питания – это: а) экологическая ниша, б) экологическая пирамида, в) пирамида биомассы, г) пирамида энергии.
10. Биосфера – это: а) живая оболочка Земли, б) разумная оболочка Земли, в) часть оболочек Земли, заселенная организмами, г) совокупность всех природоохраненных территорий, д) единая глобальная экосистема.
11. В образовании осадочных пород участвуют: а) двусторчатые моллюски, б) дождевые черви, в) фораминиферы, г) диатомовые водоросли, д) зеленые водоросли, е) грибы.
12. В процессах почвообразования активно участвуют: а) грибы, б) дождевые черви, в) птицы, г) диатомовые водоросли, д) круглые черви, е) кишечнорастворимые.

IV уровень

1. Какие уровни организации живой материи изучает экология? Какие разделы экологии изучают те или иные уровни организации живой материи?
2. На чем основан принцип единства организмов и среды их обитания?
3. Что общего и отличного в механизме регуляции численности популяций животных и сообществ людей? Ответ обоснуйте.
4. Почему конкуренция между близкими в систематическом отношении видами происходит острее, чем между далекими видами? Ответ обоснуйте.
5. Каким образом плотность популяций зависит от ресурсов среды обитания? Ответ обоснуйте.
6. Почему стабильность биогеоценозов зависит от их видового разнообразия?
7. Можно ли считать сообщества организмов, обитающих в пещерах или на больших глубинах у морского дна, отдельными биогеоценозами? Ответ обоснуйте.
8. Эволюция многих видов цветковых растений и насекомых протекала совместно. Какие общие приспособления выработались у них и в чем они зависят друг от друга?

9. Чем можно объяснить тот факт, что темпы сукцессионных преобразований на заброшенном пшеничном поле со временем значительно замедляются?

10. Чем можно объяснить тот факт, что в процессе сукцессии продуктивность биогеоценоза возрастает?

11. Почему следует охранять не только отдельные редкие или исчезающие виды, а целые экосистемы, в состав которых они входят? Ответ обоснуйте.

12. Почему биосферу нельзя считать отдельной оболочкой планеты Земля? Ответ обоснуйте.



ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 5

Тема Изучение морфологического критерия вида на примере растительных и животных организмов

Оборудование и материалы

Гербарные образцы или живые растения, зафиксированные в формалине или спирте особи разных видов или же чучела животных.

Ход работы

1. Рассмотреть гербарные образцы или живые растения нескольких (2–3) видов одного семейства. Записать их научные названия, дать морфологическую характеристику, используя особенности внешнего строения (стебель, корни, листья, цветки, плоды). Для каждого вида определить его характерные отличия от других (диагностические признаки).

2. Рассмотреть зафиксированные особи или же чучела 2–3 видов животных. Записать их названия, дать характеристику по особенностям внешнего строения, определить черты сходства и отличия. Для каждого вида отметить его характерные отличия от других (диагностические признаки).

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Агроценоз – обедненное видами искусственное сообщество организмов, созданное человеком для получения сельскохозяйственной продукции.

Биогеоценоз – совокупность взаимосвязанных популяций различных видов, населяющих территорию с более или менее однородными условиями обитания и взаимодействующих между собой и физической средой обитания таким образом, что внутри этой системы возникают круговорот веществ и потоки энергии.

Биосфера – часть оболочек Земли, заселенная живыми организмами; единая глобальная экосистема планеты.

Биоценоз – сообщество взаимосвязанных популяций различных видов, населяющих территорию, занятую определенным фитоценозом.

Комменсализм – тип симбиоза, при котором организм одного вида (комменсал) использует организм, жилище, пищу или продукты жизнедеятельности другого вида (хозяина), не нанося ему заметного вреда.

Конкуренция – тип антагонистических взаимоотношений между организмами одного (*внутривидовая*) или разных (*межвидовая*) видов, в результате которых использование определенного ресурса среды обитания одним из них уменьшает его доступность для других.

Консументы – гетеротрофные организмы, питающиеся готовыми органическими соединениями.

Местообитание вида – часть пространства в биогеоценозах, населенная популяциями определенного вида.

Мутуализм – тип симбиоза, при котором каждый из взаимодействующих видов получает определенную пользу от другого.

Ноосфера – новое состояние биосферы, обусловленное умственной деятельностью человека.

Паразитизм – тип симбиоза, при котором организм одного вида (паразит) длительное время использует другого (хозяина) как среду обитания и источник питания.

Полифаги – организмы, способные питаться различной по происхождению пищей.

Популяционные волны (или *волны жизни*) – периодические колебания численности и плотности особей в популяции.

Популяция – совокупность особей одного вида, которые определенное время существуют частично или полностью изолированно от других подобных совокупностей особей этого же вида.

Продуценты – организмы, образующие органические соединения из неорганических.

Редуценты – организмы, питающиеся мертвой органикой, разлагая ее до неорганических соединений.

Сапротрофы – организмы, питающиеся остатками других организмов или продуктами их жизнедеятельности.

Симбиоз – все формы сосуществования организмов разных видов.

Среда обитания – часть природы, населенная особями, популяциями и сообществами организмов, характеризующаяся определенной совокупностью условий.

Сукцессия – закономерные и направленные изменения комплексов организмов, входящих в состав определенного биогеоценоза. Результатом сукцессии может быть замена биогеоценоза одного типа другим.

Трофическая сеть – структура биогеоценоза, формирующаяся в результате переплетения различных цепей питания.

Фитофаги – организмы, питающиеся живыми растениями.

Фитоценоз – сообщество популяций растений разных видов, населяющих общую территорию с более или менее однородными условиями обитания.

Фотопериодизм – реакции организмов на изменения продолжительности светового дня (фотопериода).

Хищничество – явление, при котором определенные виды организмов (в первую очередь, животные) ловят, умерщвляют и употребляют в пищу животных.

Цепи питания – последовательности организмов различных видов, в которых организмы одного вида, их остатки или продукты жизнедеятельности служат пищей организмам другого.

Экологическая ниша – положение популяций определенного вида в биогеоценозе, определяемое взаимосвязями с популяциями других видов и условиями физической среды обитания.

Экологическая пирамида – графическое изображение структуры цепи питания.

Экологические факторы – все компоненты среды обитания, влияющие на живые организмы и их сообщества.

Экология – наука о взаимосвязях живых организмов и их популяций между собой и средой обитания, о структуре и функционировании надорганизменных систем (популяций, биоценозов, биогеоценозов, биосферы).

Экосистема – совокупность популяций различных видов, взаимодействующих между собой и с физической средой обитания таким образом, что внутри этой системы возникают поток энергии и круговорот веществ.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА. ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ



Изучая этот раздел, вы узнаете о (об):

- основных эволюционных гипотезах;
- элементарной единице, факторах и среде эволюции;
- биологической концепции вида;
- особенностях современных взглядов на эволюционное развитие;
- изменениях, происходивших в фауне и флоре за время существования Земли.

§42 ПОНЯТИЕ ОБ ЭВОЛЮЦИИ. ГИПОТЕЗА ЭВОЛЮЦИИ Ж.-Б. ЛАМАРКА

ВСПОМНИТЕ

Что такое модификационная изменчивость? Каковы основные положения клеточной теории и кто ее авторы?

Вы уже знаете, что все группы организмов прошли определенный путь эволюции.

Что такое эволюция? *Эволюция* (от лат. *эволюцио* – развертывание) – это процесс необратимых изменений в строении и функциях живых организмов на протяжении их исторического существования. Ее следствием является приспособленность организмов к среде обитания. Раздел биологии, изучающий общие закономерности, факторы, механизмы и следствия эволюции, называют **эволюционным учением**. Идеи об историческом развитии живой материи высказывали еще мыслители Древней Греции (Гераклит, Демокрит) и Древнего Рима (Лукреций), но попытки научно объяснить это явление появились только в начале XIX столетия.

Что такое креационизм? Не все биологи признают реальность эволюционного процесса. Система взглядов на неизменность живой природы со времени ее возникновения получила название **креационизм** (от лат. *креатио* – создание). Ее последователи в основном придерживаются религиозных представлений на происхождение жизни, рассматривая его как

следствие творческого акта высшей нематериальной силы – Бога. Креационистами были такие выдающиеся биологи, как К. Линней, Ж. Кювье, знаменитый геолог Ч. Лайель и другие.

Каковы основные положения эволюционной гипотезы Ж.-Б. Ламарка? Первую эволюционную гипотезу предложил выдающийся французский ученый Жан-Батист Ламарк. Это был человек энциклопедических знаний. Им написана многотомная «Флора Франции» и создана система классификации беспозвоночных животных, частично сохранявшая свое значение и доныне. Он ввел термин «биология» (1802), обобщал представление об особой «области жизни», позднее названную биосферой.

Свою эволюционную гипотезу Ламарк опубликовал в 1809 г. в книге «Философия зоологии». Он считал, что организмы, у которых отсутствует нервная система, непосредственно изменяются под влиянием факторов окружающей среды. Например, листья водных растений лентовидные, так как вытягиваются под влиянием течения. У животных с нервной системой приспособления вырабатываются по схеме: изменение потребностей приводит к смене привычек, которая вызывает упражнение одних и неупражнение других органов. Упражняемые органы соответственно увеличиваются, а неупражняемые – уменьшаются. Эти изменения передаются по наследству. Например, жираф начал питаться листьями деревьев и постоянно тянулся, чтобы достать до кроны. Так у него удлинились шея и передние ноги.

Итак, один из факторов эволюции по Ламарку – *это наследование всех признаков, возникших под влиянием внешних условий.*

Другой фактор – *внутреннее стремление организмов к прогрессу, не зависящее от внешних условий.* Ламарк рассматривал эволюцию как процесс непрерывных изменений, в основе которых лежит усложнение организации при переходе от низшей ступени развития к высшей. Такие ступени он назвал **градациями**.

Низшие ступени – это бактерии и другие микроскопические организмы, высшие – теплокровные животные и человек. Одновременное существование видов разных градаций он объяснял непрерывным возникновением жизни из неживой материи: чем позже возникли виды, тем проще они организованы, так как еще не успели достичь высших ступеней. Интересно, что Ламарк единственный за всю историю биологии



Жан-Батист
Ламарк
(1744–1829)



Схема выработки приспособлений у животных по Ламарку

предложил считать человекообразных обезьян непосредственными предками человека.

Эволюционная гипотеза Ж.-Б. Ламарка (*ламаркизм*) не была воспринята современниками, но нашла значительное число сторонников в конце XIX — начале XX столетия. Их взгляды называют *неоламаркизмом* (от греч. *неос* — новый).

Каковы успехи биологии в первой половине XIX столетия? В первой половине XIX столетия в различных областях биологии было сделано много открытий.

Создание клеточной теории показало, что клеточный уровень организации свойственен всем живым организмам, а клетки организмов из разных царств подобны по строению и функциям. Это дало основание для развития идеи об общности происхождения всего живого на Земле. В это время были открыты зародышевые листки и показано, что зародышевое развитие у представителей различных классов позвоночных состоит из одинаковых этапов, что навело на мысль об общих предках этих животных.

Один из основателей *палеонтологии* (от греч. *палайос* — древний, *онтос* — существо и *логос*) — науки об ископаемых остатках живых организмов — выдающийся французский ученый Ж. Кювье (1769–1832). Он установил, что каждой геологической эпохе соответствуют определенные ископаемые виды, отличающиеся от животных и растений предыдущих и последующих эпох.

Для объяснения последовательных смен ископаемых фауны и флоры Кювье предложил *гипотезу катастроф* (от греч. *катастрофа* — переворот). Он считал, что геологическая история Земли представляет собой чередование длительных стабильных периодов и сравнительно коротких с резкими изменениями ее поверхности — катастроф (опускание или подъем суши, активизация вулканической деятельности и т.п.). Это приводило к полному уничтожению жизни на определенных участках планеты, которые затем заселялись видами, пришедшими из других местностей, либо на них возникали новые виды, не имеющие ничего общего с вымершими.

На рубеже XVIII и XIX столетий возникла *биогеография* — наука о закономерностях распространения видов живых существ и их совокупностей (биогеографических комплексов) на земном шаре. Ее развитию способствовали многочисленные научно-исследовательские экспедиции, проводимые различны-



Схема основных этапов зародышевого развития многоклеточных животных

ми странами. Основателями биогеографии считают знаменитого немецкого ученого и путешественника А. Гумбольдта (1769–1859) и академика Петербургской академии наук П.С. Палласа.

Было установлено, что различия в заселении различных континентов и островов тем значительнее, чем более они обособлены друг от друга. Например, Ч. Дарвин во время кругосветного плавания на корабле «Бигль» обратил внимание на то, что на каждом из островов Галапагос обитает особый вид птиц – вьюрков. Эти виды оказались близкими между собой и с видом, обитающим в близлежащих частях Южной Америки. Он предположил, что материковый вид в свое время заселил острова, где на каждом из них вследствие приспособления к местным условиям от него образовались особые виды.

Создание систем различных групп животных и растений привели ученых к мысли о том, что сходство видов, родов и т.д. между собой определено их историческим происхождением от общего предка.

В это же время было доказано единство химического состава живой и неживой природы, а также возможность синтеза органических веществ из неорганических. Немецкий химик Ю. Либих (1803–1873), изучая минеральное питание растений и биологическую природу процессов гниения и брожения, установил участие живых организмов в круговороте веществ в природе. Были изучены основные классы органических соединений и заложены основы исследования фотосинтеза.

Итак, было накоплено много новых сведений о живых организмах, требовавших теоретического объяснения.



Петр Симон
Паллас
(1741–1811)

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое эволюция и эволюционное учение?
2. Что такое креационизм?
3. Какие факторы эволюции по Ламарку вам известны?
4. Как по Ламарку у организмов возникают новые признаки? Что такое градации?
5. В чем заключается значение клеточной теории для развития эволюционных идей?
6. Какие основные достижения были сделаны в биологии в первой половине XIX столетия?
7. Что такое гипотеза катастроф?
8. Каково значение палеонтологии и систематики для развития эволюционных идей?
9. Какие биохимические открытия были сделаны в первой половине XIX столетия?

ПОДУМАЙТЕ

Почему создание эволюционной гипотезы Ч. Дарвина стало возможным именно в середине XIX столетия?

§43 ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ГИПОТЕЗЫ Ч. ДАРВИНА

ВСПОМНИТЕ



Чарльз Роберт
Дарвин
(1809–1882)

Каковы основные положения эволюционной гипотезы Ж.-Б. Ламарка? Что такое наследственная и ненаследственная изменчивость?

Каков вклад Ч. Дарвина в развитие биологии?

Английский ученый Чарльз Дарвин – один из самых выдающихся биологов мира. Его эволюционная гипотеза, известная под названием «**дарвинизм**», более ста лет была теоретической основой биологии и значительно повлияла на другие естественные науки, а также философское осмысление мироздания.

Основные положения своего учения Дарвин разработал еще в молодые годы во время кругосветного путешествия на корабле «Бигль» (1831–1836). Затем на протяжении более 20 лет он собирал факты, подтверждающие его идеи, и только в 1859 г. опубликовал их в книге «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». В других работах – «Изменения домашних животных и культурных растений под влиянием одомашнивания» (1868) и «Происхождение человека и половой отбор» (1871) – он дополнительно исследовал некоторые проблемы эволюции и попытался обосновать происхождение человека от ископаемых приматов.

Каковы основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина? Эволюция по Дарвину состоит в непрерывных приспособительных изменениях видов в процессе их исторического развития (рис. 163). Все современные виды являются потомками вымерших предковых форм. Эволюция осуществляется на основе наследственной изменчивости под воздействием борьбы за существование, следствием которой является естественный отбор.

Наследственная (по Дарвину – **неопределенная**) **изменчивость** – это изменения, индивидуально возникающие у каждого организма независимо от влияния внешней среды и передающиеся потомкам. От нее Дарвин отличал **ненаследственную (определенную) изменчивость**, которая одинаково проявляется у всех особей вида под влиянием определенных факторов внешней среды. Она исчезает у потомков после прекращения их действия. Например, размеры лошадей на островах или высоко в горах че-

Основные
факторы
эволюции
по Дарвину

→ Неопределенная
изменчивость

→ Борьба за
существование

→ Естественный
отбор

рез несколько поколений уменьшаются. Если таких животных переместить на равнины, то их потомки постепенно возвратятся к предковым размерам.

Сама по себе наследственная изменчивость не имеет приспособительного характера. Поэтому Дарвин считал, что существуют особые природные механизмы (факторы), обеспечивающие приспособления организмов (**адаптации**) к окружающей среде — это борьба за существование и естественный отбор.

Борьба за существование — это вся совокупность взаимоотношений между особями и различными факторами окружающей среды. Идею, объясняющую причины этой борьбы, Дарвин взял у английского социолога Т. Мальтуса (1766–1834) — автора первой гипотезы о народонаселении. В основе его взглядов лежит положение о том, что темпы роста населения возрастают в геометрической прогрессии, а средства существования — лишь в арифметической. Это ведет к перенаселению и обнищанию, а регуляторами численности человечества служат голод, эпидемии и войны. Дарвин обратил внимание на наличие подобной закономерности в живой природе: способность организмов к увеличению численности вследствие размножения противоречит постоянству ресурсов среды обитания, поэтому большинство их потомков погибает. Он различал несколько форм борьбы за существование.

Наиболее острой является **внутривидовая борьба**, происходящая между особями одного вида за пищу, места размножения, пространство для произрастания и т.д. Например, проростки сосны на небольшой площади затевают друг друга и конкурируют за почвенный раствор, вследствие чего из них выживает не более 1%.

Межвидовая борьба проявляется в соревновании между особями различных видов: хищники ограничивают численность жертв; растения конкурируют за места произрастания и т.п. Наиболее остро конкурентные взаимоотношения проявляются у видов с близкими экологическими потребностями.

Взаимодействие с силами неживой природы также приводит к гибели значительной части особей: например, сильные ветры сносят прибрежных крылатых насекомых в морские пространства, где они погибают.

Естественный отбор — это следствие борьбы за существование. Он проявляется в выживании и размножении наиболее приспособленных к окружающим условиям особей и гибели менее приспособленных.

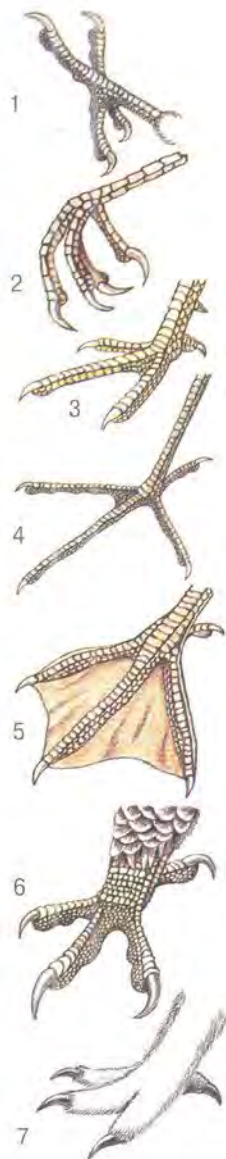


Рис. 163.
Разные приспособительные типы задних конечностей птиц:
1 — дятла;
2 — воробья;
3 — фазана;
4 — цапли;
5 — утки;
6 — орла;
7 — полярной куропатки

Особой формой естественного отбора является **половой отбор**, проявляющийся у многих животных в соперничестве особей одного пола за спаривание с особями противоположного пола (поединки самцов оленей, петухов и бойцовых рыбок, «конкурсы пения» певчих птиц и цикад, брачные танцы журавлей и др.).

Для объяснения происхождения нескольких видов от общего предка Дарвин обосновал термин **дивергенция** (от лат. *диверго* – отклоняюсь) – явление расхождения признаков у потомков вследствие приспособлений к различным условиям существования.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Чему посвящены основные труды Ч. Дарвина? 2. Что собой представляет дарвиновское понимание эволюции? 3. Что такое определенная и неопределенная изменчивость? 4. Что такое борьба за существование и каковы ее формы? 5. Какова сущность понятия «естественный отбор»? 6. Что такое половой отбор? 7. В чем сущность понятия «дивергенция»?

ПОДУМАЙТЕ

Как объяснить с точки зрения современной молекулярной биологии возникновение наследственных изменений независимо от внешней среды?

§44 РАЗВИТИЕ ДАРВИНИЗМА ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XIX – В НАЧАЛЕ XX СТОЛЕТИЯ

ВСПОМНИТЕ

Каковы основные этапы индивидуального развития организмов?

Учение Ч. Дарвина было значительно дополнено работами его последователей и как оконченная система – «**классический дарвинизм**» – сформировалось в начале XX столетия.

Что такое филогенез? Знаменитый немецкий ученый Эрнст Геккель обратил внимание на то, что виды изменяются в процессе своего исторического развития и дают начало новым видам в пределах какой-либо систематической группы.

Филогенез (от греч. *филон* – род и *генезис* – происхождение) – это конкретные пути исторических (эволюционных) изменений отдельных систематических групп (видов, родов и т.д. включительно до царств) и совокупности всего живого. Для выяснения филогенеза определенной группы Геккель предложил сопоставлять данные палеонтологии, сравнительных эмбриологии и анатомии. Так ученые связывают ископаемые и современные формы в единый **филогенетический ряд** – последовательность исторических



Эрнст Геккель
(1834–1919)

изменений организмов или их частей (например, последовательность изменений в строении черепа и конечностей у предков лошади).

Геккель ввел понятие о **монофилии** (едином происхождении) всех потомков от единого предка. Это понятие он предложил как основной принцип **естественной (филогенетической) классификации**, а также разработал способ графического изображения исторического развития систематических групп в виде филогенетических древ (рис. 164).

Что такое биогенетический закон? Биогенетический закон был одновременно открыт Э. Геккелем и Ф. Мюллером (закон Геккеля – Мюллера): *индивидуальное развитие (онтогенез) любого организма представляет собой сокращенное повторение исторического развития (филогенеза) вида, к которому он принадлежит*. Например, наличие одинаковых начальных фаз эмбриогенеза (зигота, бластула, гаструла и т.д.) свидетельствует об общности происхождения всех многоклеточных животных. Появление на соответствующих эмбриональных фазах у всех представителей различных классов хордовых жаберных щелей свидетельствует об их происхождении от рыбообразных предков (рис. 165).

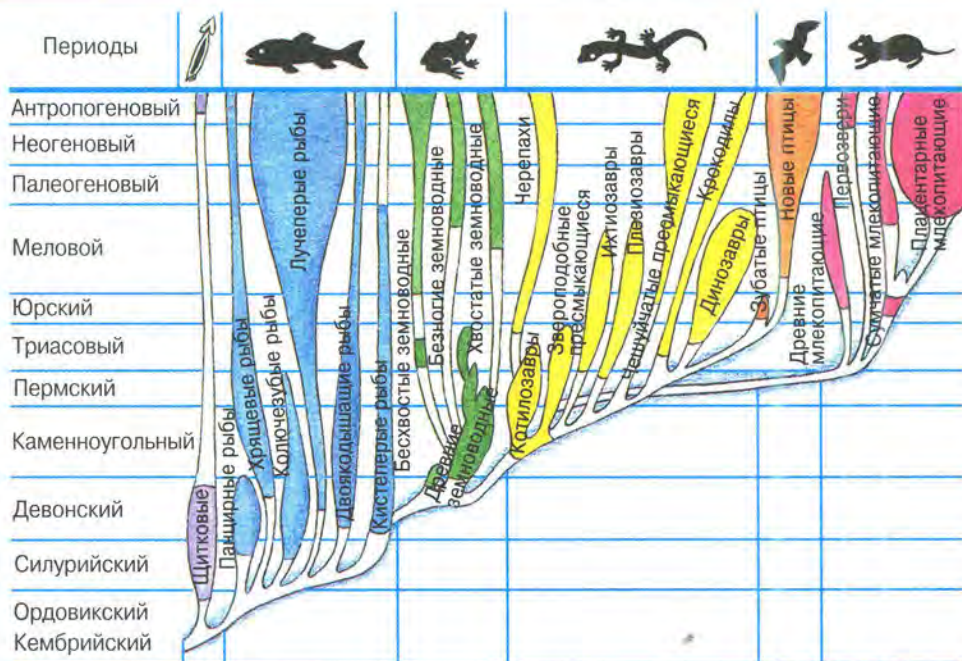


Рис. 164. Филогенетическое дерево позвоночных

- 1 – костной рыбы;
- 2 – саламандры;
- 3 – черепахи;
- 4 – крысы;
- 5 – человека

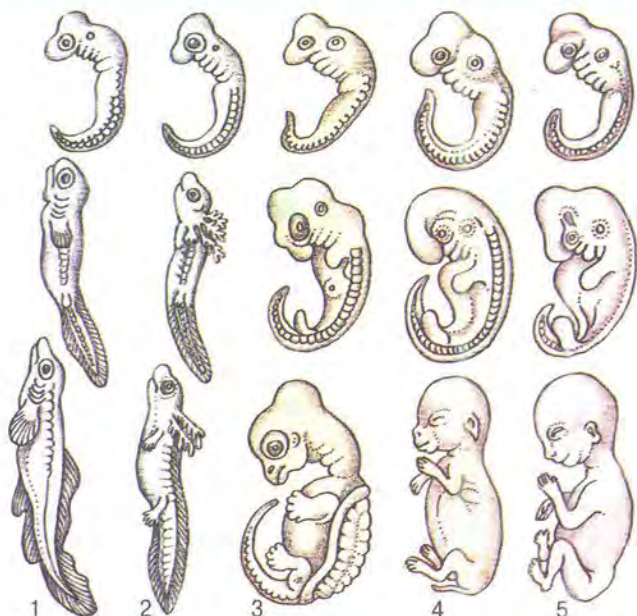


Рис. 165. Последовательные фазы развития зародышей позвоночных животных и человека

В чем проявляются адаптации живых существ к условиям среды обитания? Были изучены и осмыслены с позиций дарвинизма разнообразные адаптации живых существ к условиям среды обитания. В частности, исследованы различные виды защитных окрасок, формы тела и поведения организмов, делающие их менее заметными для врагов.

При **маскировке** животное, обладающее защитными окраской и формой, в случае опасности принимает определенное положение тела (рис. 166). В местностях, где чередуются времена года, благодаря сезонным линькам многие птицы и млекопитающие приобретают темную летнюю или светлую зимнюю защитные окраски. Многие животные способны быстро изменять окраску в зависимости от фона окружающей среды – осьминоги, камбала, хамелеоны и другие.

При **демонстрации**, наоборот, окраска и поведение животных выделяют их на окружающем фоне. Предупреждающие и угрожающие окраска и поведение сигнализируют врагам о несъедобности (колорадский жук, божья коровка) или о хорошей защищенности (жалоносные перепончатокрылые, ядовитые змеи) (рис. 167).

Мимикрия (от греч. *мимикос* – наследовательный) – это способность к наследованию окраски, формы



Мадагаскарский жук



Морской конек

Рис. 166. Защитные окраска (1) и форма (2) тела животных

или поведения организмов одного вида особями других видов. Два типа мимикрии открыли английский энтомолог Г. Бейтс и немецкий зоолог Ф. Мюллер.

При **бейтсовской мимикрии** хуже защищенный вид наследует хорошо защищенного, а при **мюллеровской** – несколько защищенных видов наследуют друг друга, образуя «кольцо» видов. Их враги, выработав рефлекс отвращения к одному из видов «кольца», не трогают и остальных.

Мимикрия у растений – отдельные приспособления, напоминающие другие виды. Так, цветки некоторых растений не имеют нектарников, но имитируют цветки нектароносных, благодаря чему их опыляют насекомые. У некоторых тропических орхидей цветки формой и окраской напоминают самок определенных видов бабочек. Самцы опыляют их при попытках спаривания.

В результате сравнительно-анатомических и эмбриологических исследований были разработаны представления о гомологиях, аналогиях, рудиментах и атавизмах.

Какое значение для биогенетических исследований имеет изучение гомологий и аналогий, рудиментов и атавизмов? Гомология (от греч. *го-мология* – соответствие) – это соответствие общего плана строения органов различных видов, обусловленное их общим происхождением (рис. 168). Часто вследствие адаптаций к разным условиям среды гомологичные органы различных видов существенно отличаются между собой, и единство их происхождения устанавливают лишь на основании изучения эмбриогенеза, палеонтологических данных и других исследований. Например, все видоизменения корня (корнеклубни, луковицы и пр.) гомологичны по отношению друг к другу и самому корню.

Аналогии (от греч. *аналогия* – подобие) – это подобие строения органов разного происхождения, но выполняющих сходные функции (рис. 169).

Рудименты (от лат. *рудиментум* – зачаток) – это органы недоразвитые или упрощенные по сравнению с предковыми видами вследствие утраты своих функций на протяжении филогенеза (рис. 170). Например, остатки тазового пояса китообразных; чешуйчатые рудименты листьев верблюжьей колючки; аппендикс и копчик у человека.

Атавизмы (от лат. *атавис* – предок) – проявление у отдельных особей определенного вида черт предков. Например, у некоторых людей встречается многососковость или короткий хвост (рис. 170).



Рис. 167.
Угрожающие позы животных:
1 – жук-чернотелка;
2 – гусеница вилохвоста

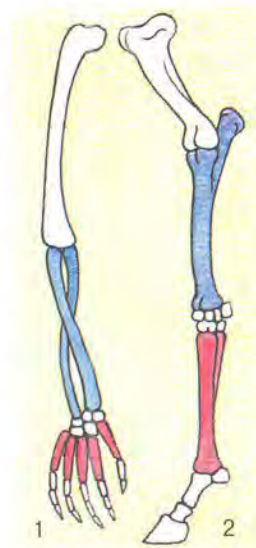


Рис. 168.
Гомологичные органы: передние конечности обезьяны (1) и лошади (2)

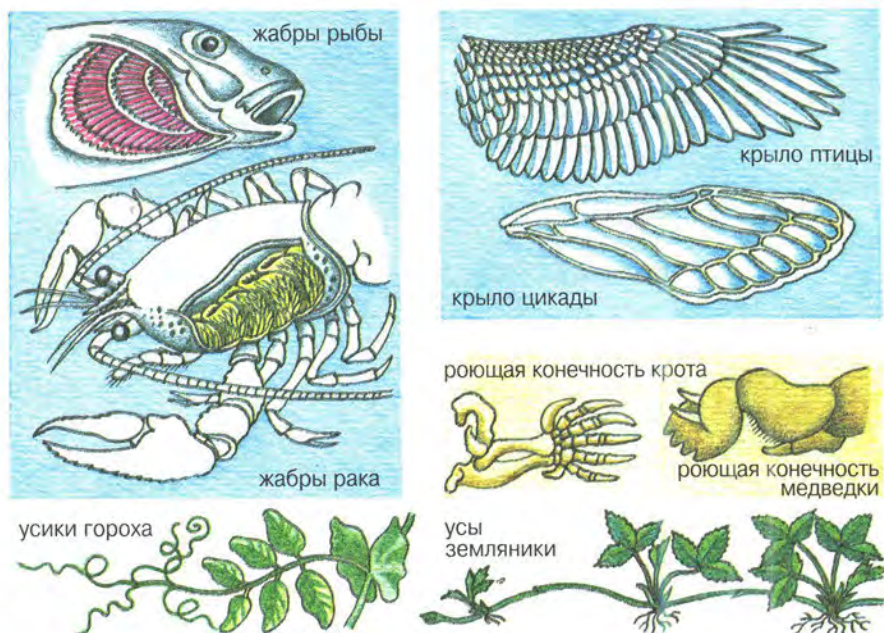


Рис. 169. Аналогичные органы



Рис. 170. Рудименты (А) и атавизмы (Б).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что собой представляет классический дарвинизм? 2. Какой вклад внес Э. Геккель в развитие дарвинизма? 3. Что такое филогенез и естественная классификация видов? 4. Какие разновидности защитных окрасок и форм тела вам известны? 5. Что такое мимикрия? 6. Что такое гомологии, аналогии, рудименты и атавизмы?

ПОДУМАЙТЕ

Гомологичные или аналогичные образования представляют собой лист яблони, хвоинка сосны, колючка кактуса? Ответ аргументируйте.
Каковы могут быть причины дивергенции?

§45 СИНТЕТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА ЭВОЛЮЦИИ

ВСПОМНИТЕ

Каковы основные положения классического дарвинизма? Какие закономерности наследственности открыл Г. Мендель?

В чем проявился кризис дарвинизма в начале XX столетия? Еще при жизни Ч. Дарвина его гипотезу критиковали многие ученые. Природа наследственной изменчивости оставалась неизвестной. Большинство исследователей считало, что гибриды имеют черты промежуточного характера по сравнению с родительскими: например, мул – гибрид осла и лошади – имеет черты обоих видов. Английский натуралист Ф. Дженкин высказал мысль, что проявление какого-либо возникшего полезного признака у потомков будет уменьшаться и через несколько поколений сойдет на нет; поэтому естественный отбор никак не осуществляется. Дарвин не смог опровергнуть это утверждение и назвал его «кошмар Дженкина».

Английский философ Г. Спенсер (1820–1903) утверждал, что ненаправленные наследственные изменения ведут к неспособности организма поддерживать постоянство своей внутренней среды (гомеостаз) и, следовательно, – к гибели. Он отметил, что само понятие «отбор» подразумевает целенаправленный волевой акт, который, например, человек осуществляет при селекции. В природе такой сознательной отбирающей силы не существует, поэтому понятие «естественный отбор» лишено биологического смысла. Это возражение во многом актуально и сегодня.

Само понятие «вид» в классическом дарвинизме осталось таким, каким дал его К. Линней в 1735 году: совокупность подобных по строению особей, способных скрещиваться между собой и давать плодовитое потомство. Элементарной единицей эволюции классические дарвинисты считали особь.



Современное понятие о структуре вида



Алексей
Николаевич
Северцов
(1866–1936)



Иван
Иванович
Шмальгаузен
(1884–1963)

Открытие мутаций навело на мысль о том, что наследственные изменения фенотипа организмов происходят внезапно, а не формируются длительное время, как считали последователи учения Ч. Дарвина.

Все эти нерешенные проблемы подготовили почву для создания нескольких систем эволюционных воззрений, среди которых длительное время наиболее популярной была синтетическая гипотеза.

В чем сущность синтетической гипотезы эволюции? Синтетическая гипотеза эволюции – это комплекс представлений об эволюционном процессе, возникший в результате объединения положений классического дарвинизма с учением о мутациях и представлением о популяции как элементарной единице эволюции. Она сложилась в 20–50-х годах XX столетия благодаря исследованиям многих ученых, в частности А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена.

Основные положения синтетической гипотезы эволюции следующие:

1. Мутации – главный источник наследственной изменчивости.

2. Популяция – элементарная единица эволюции, где действуют элементарные факторы эволюции – волны жизни, дрейф генов и изоляция.

3. Эволюционный процесс происходит в формах микроэволюции, видообразования и макроэволюции.

4. Движущие силы эволюции – это естественный отбор, действующий на совокупность фенотипов популяции, и борьба за существование в различных формах.

5. Любая систематическая группа или процветает (биологический прогресс), или вымирает (биологический регресс). Биологический прогресс достигается, прежде всего, за счет изменений строения (ароморфоз, идиоадаптация или дегенерация).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Чем вызван кризис классического дарвинизма в начале XX столетия? 2. Почему понятие «естественный отбор» было раскритиковано современниками Дарвина? 3. Какой уровень организации живой материи Ч. Дарвин считал элементарной единицей эволюции? 4. Каковы основные положения синтетической гипотезы эволюции?

ПОДУМАЙТЕ

Почему исследование природы наследственной изменчивости вызвало кризис классического дарвинизма?

§46 ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИИ

ВСПОМНИТЕ | Что такое популяция?

Что такое генетика популяций? Генетика популяций – это раздел генетики, изучающий генетическую структуру природных популяций, а также генетические процессы, происходящие в них. Она имеет исключительное значение для развития эволюционной теории: ее исследованиями установлено, что популяция является не только единицей вида, но и эволюции, поскольку в ней происходят все эволюционные процессы.

Каково значение исследований генетики популяций для эволюционного учения? Как известно, различные факторы окружающей среды влияют исключительно на фенотип, поскольку генотип – это лишь закодированная в ДНК наследственная информация. Последняя часто не проявляется в фенотипе, например если находится в рецессивной аллели в гетерозиготном состоянии. Поэтому в популяциях перекрестно оплодотворяющихся диплоидных организмов рецессивные мутации длительное время могут не проявляться, пребывая в гетерозиготном состоянии. Так они образуют **резерв наследственной изменчивости**.

Чем шире такие мутации распространяются среди особей популяции вследствие последовательных скрещиваний, тем более вероятен их переход в гомозиготное состояние и проявление в фенотипе. В зависимости от соответствия таких состояний признаков определенным условиям среды их носители – организмы – или погибают, или выживают и дают плодovitое потомство. В последнем случае через несколько поколений такое новое состояние признака (**фен**) как более приспособительное полностью вытеснит из популяции менее соответствующий данным условиям существования доминантный фен вместе с его носителями (особями). Таким образом, вследствие подобных эволюционных изменений сохраняется только рецессивная мутантная аллель, а ее доминантная аллель исчезает.

Полудоминантные и доминантные мутации вследствие взаимодействия организма-носителя с окружающей средой в процессе онтогенеза в той или иной степени проявляются в фенотипе. Если данный фен



Схема проявления мутаций в фенотипе

не соответствует условиям окружающей среды, то такие особи либо сразу погибают или не дают плодovитого потомства, либо, наоборот, если он предоставляет организму определенные преимущества, широко распространяются в популяции на протяжении нескольких поколений.

Таким образом, несмотря на природу (рецессивность или доминантность) того или иного фена, он при соответствии условиям окружающей среды распространяется в популяции вследствие размножения своих носителей – особей. Несоответствующие фены, наоборот, исчезают вместе с фенотипами, к которым они принадлежат. Одновременно перераспределяются частоты встречаемости отдельных генов.

Наблюдения в природе подтвердили способность популяций приспосабливаться к изменениям среды обитания. Например, в середине XIX столетия в Англии преобладали особи бабочки березовой пяденицы светлой окраски, соответствующей фону стволов берез, на которых они сидят днем. В промышленных районах к концу столетия вследствие задымленности стволы берез стали серыми, и через несколько десятилетий в популяциях березовой пяденицы начала доминировать темноокрашенная форма (рис. 171). В наше вре-

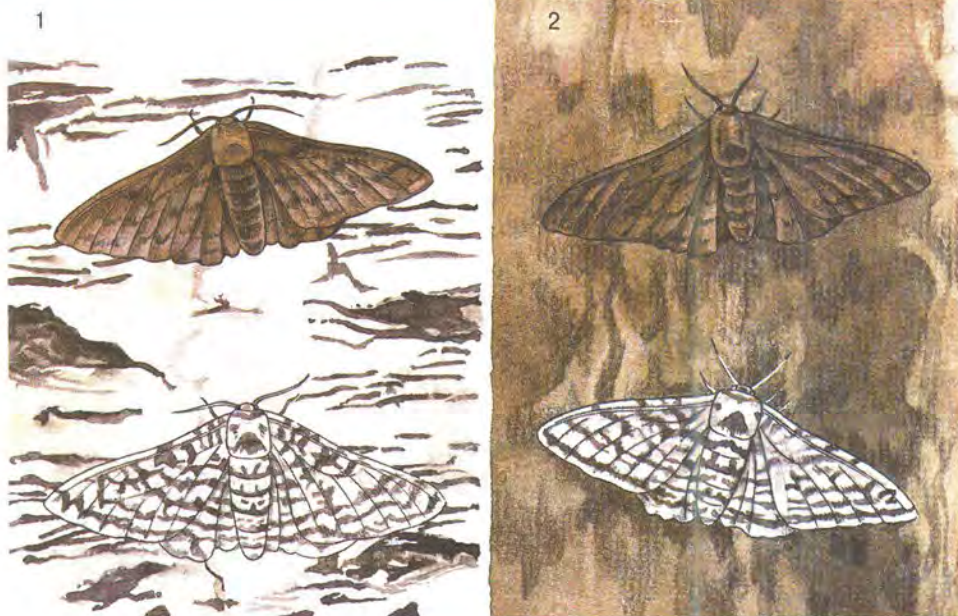


Рис. 171. Темная и светлая формы бабочки березовой пяденицы на чистом (1) и задымленном (2) стволах березы

мя благодаря мероприятиям по борьбе с промышленными выбросами стволы берез в Англии снова стали белыми, а среди бабочек вновь преобладают светло-окрашенные особи вследствие распространения в популяциях более адаптивной в данных условиях аллели светлой окраски.

Почему популяцию считают элементарной единицей эволюции? В популяции происходят все элементарные эволюционные процессы. Отдельные особи не имеют своей собственной эволюционной судьбы, так как все изменения происходят во время смены поколений. Согласно синтетической гипотезе, в популяциях, кроме наследственной изменчивости, отбора и борьбы за существование, действуют еще и особые элементарные факторы эволюции – дрейф генов, волны жизни и изоляция. О волнах жизни вам уже известно, а два других понятия рассмотрим подробно.

Что такое дрейф генов? Одной из причин изменений генетической структуры популяций является **дрейф** (от голл. *дрийвен* – плавать) **генов** – *случайное и ненаправленное изменение частот встречаемости аллелей и их сочетаний в популяции*. Наиболее четко это проявляется в малочисленных популяциях из-за ограничения свободы скрещивания при размножении. И, наоборот, чем более многочисленна популяция организмов, тем менее значительна роль дрейфа генов в изменении генетической структуры популяции.

Среди последствий дрейфа генов в малочисленных популяциях наиболее важным является увеличение частоты встречаемости гомозигот. Это обусловлено возрастанием вероятности близкородственного скрещивания между особями популяции. Благодаря популяционным волнам может быстро возрастать частота встречаемости одних аллелей, тогда как другие могут быть утрачены полностью. Таким образом, популяции, имевшие изначально сходную генетическую структуру, со временем могут различаться все более и более независимо от характера изменений условий среды обитания.

Что такое изоляция и какие ее виды различают? **Изоляция** – это фактор, затрудняющий или делающий невозможным скрещивание между особями одного вида.

При **географической изоляции** различные популяции одного вида разъединены непреодолимым для них барьером – рекой, горным хребтом, лесным массивом, степями (рис. 172).





Рис. 172. Географическая изоляция близких видов ели: заштрихован ареал ели европейской; черной линией очерчены ареалы близких видов елей (каждый вид обозначен отдельной цифрой)

Экологическая изоляция возникает, когда внутри популяции формируются различные группы особей (экологические формы или расы), каждая из которых отличается требованиями к условиям существования.

Часто образуются группы, отличающиеся видом пищи. Например, одни расы жука гороховой зерновки питаются семенами гороха, другие – фасоли. В период размножения из-за различных мест произрастания кормовых растений особи разных рас между собой не контактируют.

Изоляция возникает из-за разных **сроков размножения**. Например, цветение различных особей одного вида луговых трав зависит от времени прекращения весеннего паводка: растения, которые долго пребывали под водой, цветут позже тех, которые вообще не затоплялись или попадали под воздействие паводка лишь на короткое время.

Изоляцию обеспечивают также особенности поведения (**этологическая изоляция**). Например, в озере Севан (Армения) обитает несколько стад форели, которые вместе питаются, однако для размножения особи каждого стада направляются в особое место (рис. 173). Различные формы изоляции действуют независимо одна от другой и зачастую одновременно в популяциях определенного вида.

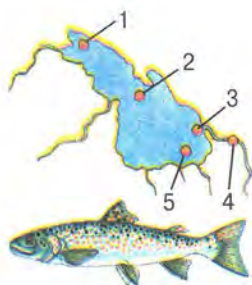


Рис. 173. Этологическая изоляция пяти стад форели (места нереста обозначены цифрами)

Эволюционное значение изоляции состоит в том, что при отсутствии обмена генами между популяциями в генофонде каждой из них со временем возникают различные мутации и изменяются частоты встречаемости аллелей, поэтому изолированные популяции адаптируются к внешней среде независимо одна от другой. Таким образом, изоляция – это необходимое условие возникновения внутривидовой дивергенции (расхождения признаков).

Применимы ли положения синтетической гипотезы эволюции ко всем видам?

Нетрудно заметить, что все выводы синтетической гипотезы касаются лишь популяций организмов с перекрестным оплодотворением. Поэтому механизмы эволюции партеногенетических и самооплодотворяющихся организмов, а также видов, у которых половое размножение отсутствует, до последнего времени практически не изучены.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое популяция? 2. Как происходит изменение генофонда популяций на основании рецессивных и доминантных мутаций? 3. Что собой представляет резерв наследственной изменчивости? 4. Что такое элементарные факторы эволюции? 5. Какие взаимосвязи существуют между волнами жизни и дрейфом генов? 6. Что такое изоляция и какие ее виды вам известны?

ПОДУМАЙТЕ

Почему изоляция является необходимым условием дивергенции?

§47 МИКРОЭВОЛЮЦИЯ. ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА. ВИД И ЕГО КРИТЕРИИ

ВСПОМНИТЕ

Что такое естественный отбор и норма реакции?

Что такое микроэволюция? *Микроэволюция – это совокупность эволюционных процессов, происходящих в популяциях одного вида.* Как считали авторы синтетической гипотезы эволюции, естественный отбор направляет случайные элементарные изменения фенотипов, возникшие вследствие мутаций, на путь образования приспособлений целостных организмов к изменениям внешней среды. В этом состоит творческая роль естественного отбора, поэтому его часто называют (наряду с борьбой за существование) *движущей силой эволюции.*

В различных местах обширных ареалов определенных видов популяции, приспосабливаясь к тем или

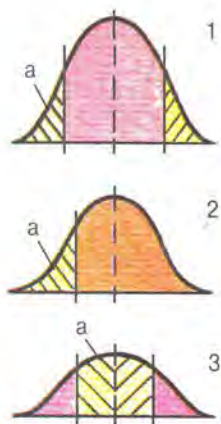


Рис. 174.
Формы
естественного
отбора:
1 – стабилизиру-
ющий;
2 – движущий;
3 – разрывающий
(а – гибель особей)

иным особенностям окружающей среды, более или менее отличаются между собой. Такие популяции (или их совокупности) часто называют **подвидами**. Каждый подвид характеризуется одним или несколькими особыми фенами. Например, вид тигр имеет 7 подвидов, белый гриб – около 20.

Какие различают формы естественного отбора? В зависимости от направления адаптационных изменений различают стабилизирующий, движущий и разрывающий отбор (рис. 174).

Стабилизирующий отбор проявляется в более или менее постоянных условиях окружающей среды. Он поддерживает постоянство определенного наиболее адаптивного фенотипа и отбрасывает все его изменения, как менее приспособительные, одновременно сужая норму реакции (границы модификационной изменчивости). Его следствием становится совершенная приспособленность к определенным условиям внешней среды, то есть специализация (например, ярусность растений).

Движущий отбор осуществляется при изменении окружающей среды или приспособлении к новым условиям при расширении ареала. Он сохраняет наследственные изменения в определенном направлении, перемещая соответственно и норму реакции. Например, при освоении почвы как среды обитания у различных неродственных групп животных конечности превратились в роющие (медведка, жуки-навозники, сумчатые и плацентарные кроты и др.).

Разрывающий отбор действует одновременно в двух или более направлениях, но не способствует сохранению усредненных (промежуточных) состояний признаков. Например, в популяциях насекомых океанических островов, на которых постоянно дуют сильные ветры, сохраняются либо бескрылые особи, либо особи с хорошо развитыми крыльями, способными противостоять воздушным течениям. Насекомые же со среднеразвитыми крыльями исчезли вследствие сноса ветром в океан. Такой отбор способствует возникновению различных фенотипов в одной популяции (**полиморфизм**).

Каково современное определение вида? Почти два столетия в науке было принято классическое определение вида К. Линнея: вид – совокупность подобных по строению особей, которые свободно скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство. Виды реально существуют в природе и не изменяются со временем. Ж.-Б. Ламарк считал, что в природе

реально существуют лишь группы особей (популяции), взаимное сходство которых определяется обитанием в одинаковых условиях. Любое изменение условий приводит и к изменению особей, то есть вид – категория, в природе не существующая и введенная человеком для обозначения похожих друг на друга особей.

Согласно положениям классического дарвинизма, виды реально существуют как совокупности особей. Каждый вид более или менее четко отличается от других видов определенными свойствами и ареалом в данный момент времени. На протяжении геологической истории Земли виды изменяются вследствие эволюции. Каждый вид имеет ряд последовательных предковых форм. В некоторых случаях такие предковые формы восстановлены и для них созданы **филогенетические ряды**. Например, благодаря исследованиям, начатым зоологом В.О. Ковалевским (1842–1883), продолжавшимся более века, установлен филогенетический ряд предков современных лошадей.

С развитием синтетической гипотезы была разработана **биологическая концепция вида**. В ее основу положены представления о популяции как единице эволюции и **репродуктивной изоляции** – явлении, при котором различные виды разделены вследствие неспособности к скрещиванию между собой.

Согласно этой концепции, **вид – это совокупность популяций особей, подобных между собой по строению, функциям, занимаемому положению в биогеоценозе, населяющих определенную часть биосферы (ареал), свободно скрещивающихся между собой в природе (если виду присуще перекрестное оплодотворение) и дающих плодовитое потомство**.

Каковы критерии вида? Правильно установить видовую самостоятельность определенной группы часто возможно только по совокупности различных критериев.

Морфологический критерий – это подобие строения особей. Он включает в себя все материальные структуры – от хромосом до особенностей строения органов и их систем. Признаки, уникальные для определенного вида (либо группы высшей категории – рода, семейства и т.д.), называют **диагностическими**. Например, виды-близнецы комаров, землероек и других групп отличают по хромосомному набору.

Физиологический критерий – это подобие или отличия в процессах жизнедеятельности особей одного или различных видов. Это, например, способность к скрещиванию, в результате которого появляется пло-



довитое потомство или, наоборот, наблюдается репродуктивная изоляция.

Биохимический критерий — это особенности строения определенных органических веществ и протекания биохимических реакций, характерных для особей определенного вида. Например, близкие виды отличаются составом белков.

Географический критерий состоит в том, что популяции каждого вида занимают определенную часть биосферы (ареал), которая отличается от ареалов всех остальных видов.

Экологический критерий охватывает все остальные критерии вида благодаря тому, что, как вам известно, каждый вид имеет присущую только ему экологическую нишу. Например, морфологически близкие виды паразитических червей отличаются хозяевами, виды-близнецы покрытосеменных — сроками цветения.

Следовательно, биологическая концепция применима только к видам с перекрестным оплодотворением; критерий же экологической ниши позволяет установить видовую самостоятельность любой группы организмов независимо от способа размножения.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое микроэволюция? 2. В чем состоит творческая роль естественного отбора? 3. Чем отличаются результаты действия стабилизирующего, движущего и разрывающего отборов? 4. Что собой представляет биологическая концепция вида? 5. Каково современное определение вида? 6. Какие критерии вида вы знаете?

ПОДУМАЙТЕ

Как можно установить видовую принадлежность бактерий кишечной палочки и чумы, если по строению они не отличаются?

§48 ВИДООБРАЗОВАНИЕ

ВСПОМНИТЕ

Что такое дивергенция, изоляция, полиплоидия?

Что такое видообразование? Видообразование — это эволюционный процесс возникновения новых видов. В отличие от микроэволюции оно имеет необратимый характер. Например, если между популяциями разных подвидов происходит обмен генами, то они могут утратить свои особенности и возвратиться в исходное состояние (подвиды сольются). Виды на это не способны, поскольку каждый из них накопил много аллелей, отсутствующих у других, приведших к репродуктивной изоляции и формированию особой

экологической ниши каждого нового вида. Чаще всего виды образуются путем дивергенции. Видообразование бывает географическим и экологическим.

Географическое видообразование происходит вследствие географической изоляции. Примеров тому множество (рис. 175). Это и классические наблюдения Ч. Дарвина за вьюрками на островах Галапагос, и огромный фактический материал, накопленный систематиками. Для объяснения фактов географического видообразования следует учитывать данные **палеогеографии** (науки о строении земной поверхности в прошлом) и **геологии**. Например, в Северной Америке обитают виды бобров и норок, близкие к евразийским. Геологические данные свидетельствуют, что несколько сотен тысяч лет тому назад Азия и Северная Америка были соединены сухопутным перешейком. На их общей территории обитали одни и те же виды бобров и норок. После образования Берингова пролива вследствие географической изоляции евразийские и американские популяции дивергировали в отдельные виды.

Экологическое видообразование происходит вследствие развития разных форм экологической изоляции (рис. 176). Например, несколько видов синиц обитают в одних и тех же экосистемах и образуют смешанные стаи. Они отличаются местами питания (на почве, стволах или в кронах), составом пищи (растительная, животная, смешанная), местами гнездовий, брачным поведением и другими признаками.

Какие еще бывают способы видообразования? Достаточно часто у растений и реже у животных (лягушки) видообразование происходит путем **полиплоидии**. При условии возникновения репродуктивной изоляции с исходным видом такая форма все более дивергирует и существует как особый вид.

Иногда новый вид возникает в результате **межвидового скрещивания**, когда гибридные потомки могут давать плодовитое потомство. Если такие гибридные популяции способны к длительному существованию и входят в состав экосистем, образуя собственные экологические ниши, то их считают отдельными видами. Например, мята перечная – культурное растение, которое нередко дичает и встречается в пойменных биогеоценозах, является гибридом колосовидной и водяной мяты; лягушка съедобная – результат скрещивания травяной и прудовой лягушек.

Для некоторых видов известен ряд последовательных предковых форм, переходящих один в другой в

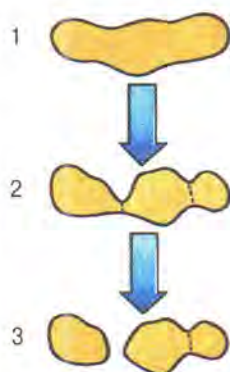


Рис. 175. Схема географического видообразования: 1 – единый ареал вида; 2–3 – возникновение изоляции вследствие разрыва ареала



Рис. 176. Виды, предположительно возникшие в результате экологического видообразования: 1 – синица большая; 2 – московка; 3 – лазоревка; 4 – синица хохлатая; 5 – гаичка

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

процессе исторического развития без дивергенции. Такие ряды известны, например, для некоторых брюхоногих моллюсков Великих озер Северной Америки.

1. Что такое видообразование? 2. Какова роль изоляции в видообразовании? 3. Что представляют собой географический и экологический способы видообразования? 4. Может ли один вид на протяжении исторического развития превратиться в другой и при каких условиях?

ПОДУМАЙТЕ

Чем определяется длительность исторического существования видов?

§49 МАКРОЭВОЛЮЦИЯ. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС И РЕГРЕСС

ВСПОМНИТЕ

Существуют ли реально в природе надвидовые систематические категории и зачем они введены?



Рис. 177.
Адаптивная
радиация
у гавайских
птиц-цветочниц,
питающихся:
1 – насекомыми;
2 – семенами
и плодами;
3 – нектаром;
4 – разными
кормами

Что такое макроэволюция? Макроэволюция – это совокупность эволюционных процессов, которые приводят к образованию надвидовых систематических категорий (родов, семейств и вплоть до царств).

Как известно, реально в природе существуют только виды, а надвидовые категории введены учеными для их систематизации. Поэтому особых механизмов макроэволюции не существует. Те или иные ее «закономерности» являются результатом обобщений исследователями накопленных на протяжении исторического развития различий между родственными видами, образовавшихся в процессе ряда последовательных видообразований.

Разнообразие видов возникает в результате приспособлений к различным условиям существования, сопровождающихся дивергенцией. Это явление получило название **адаптивная радиация** (рис. 177). Например, все отряды плацентарных млекопитающих произошли от общего предка вследствие приспособлений к различным условиям наземной, водной (ластоногие, китообразные) и воздушной (рукокрылые) среды обитания.

Что такое биологический прогресс и регресс? На основании изучения закономерностей исторического развития животных русским зоологом А.Н. Северцовым в 20-х годах XX столетия были разработаны понятия «биологический прогресс» и «регресс».

Биологический прогресс проявляется в росте численности, расширении ареала и видообразовании

в пределах той или иной систематической группы и является следствием ее эволюционного успеха. Например, в наше время в состоянии биологического прогресса находятся покрытосеменные, членистоногие, моллюски, птицы и млекопитающие.

Биологический регресс – следствие неспособности вида, рода и т.д. приспособиться к новым условиям среды. Он проявляется в уменьшении численности популяций, сужении ареала и может привести к вымиранию. Например, из когда-то процветающего отряда Хоботные в наше время остались только два вида – африканский и индийский слоны, существование которых находится под угрозой.

Вследствие того, что реально существуют лишь виды, понятие о биологическом прогрессе и регрессе применимо только к каждому из них в отдельности. По данным палеонтологических находок, много групп организмов исчезло с лица Земли, но на самом деле это свидетельствует лишь о вымирании конкретных родственных видов. В каждой из «процветающих» групп много видов исчезает, им на смену появляются другие, занимающие близкие экологические ниши, но они совсем не обязательно являются родственными вымершим.

Понятия о биологическом прогрессе или регрессе по отношению к надвидовым категориям являются обобщающими терминами, которые показывают степень видового разнообразия данной группы в то или иное геологическое время.

Какими путями может быть достигнут биологический прогресс? Обобщающий характер имеют также и представления о морфологических путях достижения биологического прогресса – ароморфозе, идиоадаптации и общей дегенерации (рис. 178).

Ароморфоз (от греч. *айро* – поднимаю и *морфозис* – форма) – значительное усложнение организма, которое повышает общий уровень организации и открывает дополнительные возможности для адаптаций к разнообразным условиям. Например, появление челюстей дало возможность позвоночным животным питаться крупной добычей; образование цветка у покрытосеменных привело к развитию опыления насекомыми.

Общая дегенерация (от лат. *дегенеро* – вырождаюсь) – явление упрощения строения организмов в процессе освоения новых сред обитания. Она преимущественно характерна для паразитических или малоподвижных организмов. Известно, что у пара-



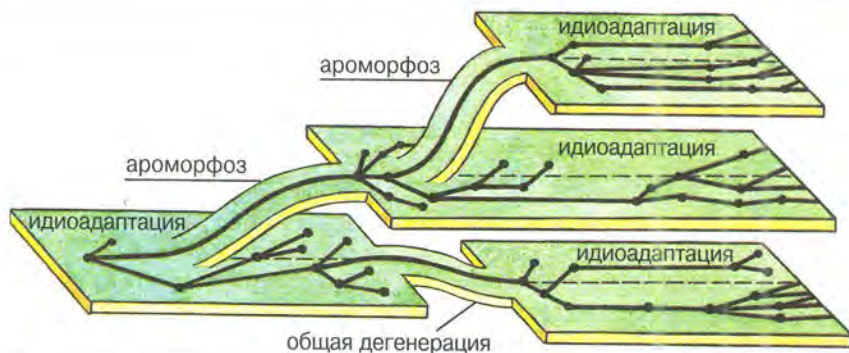


Рис. 178. Схема, иллюстрирующая соотношения между ароморфозом, общей дегенерацией и идиоадаптацией

зитических животных в процессе исторического развития исчезают органы чувств и даже целые системы органов (пищеварительная – у ленточных червей).

Идиоадаптация (от греч. *идиос* – особенный и лат. *адаптатио* – приспособление) – определенное изменение строения, не изменяющее общий уровень организации и представляющее собой приспособление к конкретным условиям. Адаптивная радиация всех групп независимо от уровня организации происходит путем идиоадаптаций. Например, так появились различия в строении цветков покрытосеменных, ротовых частей насекомых, конечностей млекопитающих.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое макроэволюция? 2. Как соотносятся между собой микроэволюция, видообразование и макроэволюция? 3. Как вы понимаете биологический прогресс и регресс? 4. Что представляют собой ароморфоз, общая дегенерация, идиоадаптация?

ПОДУМАЙТЕ

Какой характер (ароморфоз, общая дегенерация или идиоадаптация) имеют такие эволюционные события: появление эукариот; исчезновение крыльев у вшей и блох; превращение крыльев в лапы у пингвинов; появление копыт у млекопитающих степных пространств; превращение корня в корнеплод; образование цветка и плода у покрытосеменных.

§50 БИОГЕОЦЕНОЗ КАК СРЕДА ЭВОЛЮЦИИ

ВСПОМНИТЕ

Каковы уровни организации живой материи? Почему популяцию считают элементарной единицей эволюции?

Различные уровни организации живой материи соотносятся между собой по принципу «матрешки»: каж-

дый последующий уровень включает в себя все предыдущие. Так, молекулы составляют клетки, клетки – организм, организмы – популяции, а последние – биогеоценозы. Влияние среды на определенный уровень осуществляется опосредствованно, через все более высокие уровни. Поэтому от факторов окружающей среды наиболее зависят биогеоценозы, наименее – биомолекулы, что определяет различные степени интеграции живых систем каждого уровня (рис. 179).

Что такое интеграция в биологических системах? *Интеграция* (от лат. *интеграцио* – пополнение) – структурное объединение отдельных частей, входящих в состав целостной системы, и согласованность их действий (например, клетки в многоклеточном организме).

Наивысшая ступень интеграции осуществляется на молекулярном уровне, где огромное разнообразие молекул составляет несколько стабильных типов веществ: белки, липиды, углеводы, нуклеиновые кислоты. Даже самые незначительные изменения структуры, особенно белков и нуклеиновых кислот, могут коренным образом изменить свойства этих соединений. Такая интеграция – необходимое условие для нормального функционирования чрезвычайно сложных молекулярных систем живых существ.

На клеточном уровне степень интеграции уменьшается: число и форма определенных органелл могут значительно варьировать, не нарушая жизнедеятельности клетки. На организменном уровне интеграция еще ниже: значительно колеблются показатели массы, размеров, окраски и многих других признаков. Еще менее интегрированы популяции, в которых постоянно изменяются количество особей, соотношения между возрастными группами, фазами развития и т.д.

Интеграция в биогеоценозе очень слабая и сводится к поддержанию на определенном уровне круговорота веществ и превращений энергии преимущественно в цепях питания. Отдельные звенья этих цепей могут достаточно легко заменяться другими.

Важной особенностью живых систем всех уровней организации является их способность нормально функционировать только в стабильных условиях, поэтому на каждом уровне организации поддерживается гомеостаз. Наиболее нестабильные условия окружающей среды и соответственно неустойчивый гомеостаз характерны для надорганизменных живых систем.

Почему биогеоценоз является средой для эволюционных процессов? Современные эволюцион-

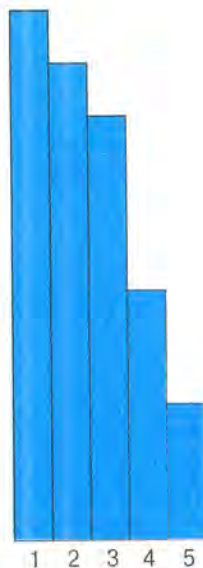


Рис. 179.
Схема снижения степени интеграции на разных уровнях организации живой материи:
1 – молекулярном;
2 – клеточном;
3 – организменном;
4 – популяционном;
5 – биогеоценозическом



Схема
восстановления
биогеоценоза

ные воззрения основаны на идеях В.И. Вернадского о взаимосвязи всех уровней организации живых организмов в единой биосфере.

В каждом биогеоценозе все популяции объединены трофическими, пространственными и другими связями и постоянно влияют друг на друга. Поэтому любые эволюционные изменения в популяциях вызваны факторами, действующими через биогеоценоз как целостную систему. Итак, биогеоценоз – *это среда эволюционных процессов*. В зависимости от типа биогеоценоза эволюция входящих в него популяций может происходить в различных направлениях.

Что такое сопряженная эволюция? В стабильных биогеоценозах благодаря большому количеству популяций, то есть разнообразных экологических ниш, и разветвленным трофическим связям какие-либо эволюционные изменения нарушают гомеостаз системы, поэтому в первую очередь гибнут мутантные особи. Такие системы могут постепенно изменяться как единое целое в ходе *сопряженной эволюции*. Ее примером могут служить приспособления покрытосеменных к опылению насекомыми, а последних – к питанию пыльцой и нектаром цветковых растений. В биогеоценозах эти взаимосвязи еще более усложнены: например, насекомые-опылители служат пищей для других животных; существуют комплексы видов, питающихся растениями, при этом не опыляя их. Стабильные биогеоценозы составляют основу живого компонента всех ландшафтно-климатических зон.

Какие виды называют ценофилами, а какие – ценофобами? Виды, из популяций которых состоят стабильные биогеоценозы, назвали *ценофилами* (от греч. *койнос* – общий и *филео* – люблю). Они в большинстве своем узко приспособлены к определенным условиям того или иного типа климаксных биогеоценозов (специализированы) и поэтому экологически и эволюционно непластичны, то есть плохо приспосабливаются к новым условиям.

При нарушении стабильного биогеоценоза он возобновляется путем последовательных смен своих компонентов – сукцессий. Вам известно, что первые сукцессии обеднены видами, в них происходят резкие колебания численности, жесткая конкуренция и т.п. Каждая последующая сукцессия имеет в своем составе все большее число видов; так происходит до полного возобновления видового разнообразия. Виды, принимающие участие в ранних сукцессиях, отличаются высокой экологической пластичностью, мало спе-

циализированы и не встречаются в зрелых биогеоценозах. Они получили название **ценофобы** (от греч. *койнос* и *фобос* – страх).

В каких экосистемах происходит несопряженная эволюция? Откуда виды-ценофобы попадают в участки разрушенных биогеоценозов? Существуют так называемые **интразональные биогеоценозы**, условия существования в которых все время изменяются, например экосистемы речных долин. Река, вымывая породы, постоянно углубляет русло. Часть вымытой породы откладывается на ее берегах в виде песка и глины. По мере углубления русла эти наносы покрываются растительностью, образуя пойменные луга (т.е. сообщества, периодически затапливаемые во время паводков). Когда русло станет достаточно глубоким, часть лугов уже не затапливается и их замещают сосновые леса, которые со временем вытесняют лиственный лес.

Все подобные экосистемы пребывают в состоянии непрерывной сукцессии. Их населяют преимущественно виды-ценофобы. В таких сравнительно обедненных видами биогеоценозах изменения в каждой популяции мало зависят от таковых в других, то есть происходит преимущественно **несопряженная эволюция**.

На границах между стабильными биогеоценозами условия обитания более разнообразны и поэтому там количество видов намного больше. Кроме ценофилов из обеих стабильных экосистем, тут представлены и ценофобы. Например, биогеоценозы лесостепи имеют большее видовое разнообразие, чем степной и лесной зон, которые они разделяют.

Какова роль видов в биосфере? Как вы заметили, видовой уровень организации не вписывается в систему «матрешки», так как различные популяции каждого вида входят в состав разных биогеоценозов. Миграции особей между популяциями одного вида из разных биогеоценозов изменяют частоты встречаемости определенных состояний признаков и генофонды популяций в целом. Это отражается на плотности популяций и способствует включению определенных регуляторных механизмов биогеоценозов для ее сбалансирования, то есть ведет к ряду микроэволюционных изменений. Популяции одного вида как бы «сшивают» отдельные биогеоценозы в единую сверхсистему. Кроме того, благодаря миграциям осуществляется горизонтальное перемещение биомассы между биогеоценозами.



Схема
интразональных
биогеоценозов
речной долины

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Как изменяются ступени интеграции и эффективность поддержания гомеостаза от молекулярного до биогеоценотического уровней организации живой материи? 2. Что такое ценофобы и ценофилы, сопряженная и несопряженная эволюция? 3. Какова роль видов в обеспечении целостности биосферы?

ПОДУМАЙТЕ

Откуда в сукцессии попадают ценофобные и ценофильные виды?

§51 СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФАКТОРАХ ЭВОЛЮЦИИ

ВСПОМНИТЕ

Каковы факторы эволюции по Ламарку и Дарвину?

Что такое факторы эволюции? Факторы эволюции – это факторы, способствующие адапционным изменениям организмов, популяций и видов. Вопрос о факторах эволюции был и есть предметом научных дискуссий. Довольно распространено понимание эволюции как следствия влияния преимущественно внутренних факторов («внутреннее стремление организмов к прогрессу», по Ж.-Б. Ламарку, или ароморфозы, по А.Н. Северцову). Многие ученые считают эволюцию результатом влияния внешних условий. Например, положение синтетической гипотезы о движущих силах эволюции придает естественному отбору роль скульптора, а организму – глины. Эти взгляды не учитывают многоуровневой организации живой материи: то, что для клетки является внешним воздействием, для организма – внутренний фактор (например, обмен веществ клетки происходит с внутренней средой организма).

Согласно современным представлениям, на каждом из уровней организации живого действуют специфические факторы эволюции; адаптации организмов и популяций к условиям среды возникают вследствие совместного действия этих факторов.

Какова роль наследственной информации как фактора эволюции? Наследственная информация (генотип) в наибольшей степени защищена от внешних воздействий, так как находится внутри клетки в цитоплазме (прокариоты) или дополнительно окружена особой ядерной оболочкой (эукариоты). Она обеспечивает постоянство генофонда вида.

Направленность наследственных изменений, которые происходят на молекулярном (мутации) и клеточном (комбинативная изменчивость) уровнях, не



зависит от условий окружающей среды, однако их частота возрастает под воздействием особых факторов – мутагенов.

На клеточном уровне осуществляются все основные функции живого, которые проявляются в результате взаимодействия генотипа клетки с ее окружением. Например, в многоклеточных организмах все соматические клетки имеют одинаковый генотип, однако дифференцируются, развиваясь в различных направлениях, вследствие влияния биологически активных веществ и прочего.

Имеет ли место в живой природе борьба за существование? Сам термин «борьба за существование» не имеет реального биологического смысла. Это понятие употребляют для обозначения всей совокупности взаимосвязей между организмами и окружающей средой, то есть на самом деле он является синонимом целого раздела экологии – учения о факторах. Никаких особенных механизмов «борьбы за существование» у живых существ не обнаружено, хотя этот термин сыграл заметную роль в построении ряда эволюционных гипотез.

Все экологические факторы, если они действуют с постоянной или периодически изменяющейся интенсивностью, одновременно являются факторами эволюции. Вследствие их комплексного воздействия на популяции менее адаптированные особи погибают, не оставив потомства.

Что такое элиминация? *Элиминация* – гибель особи на каком-либо этапе онтогенеза, когда она не оставляет потомства. Элиминация изменяет частоты встречаемости организмов с определенными генотипами. Ее следует отличать от естественной смерти как завершения процесса старения после размножения, которая не влияет на генофонд популяции.

Что такое внутривидовые факторы эволюции? *Внутривидовые эволюционные факторы* – это взаимодействия между особями внутри популяции – миграции, волны жизни, половой отбор, иерархические или другие взаимоотношения в стаях, табунах, семьях, распределение гнездовых или охотничьих угодий между особями или их группами и другие.

В совокупности действие этих факторов определяет саморегуляцию плотности популяций. Такая саморегуляция ограничена, так как плотность любой популяции прежде всего зависит от состояния популяций других видов данной экосистемы, которые взаимно связаны цепями питания или территориально.

Поддержание
постоянства
численности
популяций

Рождаемость

Естественная
смертность

Элиминация



Что такое межвидовые факторы эволюции?
Межвидовые эволюционные факторы — это уже известные вам типы межвидовых связей — разные формы симбиоза, конкуренция, выедание и прочие. В разных условиях каждый из них характеризуется определенной интенсивностью, прямо пропорциональной плотностям популяций взаимодействующих видов. Например, приспособления хищников к охоте и жертв к защите от врагов возникли в результате взаимовлияний популяций этих животных в единых экосистемах.

Антропогенный фактор выступает как стимул эволюции паразитов и кровососущих насекомых, вредителей культурных растений и синантропных видов, обитающих в жилищах человека или возле них. Климатические факторы значительно влияют на формирование адаптаций отдельных популяций и видов в целом, а также на изменения биогеоценозов.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое элиминация и естественная смертность? 2. Как можно охарактеризовать понятия «борьба за существование» и «естественный отбор» с точки зрения современных эволюционных взглядов? 3. Какие факторы эволюции действуют на молекулярном и клеточном уровнях? 4. Какие внутривидовые и межвидовые факторы эволюции вам известны? 5. В чем состоит роль антропогенного эволюционного фактора?

ПОДУМАЙТЕ

Почему следствием совокупного действия эволюционных факторов являются либо элиминация, либо выживание?

§52 ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ

ВСПОМНИТЕ

Кто автор гипотезы катастроф и в чем ее сущность? Что такое ценофобы и ценофилы?

Что такое темпы эволюции? Темпы эволюции — это промежутки времени, за которые возникли определенные систематические группы (от видов до царств). Ч. Дарвин считал, что эволюция — это постепенный процесс, который осуществляется путем непрерывных незначительных изменений. Ж.-Б. Ламарк придерживался подобных взглядов, однако указывал, что вследствие «внутреннего стремления к прогрессу» усложнения организации (градации) происходят на протяжении незначительного отрезка времени, скачкообразно.

Авторы синтетической гипотезы темпы эволюционных процессов связывали с частотой смены поколений:

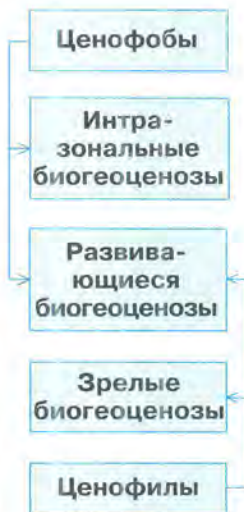
чем выше темпы смены поколений, тем быстрее полезные мутации распространяются в популяциях. Это ведет к изменению фенотипов и в конце концов к видообразованию. Таким образом, частота смены поколений прямо пропорциональна темпам эволюции.

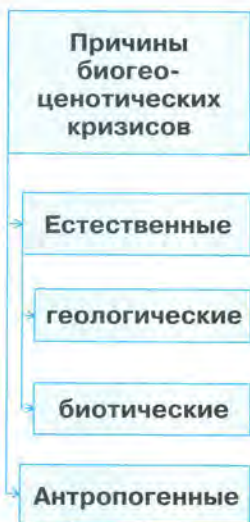
Палеонтологические данные, однако, противоречат этой гипотезе. Так, в балтийском янтаре возрастом около 40 млн лет обнаружено более 20 видов насекомых и клещей, практически не отличающихся от современных. Один из видов небольших ракообразных — щитней, широко распространенный в современных пресных водоемах, известен в ископаемом состоянии, начиная с триасового периода, то есть около 230 млн лет тому назад. Всем этим организмам свойственны высокие темпы смены поколений (не менее одного в год). С другой стороны, отряд Хоботные, у представителей которого поколения сменяются очень медленно (за 20–30 лет), появился около 36 млн лет тому назад, дал в прошлом много разнообразных форм, а сейчас близок к вымиранию.

Итак, темпы эволюции и историческое время существования определенного вида или систематической группы более высокого ранга не зависят от частоты смены поколений. Других взглядов на темпы эволюции придерживаются сторонники гипотез неокатастрофизма и сальтационизма.

Что такое неокатастрофизм? Неокатастрофизм (от греч. *неос* — новый и *катастрофе* — переворот) — система взглядов, основанная на факте этапности развития жизни на Земле. На протяжении каждого геологического периода существовали определенные более или менее стабильные сообщества с присущими им фауной и флорой. Эти сообщества на границах периодов относительно быстро (несколько десятков или сотен тысяч лет) разрушались и заменялись другими.

Объективные подтверждения этому получены в результате изучения темпов вымирания одних и появления других систематических групп организмов различного ранга. На протяжении определенного весьма продолжительного времени (миллионы и десятки миллионов лет) незначительное вымирание одних групп уравнивалось появлением экологически близких им других. На границах же периодов или эпох (последовательных частей периода) происходили несбалансированные вымирания в конце предыдущего и бурное видообразование в начале следующего геологического периода (эпохи) и замена одних биогеоценозов другими.





Причины этого явления ученые видят в неперiodической смене интенсивности действия экологических факторов, превышающей границы устойчивости биогеоценозов. Разрушение экосистем ведет, в свою очередь, к массовому вымиранию ценофильных видов. Ценофобы как более экологически и эволюционно пластичные организмы вследствие адаптивной радиации и специализации, эволюционируя в новых условиях, осваивают пространства исчезнувших экосистем и со временем формируют там новые стойкие биогеоценозы.

Как проявляются биогеоценотические и биосферные кризисы? Биогеоценотический кризис – это необратимое одновременное разрушение биогеоценозов в определенной части биосферы. Геологи еще в начале XIX столетия доказали, что продолжительные промежутки относительно стабильного состояния оболочек Земли чередовались с резкими их изменениями, происходящими за исторически короткие сроки. Эти изменения обусловлены смещением материковых платформ, горообразовательными процессами, колебаниями уровня Мирового океана с затоплением или осушением значительных территорий, активизацией вулканической деятельности и соответствующими выбросами газов (углекислого, оксидов азота, серы и др.) в атмосферу.

В жизни биосферы подобные катастрофы вызывают глобальные или местные (локальные) кризисы. Подобные явления могут быть вызваны не только геологическими, но и другими причинами. Например, биосферный кризис середины мелового периода вызван появлением цветковых растений, а современный экологический кризис – влиянием антропогенного фактора.

Что такое скачкообразность? Скачкообразность (от лат. *сальто* – прыгаю) – система взглядов на темпы эволюции как скачкообразные изменения, происходящие за незначительное время и обуславливающие возникновение новых видов, родов и т.д. Он развился на основе представлений о том, что темпы эволюции зависят от скорости изменений, происходящих в окружающей среде: каждый вид должен быть приспособлен к ним в каждый момент своего существования. Если вид не успевает приспособиться к соответствующим изменениям окружения, он вымирает. Поэтому в стабильные геологические периоды в биогеоценозах темпы эволюции незначительны или же она не происходит вообще. Во время биогеоценотических или

биосферных кризисов эти темпы резко возрастают и видообразование соответственно происходит также очень быстро, скачкообразно.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое темпы эволюции? 2. Почему темпы эволюции не зависят от частоты смены поколений и времени исторического существования систематической группы организмов? 3. Что такое биоценоотические кризисы? 4. В чем состоит сущность гипотез неокатастрофизма и сальтационизма? 5. Какие причины могут вызывать биосферные и биогеоценоотические кризисы?

ПОДУМАЙТЕ

Почему эволюция не происходила постепенно и непрерывно на протяжении существования биосферы?

§53 БИОГЕОГРАФИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ. СОВРЕМЕННЫЙ СИНТЕЗ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

ВСПОМНИТЕ

Что такое ареал? В чем сущность понятий «географическая и экологическая изоляция»? Что собой представляют подвиды? Почему биогеоценозы являются средой для эволюции?

Что такое биогеографическое районирование биосферы? Изучая эндемические виды, роды и другие систематические группы, а также основные типы биогеоценозов, ученые обнаружили, что различные части биосферы отличаются между собой. *Эндемики* (от греч. *эндемос* – местный) – виды, роды, семейства и т.д., обитающие только в определенной части биосферы. Например, бизон – эндемик Северной Америки, пион крымский – Крыма (рис. 180, 182, 184). Зоологическое и ботаническое районирование не полностью совпадают. Это обусловлено способностью животных к активным миграциям, а у растений – значительным влиянием особенностей почвы, климата и других факторов.

Рассмотрим флористическое и фаунистическое (зоогеографическое) районирование суши (подобное районирование создано и для Мирового океана). На основании выделения эндемических комплексов ботаники подразделяют сушу на 6 царств (рис. 181), в каждом из которых выделено несколько областей (всего их 34), а в последних – около 150 провинций. Украина находится в пределах Циркумбореальной области Голарктического царства. Зоогеографы выделяют 7 фаунистических областей (рис. 183).



Рис. 180.
Пион крымский –
эндемик Крыма

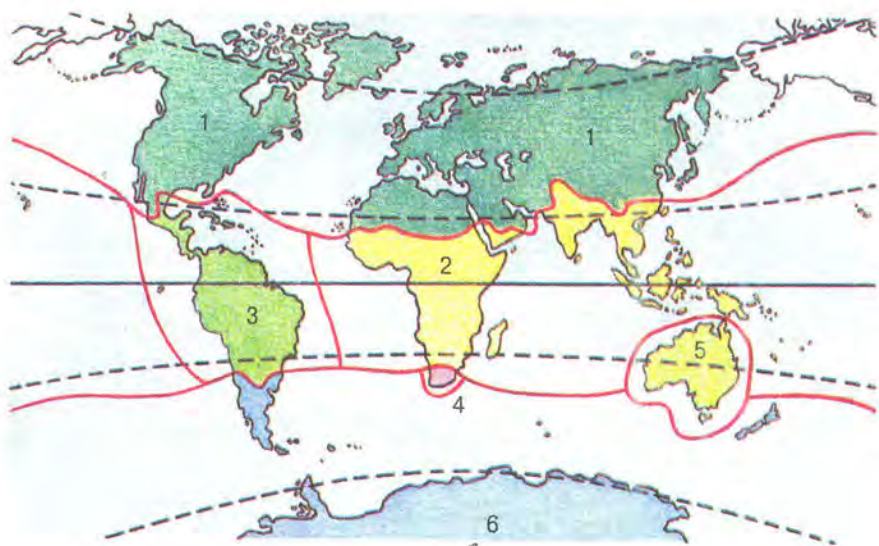


Рис. 181. Флористические царства суши:
1. Голарктическое; 2. Палеотропическое; 3. Неотропическое;
4. Капское; 5. Австралийское; 6. Голантарктическое

Каково значение биогеографии для развития эволюционных взглядов?

Данные биогеографии используют для обоснования положения о географической изоляции как необходимого условия видообразования. Однако сейчас собран большой материал, свидетельствующий о том, что изоляция далеко не всегда вызывает дивергенцию и видообразование.

Большинство видов пресноводных и почвенных одноклеточных животных распространено по всему миру; одни и те же виды ногохвосток — мелких бескрылых почвенных членистоногих — обитают на большинстве континентов. Несмотря на неспособность к активным миграциям или распространению другими способами, популяции таких видов, длительное время пребывая в полной изоляции, не дивергируют. Это свидетельство того, что экологическая ниша вида сохраняет его целостность в стабильных условиях существования независимо от возможности обмена наследственной информацией между популяциями, а также форм размножения. Данные биогеографии подтверждают единство происхождения флоры и фауны определенных царств, областей и других биогеографических комплексов. Так, в разных областях Голарктического царства существуют сход-



Рис. 182.
Саламандра
пятнистая —
эндемик Карпат
и Альп

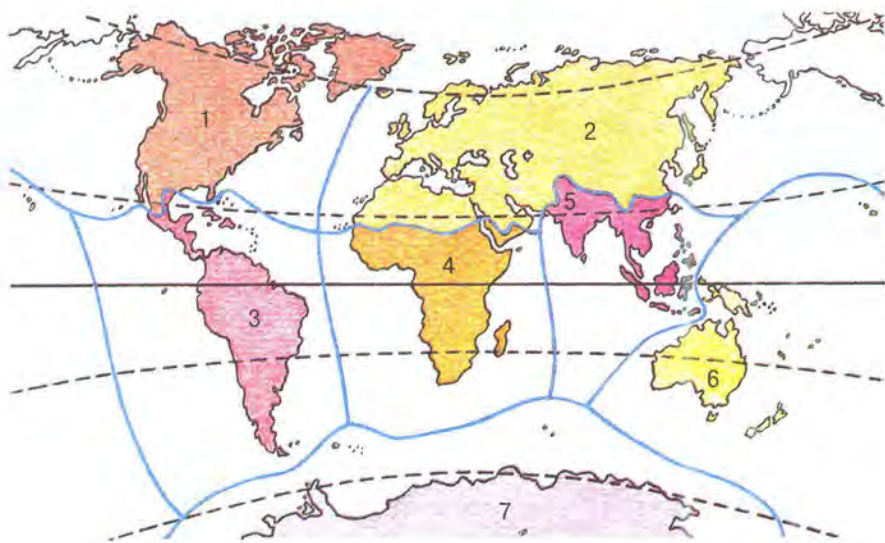


Рис. 183. Фаунистические (зоогеографические) области суши:

1. Неарктическая; 2. Палеарктическая; 3. Неотропическая;
4. Афротропическая; 5. Ориентальная;
6. Австралазийская; 7. Антарктическая

ные биогеоценозы разных климатических зон (от тундры до субтропиков), в состав которых входят близкие виды (обычный и американский клен, европейские и американские норка и бобр). Эти факты указывают на существование в прошлом сухопутных связей между Северной Америкой и Евразией.

Каковы причины вымирания видов? Синтез данных биогеографии, палеонтологии и геологии дал возможность переосмыслить традиционные представления о причинах вымирания одних групп организмов и широкой адаптивной радиации видов, занявших их места.

Многие ученые считают, что так называемые примитивные группы вытесняются более высоко организованными «прогрессивными». В сущности это — дальнейшее развитие учения Ж.-Б. Ламарка о градациях. Между тем, повышение уровня организации как способа достижения биологического прогресса наблюдается только в некоторых филогенетических ветвях (семенные растения, моллюски, членистоногие, хордовые), причем внутри каждой из них процветают различные по уровню усложнения группы (например, все классы позвоночных, включая «примитивных»



Рис. 184.
Киви — эндемик
Новой Зеландии



Рис. 185.
Расселение
сумчатых в конце
мелового периода
(приведены
очертания суши
на то время)

хрящевых рыб и земноводных). Такие распространенные и богатые видами типы животных, как кишечнополостные, круглые и кольчатые черви; отделы растений – красные и бурые водоросли, мохообразные и прочие со времени своего возникновения никак не усложнились, а биологический прогресс огромного количества паразитических видов достигнут благодаря общей дегенерации.

Например, Ч. Дарвин считал, что сумчатые млекопитающие были вначале распространены на всей суше, но со временем были вытеснены более «прогрессивными» плацентарными. В Австралии сумчатые сохранились лишь благодаря ее длительной изоляции от других континентов. Исследования по палеонтологии американского ученого Л. Маршалла (1980) полностью опровергли это утверждение. Сумчатые появились в Америке около 100 млн лет тому назад. Позже Северная и Южная Америка утратили сухопутную связь, и эволюция сумчатых происходила различными путями. В начале кайнозойской эры они расселились в Европу и длительное время эволюционировали параллельно с плацентарными (рис. 185).

Приблизительно 12 млн лет тому назад значительное оледенение в Южном полушарии привело к почти полному вымиранию флоры и фауны. Несколько ранее через сухопутные «мосты» между континентами сумчатые перебрались в Австралию и вследствие широкой адаптивной радиации в послеледниковое время заселили весь материк. Плацентарные не смогли освоить этот континент, так как все сухопутные экологические адаптационные ниши уже были заняты сумчатыми.

Итак, *основная причина вымирания видов – распад биогеоценозов, в состав которых они входили.* Прежде всего вымирают высокоспециализированные виды с низкой экологической (эволюционной) пластичностью.

При освоении новых участков (например, новообразованных островов) или мест разрушенных экосистем важное значение имеет последовательность вселения видов. Первые из них, благодаря обилию жизненных ресурсов и отсутствию конкуренции с экологически близкими видами в процессе несопряженной эволюции, полностью осваивают определенную адаптационную зону, образуя максимально возможное количество экологических ниш.

В чем заключается современный синтез экологии и эволюционного учения? Как вы знаете, биологические системы всех уровней организации способны существовать только при постоянных или периодически изменяющихся условиях. Непериодиче-

ские изменения интенсивности внешних воздействий, которые превышают границы устойчивости живых систем, ведут к разрушению последних. Наиболее уязвимы для таких воздействий биогеоценозы.

Это явление лежит в основе **эволюционной гипотезы прерванного равновесия**. Она была разработана американскими учеными Н. Элреджем, С. Гоулдом и С. Стэнли в 70–80-х годах XX столетия и значительно дополнена русскими ботаниками С.М. Разумовским и В.А. Красиловым. Ее основные положения следующие:

1. Каждый исторический этап развития биосферы имеет относительно стабильные климатические условия и характеризуется определенными биогеоценозами со специфическими комплексами ценофилов, то есть существует динамическое равновесие между биотическими и абиотическими составляющими экосистем и биосферы в целом.

2. При резких (катастрофических) изменениях окружающей среды, вызванных абиотическими, биотическими или антропогенными факторами, необратимо нарушается равновесие экосистем – наступают местные или биосферные экологические (биогеоценоотические) кризисы.

3. Во время биогеоценоотических кризисов вследствие разрушения стабильных экосистем вымирают специализированные виды ценофилов. Выживают только те виды (преимущественно ценофобы), которые вследствие присущей им экологической пластичности успевают адаптироваться к быстрым изменениям среды обитания.

4. По мере стабилизации среды обитания восстанавливается и равновесие в биосфере вследствие изменения самих экосистем и их населения соответственно новым условиям. В это время происходит быстрая адаптивная радиация переживших кризис групп, благодаря которой формируются стабильные биогеоценозы с новыми ценофильными видами.

5. Темпы эволюции неравномерны: они носят характер медленных незначительных изменений или совсем незаметны в стабильные периоды и многократно ускоряются во время экологических кризисов.

Русский палеонтолог и зоолог А.П. Расницын в конце 80-х годов XX столетия обратил внимание на известное явление относительности приспособленности организмов к среде обитания. Оно проявляется не только при изменении условий существования, но и в эли-

Основные
положения
гипотезы
прерванного
равновесия

Динамическое
равновесие
между
составляющими
экосистем
и биосферой

Необратимые
нарушения
равновесия
экосистем
(биогеоцено-
тические кризисы)

Разрушение
стабильных
экосистем;
вымирание
ценофилов

Адаптивная
радиация
ценофобов;
образование
нестабильных
экосистем

Появление новых
ценофилов
и стабильных
экосистем



Рис. 186.
Мощная раковина
моллюска мурекса

минации части особей популяции независимо от степени приспособленности. Это объясняется тем, что вид в форме популяций одновременно адаптируется к воздействию каждого внешнего фактора в отдельности и к их комплексному влиянию.

Например, гусеницы бабочки поликсены питаются исключительно наземными частями ядовитого растения – кирказона, избегая трофической конкуренции с другими растительноядными видами. Однако существование ее популяций полностью зависит от кирказона в отличие от видов, потребляющих разнообразную пищу и поэтому способных менять один кормовой объект на другой.

Укрепление внешних защитных покровов (раковины моллюсков, панцири черепах и т.п.) ограничивает подвижность (рис. 186). Увеличение размеров и массы тела животных снижает их относительную теплоотдачу, но обуславливает необходимость в большом количестве пищи, поэтому они очень чувствительны к недостатку кормов.

Таким образом, приспособление ко всему комплексу внешних условий возможно лишь при неполных адаптациях к отдельным факторам, что и получило название **гипотезы адаптивного компромисса**. Каждый вид имеет только свойственные ему адаптации в строении, функционировании, размножении, онтогенезе и жизненном цикле. Поэтому в относительно постоянных условиях вид может существовать без изменений неограниченно долгое время.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. На чем основано биогеографическое районирование суши?
2. Что такое эндемики?
3. Всегда ли географическая изоляция приводит к видообразованию? Ответ обоснуйте.
4. Почему при заселении новых территорий происходит бурное видообразование у тех групп, которые первыми в них попали?
5. Какова причина вымирания или, наоборот, быстрой адаптивной радиации разных систематических групп?
6. Какие основные положения гипотезы прерванного равновесия вам известны?
7. В чем состоит сущность гипотезы адаптивного компромисса?

ПОДУМАЙТЕ

У каких видов и почему в периоды относительной стабильности биосферы темпы эволюции выше – ценофилов или ценофобов?

Почему центры современного видового разнообразия и происхождения определенных систематических групп живых существ не совпадают?

§54 СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА КАК ОТРАЖЕНИЕ ЕГО ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

ВСПОМНИТЕ | Что изучает систематика?

В составе современной биосферы насчитывают более 3 млн видов живых существ, из них животных – около 2 млн, растений – приблизительно 600 тыс., остальные – это грибы, прокариоты и вирусы. Жизнь на Земле существует около 3,8 млрд лет. Ученые подсчитали, что в виде ископаемых остатков сохранилось не более 0,1–1,0% вымерших видов, которых на сегодняшний день известно около миллиона. Поэтому реальное число видов, когда-либо живших на нашей планете, составляет от 100 миллионов до миллиарда.

Какие систематические категории установили ученые? Вам уже известно, что ученые-систематики определяют принадлежность организмов к тому или иному виду. Различные виды объединяют в группы (таксоны) высших рангов (категорий), каждая из которых имеет индивидуальное научное название на латинском языке.

Основные систематические категории – это вид, род, семейство, отряд (в ботанике – порядок), класс, тип (в ботанике – отдел) и царство. Любой вид, независимо от того, существует он ныне или вымер, необходимо классифицировать, то есть отнести к каждой из указанных категорий. Например, собака домашняя имеет следующее систематическое положение:

Вид Собака домашняя – *Canis familiaris*

Род Собака – *Canis*

Семейство Собачьи – *Canidae*

Отряд Хищные – *Carnivora*

Класс Млекопитающие – *Mammalia*

Тип Хордовые – *Chordata*

Царство Животные – *Animalia*

Кроме основных, в систематике некоторых групп организмов употребляют еще и дополнительные (необязательные) систематические категории. Наиболее употребляемые из них – подвид, подрод, подсемейство, надсемейство, подкласс, надкласс и другие. Например, собака принадлежит к подтипу Позвоночные (*Vertebrata*) и подцарству Многоклеточные (*Metazoa*).

Системы живых организмов бывают искусственные и естественные.

Что такое искусственная система живых организмов? Основным критерий для построения искус-





ственной (формальной) системы – это степень подобия классифицируемых объектов, без какого-либо учета степени их исторического родства. Такие системы создают из-за недостатка сведений о той либо иной группе, в частности, об особенностях строения и онтогенеза ее представителей, ископаемых формах. Например, длительное время в искусственный тип Черви объединяли плоских, круглых, кольчатых червей и некоторых других животных, а в отдел Папоротникообразные – папоротники, плауны и хвощи.

Каковы принципы построения естественных систем живых организмов? При построении естественных (филогенетических) систем используют следующие принципы: все современные виды – это потомки ископаемых форм, что обусловлено непрерывностью жизни; вследствие дивергенции каждая систематическая группа имеет общего предка. Таким образом, степень подобия видов является следствием общности их происхождения и она тем меньше, чем дальше сравниваемые виды разошлись в процессе исторического развития в результате дивергенции.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что определяет огромное видовое разнообразие живых организмов? 2. Какие основные и дополнительные систематические категории вам известны? 3. Что такое искусственная система классификации организмов? 4. Каковы принципы построения естественной системы классификации организмов?

ПОДУМАЙТЕ

Возможно ли существование отдельно взятого вида вне биогеоценоза?

§55 ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

ВСПОМНИТЕ

Какие свойства и уровни организации имеет живая материя?

Проблема происхождения и сущности жизни издавна волновала не только ученых и мыслителей, но и широкие слои населения. Одна из основных догм (догма – утверждение, требующее веры без каких-либо доказательств) всех религий – сотворение жизни нематериальной божественной силой. Эти догмы, например, изложены в Библии и Коране. Вера в Бога или атеизм являются личным делом каждого человека и имеют название **свобода совести**.

Естественные науки – это способ познания человеком самого себя и окружающего мира при помощи установления причинно-следственных связей между

независимыми от его сознания, то есть объективными, явлениями и предметами материального мира. Многие знаменитые биологи были глубоко верующими людьми (К. Линней, Ч. Дарвин, И.П. Павлов), а Г. Мендель — даже настоятелем монастыря; другие (Ж.-Б. Ламарк, Э. Геккель, И.И. Шмальгаузен) — атеистами, что никак не отразилось на их научных достижениях. Поэтому мы рассмотрим только научные гипотезы происхождения жизни.

Гипотезы происхождения жизни подразделяют на абиогенные (живые существа образовались из неживой материи) и биогенные (живые существа могут образовываться только от других живых существ).

В чем суть абиогенных гипотез происхождения жизни? Еще древнегреческие ученые (Демокрит, Эпикур, Платон, Аристотель и др.) считали, что живые организмы возникают из ила, навоза, воды, почвы и прочего. На протяжении XVII–XVIII столетий такие представления постепенно были отброшены вследствие изучения физиологии размножения многоклеточных организмов. Так, К. Линней в основу разработанной им научной систематики положил принцип «всякий организм происходит от себе подобного». Ученые окончательно отказались от теории абиогенеза во второй половине XIX столетия после открытия известного положения клеточной теории о том, что всякая клетка образуется исключительно вследствие деления материнской клетки. В это же время знаменитый французский биолог Л. Пастер в серии очень интересных опытов доказал невозможность самозарождения микроорганизмов (на примере дрожжей и бактерий).

С развитием геологических знаний об историческом развитии оболочек Земли и молекулярной биологии гипотезы абиогенеза вновь получили развитие в XX столетии. Их особенность состоит в том, что, исключая возможность самозарождения жизни в наше время, ученые считают возможным ее возникновение из химических соединений в прошлом. Впервые подобные взгляды высказал Ж.-Б. Ламарк еще в 1820 г.; позже их поддержали Э. Геккель и К.А. Тимирязев. Они считали, что в первичном океане в результате определенных химических процессов возникли вначале органические вещества, затем — доклеточные формы жизни, которые постепенно превратились в клеточные организмы.

Каковы основные положения гипотезы Опарина-Холдейна? В 20-х годах XX столетия русский



Аристотель
(384–322 до н.э.)



Карл Линней
(1707–1778)



Луи Пастер
(1822–1895)



Схема
возникновения
жизни
согласно гипотезе
Опарина–Холдейна

ученый А.И. Опарин и английский – Д. Холдейн сформулировали свою (биохимическую) гипотезу происхождения жизни. Геологи установили, что литосфера, гидросфера и атмосфера сформировались около 4 млрд лет тому назад. Согласно биохимической гипотезе, биологической эволюции предшествовала химическая, которая длилась несколько сотен миллионов лет до появления жизни. Первичная атмосфера состояла из углекислого газа, метана, аммиака, оксидов серы, сероводорода и водяного пара. Озонового экрана не было, и на поверхность Земли падал поток космического и ультрафиолетового солнечного излучения. Вследствие повышенной вулканической активности в воды Мирового океана и атмосферу из земных недр попадали разнообразные химические соединения.

Подобные условия ученые неоднократно создавали в лабораториях. Эксперименты показали, что в водном растворе неорганических веществ, близком по составу к морской воде, в условиях ионизирующего излучения и пропускания через раствор электрических разрядов (аналог молнии) образовывались некоторые органические соединения – нуклеотиды, аминокислоты, пептидные цепочки, моносахариды и другие. Они образовывали скопления, отграниченные от окружающего водного раствора поверхностью раздела – **коацерватные капли**, способные существовать довольно длительное время.

Ничего, что напоминало бы живые существа, за 70 лет подобных опытов таким образом получить не удалось. Несмотря на это, авторы биохимической гипотезы утверждают, что коацерватные капли каким-то образом превратились в гипотетические «доклеточные» живые организмы, от которых затем произошли прокариоты. Итак, абиогенные гипотезы происхождения жизни до сих пор остаются недоказанными.

Что утверждает гипотеза панспермии? Наука не подошла к пониманию сущности жизни, равно как и к объяснению возникновения Вселенной, материи, энергии, пространства и времени. Ученые лишь открыли основные законы превращения материи и энергии, которые поддаются экспериментальной проверке. Еще Ч. Дарвин писал о бессмысленности попыток научно объяснить происхождение жизни без знания путей возникновения Вселенной.

Современные биогенные взгляды имеют название «**гипотезы панспермии**» (от греч. *пан* – все и *сперматос* – семя). Впервые в начале XX столетия ее сфор-

мулировал знаменитый шведский физик С. Аррениус, а развил гениальный украинский ученый В.И. Вернадский.

Известно, что споры прокариот могут без потери способности к жизнедеятельности выдерживать длительное пребывание в вакууме при температурах, близких к абсолютному нулю (-273°C), радиационное и ультрафиолетовое облучение, то есть условия открытого космоса. Они легко попадают в верхние слои атмосферы планет с потоками воздуха и оттуда благодаря мизерной массе могут легко выходить в открытый космос и, наоборот, попадать в атмосферу из межпланетного пространства.

С. Аррениус подсчитал, что давление света оказывает заметное механическое воздействие на частицы диаметром около $0,015\text{ мкм}$, перемещая их. Именно такие размеры имеют споры большинства бактерий. Спора, разгоняясь под действием давления солнечных лучей, за 20 суток может преодолеть расстояние между орбитами Земли и Марса, а за 80 – достичь орбиты Юпитера. Спорообразные частицы недавно обнаружены в метеоритах. Итак, в космосе присутствуют споры прокариот, которые непрерывно попадают на планеты. Если на планете условия благоприятны, то из спор выходят активные формы различных видов, образующие первичные прокариотные биогеоценозы. Последующая эволюция таких видов-первопоселенцев происходит в различных направлениях соответственно изменениям условий окружающей среды на той или иной планете.

Например, в сероводородной атмосфере фотосинтез могут осуществлять зеленые и пурпурные серобактерии за счет фотолиза сероводорода. Отложения серы, датированные архейской эрой, подтверждают это предположение. Определенные компоненты первичной атмосферы могли преобразовывать различные хемосинтетики (аммиак – нитрифицирующие, метан – метановые бактерии и др.). С появлением свободного кислорода вследствие фотолиза воды цианобактериями другие виды фотосинтеза и хемосинтез в биосфере Земли постепенно отошли на второй план.



Схема происхождения жизни согласно гипотезе панспермии

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое гипотезы абиогенеза и биогенеза? 2. В чем сущность гипотезы Опарина–Холдейна? 3. Каковы основные положения гипотезы панспермии?

ПОДУМАЙТЕ

Согласно абиогенной гипотезе, первыми живыми существами, возникшими из коацерватных капель, были гетеротрофы. Они питались, поглощая растворенные в воде органические веще-

ства, возникшие вследствие абиогенного синтеза. Почему, с точки зрения биогеоценологии, подобное невозможно?

§56 ПЕРВИЧНЫЕ ПРОКАРИОТНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ И ОСОБЕННОСТИ ИХ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ

ВСПОМНИТЕ

Какие особенности строения и жизнедеятельности бактерий и цианобактерий отличают их от эукариот?

Как развивалась жизнь в архейскую эру? Первые остатки живых организмов найдены в осадочных океанических породах возрастом приблизительно 3,5 млрд лет, которые сформировались в *архейскую эру* (началась около 4,5 млрд, окончилась – 2,5 млрд лет тому назад). Это были прокариоты, представленные остатками карбонатных оболочек колоний цианобактерий и клеточными стенками бактерий разной формы (округлые, палочковидные, нитчатые) (рис. 187, 188).

В отличие от эукариот, эволюция которых происходила в сравнительно стабильных геохимических условиях, первичные бактериальные биогеоценозы резко изменили эти условия на протяжении архейской эры, при этом изменялись сами.

Первые осадочные породы имеют возраст около 3,8 млрд лет; в значительной степени они являются следствием деятельности железобактерий (железная руда), зеленых и пурпурных серобактерий (отложения серы, возможно, нефти и природного газа). Благодаря фотосинтезирующей деятельности цианобактерий (рис. 187), в атмосфере постепенно накопилось значительное количество кислорода и образовался озоновый слой. Это привело к возникновению более энергетически выгодного кислородного дыхания и соответственно аэробных прокариот. В конце архейской эры бактерии в морях и океанах полностью осуществляли те же биогенные геохимические процессы, что и сейчас – биогенную миграцию различных химических элементов и превращение энергии в цепях питания.

Каковы особенности эволюции прокариот? Эволюционных изменений в строении прокариот практически не происходило: все их ископаемые формы не отличаются от современных. Это объясняют двумя причинами. Во-первых, среди прокариот нет многоклеточных организмов, т.е. они неспособны к

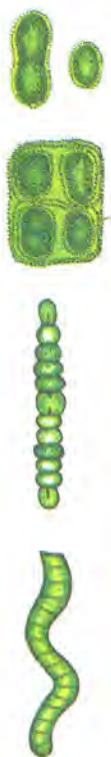


Рис. 187.
Цианобактерии

дифференциации клеток и усложнению организации. Во-вторых, из-за простого строения генома (единственная кольцевая молекула ДНК) у них легко осуществляется горизонтальный (между различными видами) транспорт наследственной информации благодаря переносу вирусами-бактериофагами фрагментов ДНК из одной бактериальной клетки в другую. Кроме того, наследственные свойства бактериальных клеток могут значительно изменяться под воздействием плазмид.

У эукариот подобные формы изменения наследственности из-за сложности генома и взаимодействия генов ведут к гибели клетки и поэтому не могут быть факторами эволюции.

В прокариотных экосистемах отсутствуют цепи выедания из-за неспособности бактерий к фагоцитозу. Поэтому цепи питания прокариотных биогеоценозов мало разветвлены, а видовое разнообразие в них незначительно. Таким образом, прокариотные экосистемы имеют невысокую способность к саморегуляции.



Рис. 188.
Бактерии

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Остатки каких организмов известны из архейской эры?
2. В чем состоят особенности эволюции прокариот?
3. Почему способность к саморегуляции прокариотных биогеоценозов весьма ограничена?

ПОДУМАЙТЕ

Какой тип цепей питания возможен в прокариотных экосистемах?

§57 ПОЯВЛЕНИЕ ЭУКАРИОТ И МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

ВСПОМНИТЕ

Что такое колониальные и многоклеточные организмы? Каковы основные этапы эмбриогенеза многоклеточных животных?

Как развивалась жизнь в протерозойскую эру?

В продолжение первой половины протерозойской эры (началась 2,5 млрд, окончилась — около 0,6 млрд лет тому назад) прокариотные экосистемы освоили весь Мировой океан. Около 2 млрд лет тому назад появились первые одноклеточные снабженные жгутиками эукариоты, которые затем дивергировали на растения (водоросли), животных (простейшие) и грибы.

Как способ достижения биологического прогресса, для многих эукариот характерно усложнение организации в процессе исторического развития. Уже у одноклеточных (водоросли, инфузории и пр.) клетки устроены довольно сложно. Появление многоклеточных организмов — еще одно свидетельство способно-

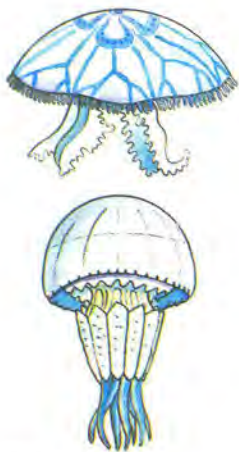


Рис. 189.
Медузы вендского
периода

сти эукариот к усложнению организации. Большинство ученых считает, что многоклеточные организмы произошли от колониальных вследствие дифференциации клеток последних в конце протерозойской эры.

В чем сущность симбиотической гипотезы происхождения эукариот? Существует несколько гипотез происхождения эукариот, из которых в наше время наиболее популярна симбиотическая. Ее сторонники считают, что двумембранные органеллы (митохондрии и пластиды), имеющие свой геном и способные к размножению делением, — потомки симбиотических прокариот, утративших способность к существованию вне клетки-хозяина. Так совместное существование нескольких видов прокариот в конце концов привело к появлению эукариотических клеток.

Как происходило развитие жизни на протяжении вендского периода? Вендский период — последний период протерозойской эры — длился около 80 млн лет. В это время на мелководьях морей образовались биогеоценозы, основными продуцентами в которых были цианобактерии и зеленые водоросли. Наиболее распространенными животными были разнообразные кишечнополостные, представленные как полипами, так и медузами (рис. 189). Некоторые из них достигали метра в диаметре. От таких форм с лучевой симметрией в середине периода произошли ползающие и плавающие двустороннесимметричные виды. Среди них были несегментированные и сегментированные организмы; у некоторых из последних на каждом сегменте была пара конечностей. В конце периода в связи с биосферным кризисом, вызванным оледенением, вендские экосистемы были разрушены и большинство составляющих их видов вымерло.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Когда появились и что собой представляли первые эукариотические организмы? 2. Что утверждает симбиотическая гипотеза происхождения эукариот? 3. Какие экосистемы существовали в вендский период?

ПОДУМАЙТЕ

Какие преимущества в эволюции получают эукариоты вследствие усложнения организации?

§58 РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В НАЧАЛЕ ПАЛЕОЗОЙСКОЙ ЭРЫ

ВСПОМНИТЕ

Какие различают отделы водорослей и типы животных?

Палеозойская эра началась около 600 млн и окончилась 240 млн лет тому назад. На протяжении этого

времени жизнь освоила сушу и биосфера достигла современных пределов.

Какие эволюционные события произошли в кембрийском периоде? *Кембрийский период* (600–500 млн лет тому назад) отличался преимущественно теплым климатом. Жизнь концентрировалась в основном в неглубоких морях с температурой воды +20...25° С.

С этого периода известны остатки зеленых и красных водорослей, а также одноклеточных животных — **фораминифер**. Появляются **губки** — особый тип неподвижно прикрепленных многоклеточных животных, состоящих из различных типов клеток, не образующих тканей, и питающихся путем фильтрации. Кембрийские губки имели массивный скелет из углекислого кальция. Их колонии образовывали рифы (*рис. 190*). Они принадлежали к отдельному классу, один из представителей которого существует и ныне. Кишечнополостные кембрийского периода были менее разнообразны, чем вендского.

Из кембрийских отложений известны хорошо сохранившиеся остатки многощетинковых червей и членистоногих — ракообразные и особые, ныне вымершие, формы — **трилобиты** (*рис. 191*). Появляются представители всех известных классов моллюсков — брюхоногие, двусторчатые, головоногие. Последние имели внешнюю раковину.

В этот период жили представители 8 классов типа Иглокожие (сейчас насчитывают 6 классов этих животных). Это исключительно морские обитатели с лучевой, реже — двусторонней симметрией. Они обладают скелетом из углекислого кальция, вторичной полостью тела и особой водно-сосудистой системой, служащей для передвижения, захвата пищи и дыхания (*рис. 192*). Считают, что иглокожие произошли от общих с хордовыми предков.

Появляются первые хордовые, которые в общем напоминали современного ланцетника, а в конце периода — и представители позвоночных (бесчелюстные).

Ордовикский период окончился около 440 млн лет тому назад. В морях достигли большого видового разнообразия головоногие, конусовидные раковины некоторых из них достигали 9 м в длину. Известно около 20 классов иглокожих, среди которых также были гигантские формы — **морские лилии** длиной до 20 м. Появляются разные коралловые полипы, которые стали основными рифообразователями. Жизнь освоила пресные водоемы, где росли зеленые водоросли, оби-

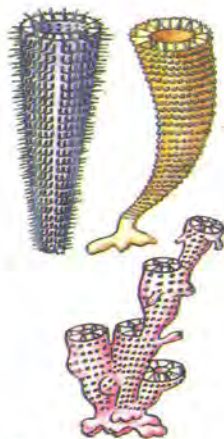


Рис. 190.
Кембрийские губки



Рис. 191.
Трилобиты

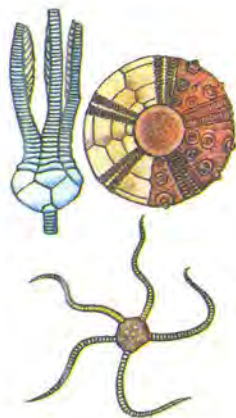


Рис. 192.
Ископаемые
иглокожие



Рис. 193.
Щитковые

тали разнообразные ракообразные и самые крупные за всю историю Земли членистоногие – **ракоскорпионы**. Эти хищники достигали 2 м в длину.

В это время произошла широкая адаптивная радиация бесчелюстных позвоночных – **щитковых** (рис. 193). Они имели обтекаемую (рыбообразную) форму тела, непарные, а иногда и парные, плавники и хрящевой скелет. Большинство видов снаружи защищали щитки из костной ткани, которые часто были слиты в сплошной панцирь. У них не было жаберных дуг и челюстей; органами дыхания служили жаберные мешки, как у современных миног. Длина тела этих животных составляла от нескольких сантиметров до метра. Щитковые в основном питались мелким планктоном и остатками организмов.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Каковы характерные черты биоразнообразия кембрийского периода? 2. Что представляют собой щитковые? 3. Какие членистоногие известны из отложений кембрийского и ордовикского периодов? 4. Какие фототрофные организмы существовали в начале палеозойской эры? 5. Каковы характерные черты биоразнообразия ордовикского периода?

ПОДУМАЙТЕ

Как можно объяснить тот факт, что первые богатые видами эукариот биоеоценозы образовались именно на морских мелководьях?

\$59 ОСВОЕНИЕ ЖИВЫМИ ОРГАНИЗМАМИ СУШИ В СЕРЕДИНЕ ПАЛЕОЗОЙСКОЙ ЭРЫ

ВСПОМНИТЕ

Какие различают среды обитания живых организмов?

В середине палеозойской эры жизнь постепенно осваивает хорошо увлажненные участки суши.

Как развивалась жизнь на протяжении силурийского периода? Для **силурийского периода** (440–400 млн лет тому назад) характерно наличие мелководных (до 10 м глубины) теплых морей с пониженной соленостью. В них появились первые челюстные позвоночные: особые ископаемые классы рыб. Предки рыб неизвестны, так как у бесчелюстных отсутствуют жаберные дуги, из передних пар которых образовались челюсти, и они представляют собой особую эволюционную ветвь.

Силурийские рыбы имели внутренний скелет из хрящевой ткани, у них не было жаберных крышек и

плавательного пузыря. **Колючезубые** достигали не более 30 см длины. Для них характерно наличие до 8 пар плавников. Их тело покрывала костная чешуя. **Панцирные** рыбы были покрыты костными пластинками, часто слитыми в сплошной панцирь. Некоторые из них достигали 6 м длины. Среди силурийских рыб были придонные и плавающие в толще воды формы (рис. 194). Большинство из них, как полагают ученые, были хищниками.

В прибрежных частях континентальных водоемов из-за колебаний уровня воды образовался слой ила. Он стал основой первичных почв, на которых образовались наземные биогеоценозы, состоящие в основном из высших споровых растений из отделов Риниофиты и Плаунообразные (рис. 195). Из животных здесь обитали почвенные виды (малощетинковые черви и др.) и питающиеся остатками растений **двупарноногие многоножки**. Это особый класс членистоногих, представители которых и сейчас широко распространены на Земле. Их тело состоит из головы и многосегментного туловища; каждый сегмент несет 2 пары ног. Известны и первые наземные хищники – скорпионы.

Как развивалась жизнь в девонский период?

На протяжении **девонского периода** (окончился около 350 млн лет тому назад) процессы горообразования чередовались с опусканием суши, что вызывало частые биоценотические кризисы. Поэтому темпы эволюции были сравнительно высокие.

В начале периода вымерла большая часть трилобитов, а в его конце – риниофиты, панцирные рыбы и щитковые. На пониженных увлажненных частях суши образовались леса, состоящие из деревянистых высших споровых – плаунов, хвощей и папоротников. Появились первые голосеменные из класса **семенных папоротников**. Эти растения по внешнему виду напоминали древовидные папоротники, но размножались семенами. Из беспозвоночных сушу освоили пауки и клещи.

В морях появились хрящевые рыбы (акулы и некоторые другие). В пресных водоемах сформировались костные рыбы, в основном **кистеперые** и **двоякодышащие**, имевшие значительное видовое разнообразие, а также первые **лучеперые**. Считают, что плавательный пузырь костных рыб вначале служил как легкое для дополнительного дыхания атмосферным кислородом, так как в воде пресных водоемов, где перегнивали остатки древесных растений, растворенного кислорода было недостаточно.



Рис. 194.
Ископаемые рыбы
силурийского
периода:
1 – панцирные;
2 – колючезубые



Рис. 195.
Риниофиты (1) и
Плаунообразные (2)



Рис. 196.
Ископаемое
земноводное
девонского
периода

Как произошли земноводные? Мускулистые парные плавники кистеперых рыб, вероятно, служили им не столько для плавания, сколько для ползания по дну водоемов между стволами упавших деревьев. План строения этих плавников оказался удачным для превращения их в пригодные для передвижения по суше конечности. Потомки некоторых кистеперых перешли к жизни на суше, где нашли богатую кормовую базу (различных беспозвоночных), но их размножение и развитие было еще связано с водой. Так произошли земноводные. В связи с дыханием атмосферным кислородом у них резко возросло количество гемоглобина, поэтому основным кровеносным органом у наземных позвоночных становится красный костный мозг (у рыб — только селезенка). Девонские земноводные имели самые разнообразные размеры (от нескольких сантиметров до 3–4 м длины) и форму тела (рис. 196).

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие приспособления высших растений к наземному существованию вам известны? 2. Как образовались первые наземные биогеоценозы? 3. Почему земноводные произошли именно от кистеперых рыб? 4. Какие позвоночные животные первыми освоили сушу?

ПОДУМАЙТЕ

Какие черты наземных, а какие — водных животных имеются у земноводных?

§60 СТАНОВЛЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ГРАНИЦ БИОСФЕРЫ

ВСПОМНИТЕ

Как и из чего образовался каменный уголь?

В конце палеозойской эры жизнь осваивает всю поверхность суши и биосфера достигает современных пределов.

Чем каменноугольный период знаменателен для истории развития биосферы? Каменноугольный период окончился около 280 млн лет тому назад. Он был одним из самых теплых в истории Земли. На суше было много увлажненных низин, где произрастали леса из разнообразных высших споровых и голосеменных (рис. 197). Попадая в заболоченную почву, стволы упавших деревьев в условиях отсутствия кислорода не перегнивали, а заиливались, покрывались слоями песка и глины и в конце концов оказывались на значительных глубинах под землей, где в условиях высокого давления превратились в каменный уголь (отсюда и название периода).

В это время появились хвойные растения, размножение которых не было связано с наличием воды. Они образовали основу биогеоценозов среднеувлажненных и засушливых местностей, и в конце периода вся суша была освоена живыми существами, то есть биосфера достигла современных границ. В этот период появляются мохообразные.

Вслед за растениями быстрыми темпами осваивали сушу животные. В начале периода от каких-то пресноводных ракообразных произошли вначале бескрылые, а затем — крылатые насекомые. В конце периода уже существовало 15 отрядов насекомых (рис. 197). Интересно, что некоторые виды каменноугольных стрекоз имели размах крыльев до метра. На суше появились легочные брюхоногие моллюски.

В середине периода некоторые земноводные приспособились к размножению на суше. Этому способствовало внутреннее оплодотворение, образование богатых запасными веществами и покрытых толстыми водонепроницаемыми оболочками яиц и прямое развитие. У одних из них кожные железы исчезли, а сама кожа стала очень толстой (приспособление к сохранению воды). Они дали начало первым пресмыкающимся. (рис. 197). У других видов эти железы сохранились как приспособления к терморегуляции путем испарения воды через кожу. Такие виды стали предками последовательного ряда форм, которые в конце концов привели к млекопитающим.

Как развивалась жизнь в пермский период?

Пермский период (280–240 млн лет тому назад) характеризовался снижением уровня Мирового океана. На протяжении этого периода произошло несколько оледенений значительной части суши и, соответственно, биосферных кризисов, а также связанные с ними вымирание одних и появление других систематических групп организмов.

Основу наземных биогеоценозов составляли хвойные и некоторые другие голосеменные, а древовидные высшие споровые почти полностью исчезли. Происходила дальнейшая адаптивная радиация насекомых: к концу периода их насчитывалось 30 отрядов, в том числе прямокрылые, жесткокрылые, чешуйчатокрылые и перепончатокрылые. Значительно возросло разнообразие пресмыкающихся; появились черепахи, ящерицы и некоторые другие формы.

Линия развития наземных позвоночных, ведущая к млекопитающим, в этот период вначале была представлена **пеликозаврами** — хищниками до 4 м дли-



Рис. 197. Ископаемые высшие растения (1), насекомые (2) и пресмыкающиеся (3) каменноугольного периода



Рис. 198.
Череп зверозубого
пресмыкающегося

ной с хорошо развитыми клыками. На смену им пришли **зверозубые**, среди которых были как мелкие насекомоядные виды, так и крупные хищники длиной до 7 м (рис. 198). Кроме резцов и клыков у них были развиты также и коренные зубы, приспособленные к пережевыванию пищи.

К концу периода в морях полностью вымерли трилобиты, колючезубые рыбы и многие другие группы, а в пресных водоемах — значительная часть двоякодышащих, кистеперых рыб и земноводных. Итак, в биосфере произошли изменения, которые подготовили господство голосеменных и пресмыкающихся на протяжении следующей мезозойской эры.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие особенности климата каменноугольного периода способствовали полному заселению суши? 2. Какие наземные позвоночные характерны для пермского периода? 3. Какие изменения в наземной растительности произошли в пермском периоде и чем они вызваны? 4. Что вам известно о насекомых палеозойской эры?

ПОДУМАЙТЕ

Какие черты организации присущи пресмыкающимся как наземным позвоночным?

§61 ОСНОВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СОБЫТИЯ МЕЗОЗОЙСКОЙ ЭРЫ

ВСПОМНИТЕ

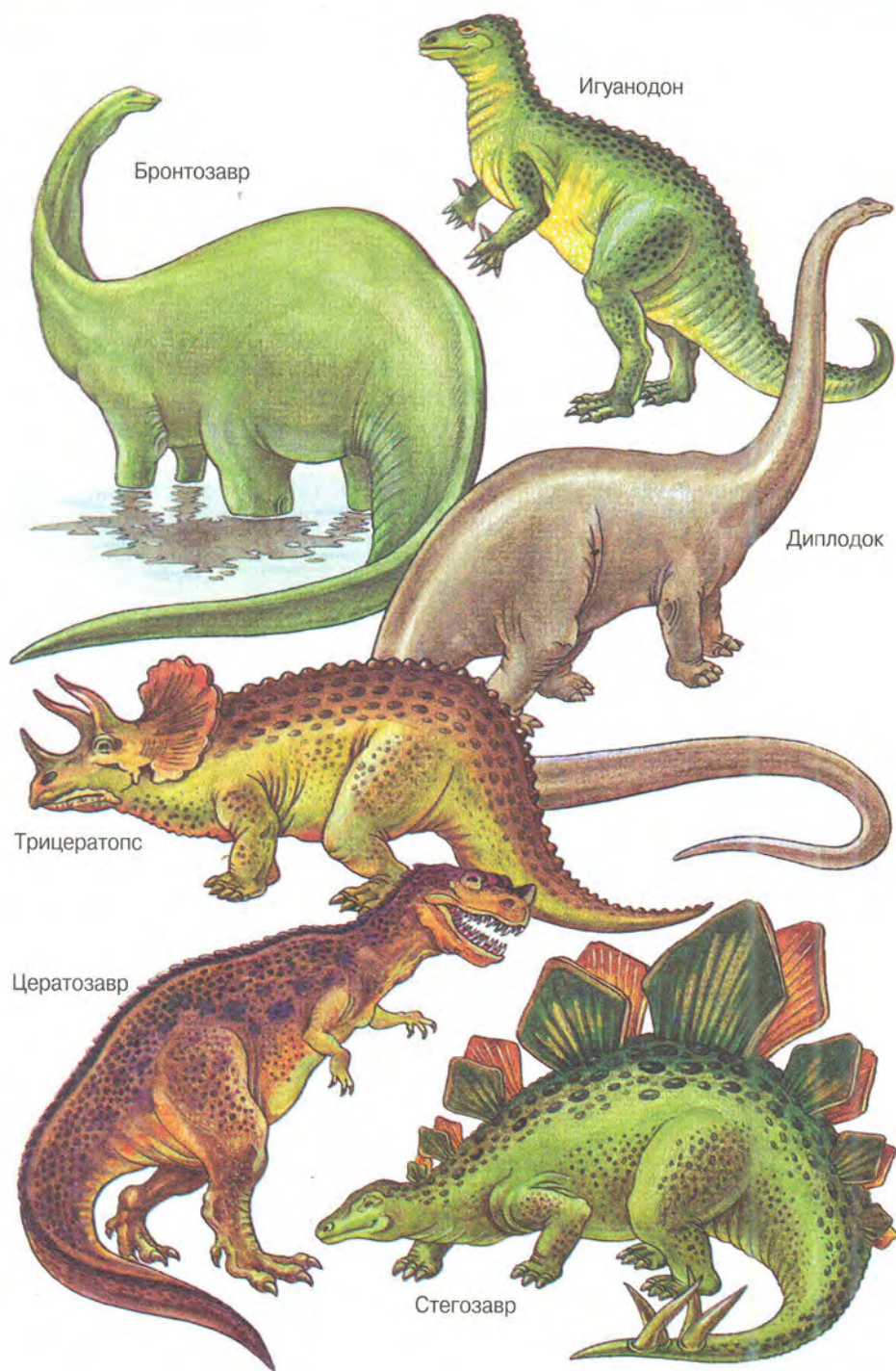
Какие особенности строения и жизнедеятельности имеют покрытосеменные растения и теплокровные животные (птицы и млекопитающие)?

Мезозойская эра началась 240 и окончилась 63 млн лет тому назад. В ней выделяют триасовый, юрский и меловой периоды.

Как развивалась жизнь в триасовом периоде?

Триасовый период окончился приблизительно 185 млн лет тому назад. Его климатические условия напоминали пермский. В морях увеличилось видовое разнообразие хрящевых и костных рыб; последние распространились и в соленых водоемах. С этого периода известны представители всех современных и нескольких ископаемых отрядов насекомых.

Появились два отряда наземных пресмыкающихся, известных под названием **динозавры** (рис. 199). Они имели средние или большие (от одного до 30 м длины) размеры, передвигались на четырех или двух задних конечностях, направленных вниз, в отличие от современных пресмыкающихся. Существовало несколько групп морских пресмыкающихся. От насеко-



Бронтозавр

Игуанодон

Диплодок

Трицератопс

Цератозавр

Стегозавр

Рис. 199. Динозавры

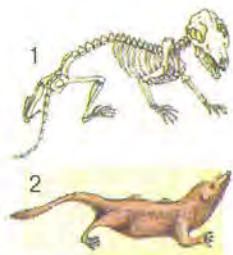


Рис. 200.
Скелет (1)
и реконструкция (2)
одного из первых
млекопитающих

моядных зверозубых небольших размеров во второй половине периода произошли первые млекопитающие. Они были покрыты шерстью и внешне напоминали современных землероек, их длина была в пределах 5 – 15 см (рис. 200). Неизвестно, были ли они живородящими или откладывали яйца подобно современным первозверям.

Со середины периода известны крокодилы, которые, в отличие от современных, были очень подвижными наземными хищниками с удлинненными приспособленными к бегу конечностями (рис. 201).

Триасовый период окончился биосферным кризисом, связанным с подъемом уровня океана и наступившим вследствие этого потеплением климата. Это сопровождалось вымиранием многих групп – древних земноводных, зверозубых и других.

Что происходило в биосфере юрского периода? Юрский период (185–130 млн лет тому назад) характеризовался умеренным климатом. В это время существовало много мелководных морей. В них достигли значительного видового разнообразия головоногие моллюски, которые в общем напоминали современных кальмаров, но имели прямую внешнюю раковину – *белемниты* (рис. 203). Остатки этих раковин, которые часто находят в песчаных породах, известны в народе под названием «чертовы пальцы». Появились и распространились в пресных и соленых водоемах диатомовые водоросли.

Крокодилы перешли к обитанию в водной среде и приняли современный облик. Интересно, что наряду с пресноводными существовали и морские виды, некоторые из последних достигали 15 м длины. Были распространены водные хищные пресмыкающиеся – плезиозавры и ихтиозавры (рис. 202).

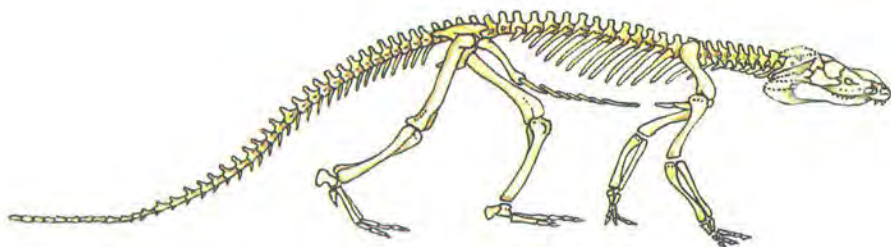


Рис. 201. Скелет сухопутного крокодила

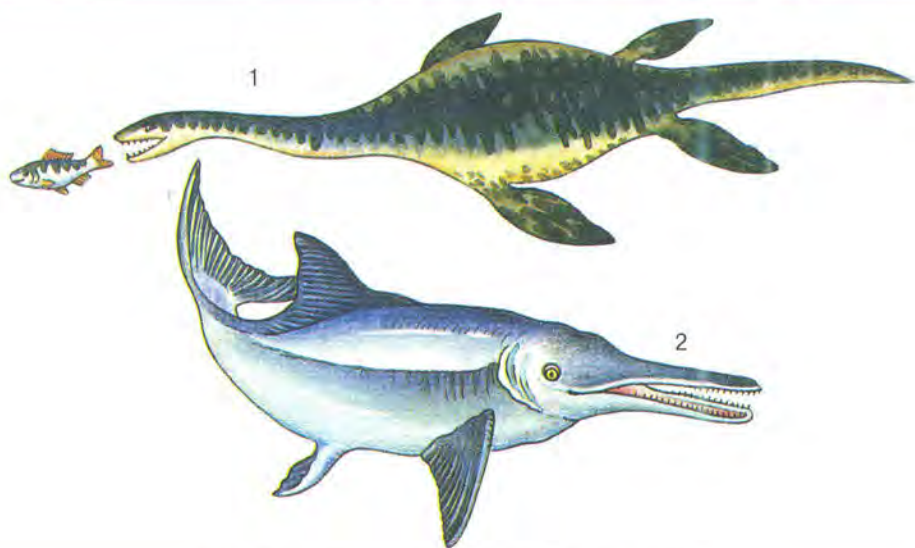


Рис. 202. Плезиозавр (1) и ихтиозавр (2)

Плезиозавры были от 2 до 20 м длиной. Голова находилась на длинной гибкой шее (число шейных позвонков достигало 80); рот был вооружен острыми зубами. Туловище было бочонкообразное; обе пары конечностей превратились в ласты. Они занимали адаптивную зону современных ластоногих и размножались на суше.

Ихтиозавры (длиной от одного до 15 м) имели рыбообразную форму. У них была короткая шея, передние и задние конечности преобразованы в ласты, а хвост – в вертикальный плавник. Подобно современным зубатым китам, они никогда не выходили на сушу и были живородящими (найден скелет самки со сформированным детенышем внутри брюшной полости).

Птерозавры, или летающие ящеры, появились в конце триасового периода, но наибольшего видового разнообразия достигли в юрский и меловой периоды (рис. 204). Подобно современным птицам, у них были полые кости, киль грудины, облегченный череп с тонкими костями, на челюстях были мелкие зубы или роговые чехлы, напоминающие клюв. Как и у современных рукокрылых, крылья птерозавров представляли собой кожистую перепонку, натянутую с боков тела от передних до задних конечностей. Она прикреплялась к очень длинному пятому пальцу (мизинцу) передних конечностей. Среди летающих ящеров в юрском периоде были распространены рамфоринхи,

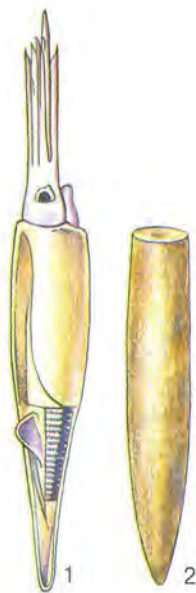


Рис. 203.
Белемнит:
1 – общий вид;
2 – ископаемая
раковина

имеющие длинный хвост и размах крыльев до метра. Это были насекомоядные и рыбающие формы.

Динозавры были очень разнообразны. На четырех конечностях передвигались преимущественно растительноядные формы. Из них наиболее известны **диплодок** (длиной около 30 м) и похожий на него, но более массивный **бронтозавр** (с массой около 80 т). Это были самые большие сухопутные животные за всю историю Земли. На территории современной Северной Америки обитал **стегозавр**, на спине которого располагалось два ряда параллельных вертикальных костных пластин. Предполагают, что через них организм рассеивал избыток тепла.

На задних конечностях передвигались как хищные, так и растительноядные динозавры. Среди них были и мелкие животные массой не более 2–3 кг, и большие звери до 6 м длины. Много таких динозавров обитало в умеренных широтах и, возможно, они были теплокровными, о чем свидетельствует перьевой покров.

У одного из них, **авимима**, размером с курицу, передние конечности превратились в короткие крылья, а хвостовой отдел позвоночника — в копчик. Он бегал по равнинам, а крылья, как у современных

- 1 — птеронодон;
- 2 — рамфоринхи;
- 3 — рыбающий птеродактиль

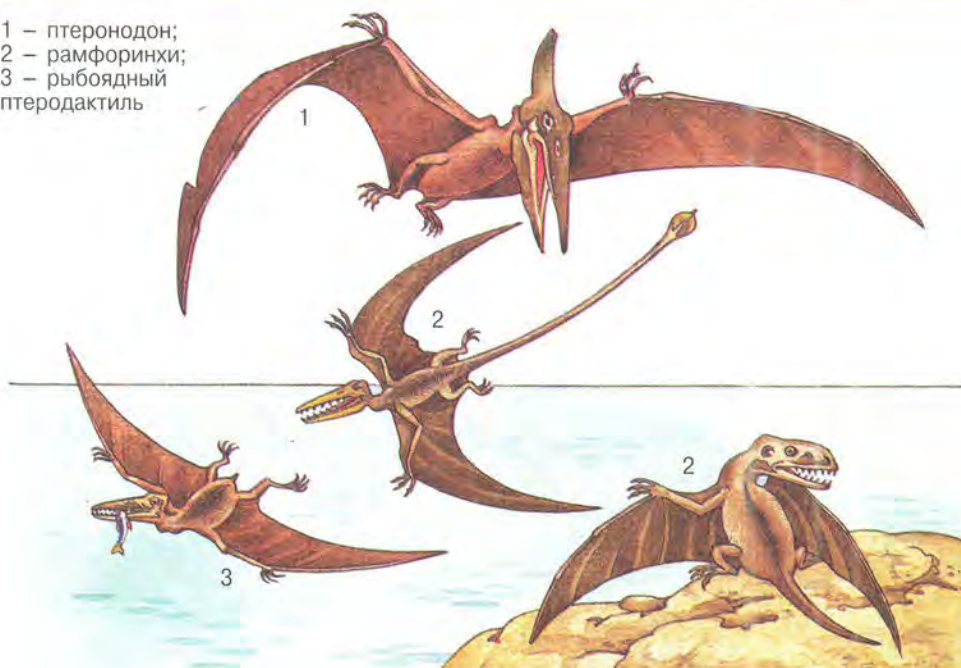


Рис. 204. Птерозавры

страусов, служили для торможения или изменения направления движения наподобие руля (рис. 205). В лесах обитал **археоптерикс**, крыловидные передние конечности которого имели пальцы для лазания по деревьям (рис. 206). Он был способен планировать с дерева на дерево. Считают, что от подобных динозавров произошли птицы.

Продолжалась эволюция млекопитающих, которых было известно 4 отряда. Все они были мелкими животными. Во второй половине периода появились хвостатые и бесхвостые земноводные, близкие к современным.

В конце периода уровень Мирового океана сильно поднялся. Это вызвало значительное потепление климата и очередной биосферный кризис, что привело к формированию биогеоценозов начала следующего, мелового периода.

Какую роль в развитии биосферы сыграл меловой период? Меловой период (130 – 65 млн лет тому назад) назван так потому, что в морях, кроме бентосных, распространились и были многочисленными планктонные фораминиферы. Остатки их раковин образовали залежи мела и известняка.

Экосистемы первой половины периода существенно не отличались от юрских. В это время достигли наибольшего видового разнообразия бесхвостые летающие ящеры. Их размеры варьировали от 10 см до 13 м (**птеранодон**) в размахе крыльев. Интересно, что многие из них были покрыты шерстью и, по-видимому, были теплокровными. Остатки птиц этого времени неизвестны, а млекопитающие представлены теми же отрядами, что и в юрский период.

В середине периода произошел биосферный кризис, обусловленный не изменениями климата, а биотическим фактором – появлением цветковых растений. Считают, что они произошли от каких-то голосеменных, остатки которых не сохранились. Благодаря двойному оплодотворению и опылению насекомыми покрытосеменные разрушили экосистемы, основой которых были голосеменные, и стали основой новых биогеоценозов. Двойное оплодотворение привело к появлению триплоидного эндосперма (у голосеменных он гаплоидный), что значительно ускорило созревание семян. Направленное опыление насекомыми позволило одиноким растениям давать семена в отличие от голосеменных, которым для ненаправленного опыления ветром необходимо расти большими группами.

На протяжении всей геологической истории Земли отдельные биогеоценозы разрушались от случайных



Рис. 205.
Авимим



Рис. 206.
Археоптерикс:
1 – скелет;
2 – общий вид



Рис. 207.
Насекомые -
опылители

причин (например, пожар от удара молнии). Они восстанавливались благодаря сукцессиям. Семена цветковых, попав в такие нарушенные экосистемы, быстро прорастали, образовавшиеся из них растения опылялись насекомыми (тогда это были в основном жесткокрылые) и вновь давали семена. Так цветковые растения заглушали прорастание медленно созревающих семян голосеменных, меняя ход сукцессий.

Наряду с голосеменными вымерло много групп животных. В частности, исчезло около двух третей видов насекомых, 5 семейств динозавров и большинство млекопитающих. Это время совпало с вымиранием значительной части морских планктонных фораминифер, что значительно изменило жесткость воды. В свою очередь, изменение жесткости воды привело к исчезновению большинства головоногих моллюсков с внешней раковиной, ихтиозавров и других животных.

Во второй половине периода формируются биогеоценозы, основу которых составляли опыляемые насекомыми одно- и двудольные покрытосеменные, а также часть хвойных (преимущественно сосновые). Происходит интенсивная сопряженная эволюция цветковых растений и насекомых-опылителей: появляются пчелы, дневные бабочки, современные группы мух (рис. 207).

В это время появились сумчатые и плацентарные млекопитающие. Последние были представлены насекомоядными, рукокрылыми, приматами (полуобезьяны) и несколькими ныне вымершими отрядами. Млекопитающие того времени достигли значительного видового разнообразия, имели длину — от 5–10 см до 5–6 м. Среди них были растительноядные, трупоядные, насекомоядные и хищные формы.

Со середины периода известны птицы, которые сосуществовали с другими летающими позвоночными — птеродактилями и рукокрылыми — и обитали возле водоемов. Многие из них были водоплавающими. Представители вымершего подкласса **зубатых птиц** отличались от современных лишь наличием мелких зубов на челюстях (рис. 208). Наряду с ними жили близкие к современным птицы с роговым клювом — предки современных буревестников, куликов и чаек.

Часть динозавров приспособилась к новым условиям и достигла значительного разнообразия (известно более 120 видов). Одни из них передвигались на четырех конечностях, например растительноядные **трицератопсы**, достигавшие 10 м длины, другие — на двух (растительноядные **игуанодоны**, самые боль-



Рис. 208.
Зубатая птица —
ихтиорнис

шие наземные хищники **тиранозавры**, имевшие длину 6–7 м, и др.).

В конце мелового периода произошел еще один биосферный кризис вследствие дальнейшего опускания континентов. Климат стал очень влажным, что привело к разрушению биогеоценозов засушливых и умеренно увлажненных ландшафтов и вымиранию многих групп насекомых, зубатых птиц, динозавров, птерозавров, нескольких отрядов млекопитающих. В морях исчезли плезиозавры. Эти изменения подготовили почву для образования кайнозойских экосистем.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие систематические группы растений и животных появились в мезозойскую эру? 2. Что явилось причиной биосферного кризиса в середине мелового периода и каковы его последствия? 3. Какие группы живых существ преобладали во второй половине мелового периода? 4. Что вам известно о динозаврах, летающих и морских пресмыкающихся мезозойской эры? 5. Какие птицы и млекопитающие жили во второй половине мелового периода? 6. Что собой представляли авимим и археоптерикс?

ПОДУМАЙТЕ

Справедливо ли утверждение, что птицы вытеснили птерозавров, а млекопитающие – динозавров?

§62 РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В КАЙНОЗОЙСКУЮ ЭРУ. ЧЕЛОВЕК И ЕГО ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КАК ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ

ВСПОМНИТЕ

Каковы основные этапы антропогенеза?

Кайнозойская эра началась около 65 млн лет тому назад и продолжается по сей день. В ней выделяют палеогеновый, неогеновый и антропогеновый периоды.

Что характерно для биосферы палеогенового периода? Палеогеновый период окончился около 25 млн лет тому назад. Климат в общем был теплый, хотя на рубежах эпох происходили значительные похолодания, даже частичные оледенения материков. В это время появились бурые водоросли, почти все современные порядки покрытосеменных, отряды птиц и млекопитающих.

В палеогеновом периоде различают три последовательные эпохи, каждая из которых резко отличается от других – палеоценовую (65–55 млн лет тому назад),

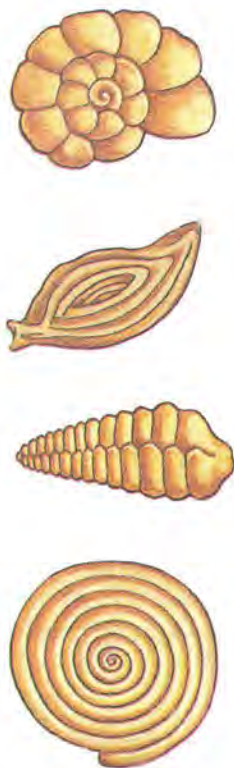


Рис. 209.
Фораминиферы
палеоценовой
эпохи

эоценовую (55–38 млн лет тому назад) и олигоценовую (38–25 млн лет тому назад).

Палеоценовая эпоха была наиболее теплой и влажной. На суше преобладали биогеоценозы, основу которых составляли деревянистые покрытосеменные (буки, дубы), голосеменные (кипарисовые, сосновые, гинкговые и др.), окаменелая живица которых известна под названием «янтарь», и папоротники. Их остатки, попадая на дно водоемов, превратились в бурый уголь.

В начале эпохи вымерли древние группы млекопитающих, появившиеся в триасовом и юрском периодах мезозойской эры. Появляются представители современных отрядов хищных (преимущественно небольших размеров), грызунов и зайцеобразных, а также нескольких ныне вымерших отрядов. В морях достигают расцвета радиоларии и гигантские бентосные фораминиферы с раковинами до 5 см в диаметре (рис. 209), широко распространяются бурые водоросли. В конце эпохи вымирают последние белемниты и многие виды хрящевых рыб. Из костных рыб бурная адаптивная радиация происходит среди лучеперых; они становятся доминирующей группой пресных и соленых водоемов.

В **эоценовую эпоху** преобладал более сухой климат. В это время образовались степные пространства. Появляются хоботные, а также предки современных носорогов и лошадей. Парнокопытные в эту эпоху достигли значительного разнообразия форм и размеров (от 0,5 до 3–4 м длины); среди них были предки современных жвачных, свиней и бегемотов. В Северной Америке появились предки верблюдов и лам. В это время существовал ныне вымерший отряд хищных копытных. Некоторые из них перешли к жизни в морях и дали начало зубатым китам, среди которых были виды до 25 м длины. В свою очередь, часть зубатых перешла к питанию планктоном — это были предки усатых китов. Известно много представителей отряда Хищные, некоторые из которых достигали 3–4 м длины, а также нескольких ныне вымерших отрядов.

С этой эпохи известно более 80 семейств птиц, принадлежащих к 12 современным отрядам. В степях были распространены бескилевые хищные птицы диатримы, принадлежавшие к особому отряду и достигавшие до 2 м высоты.

Олигоценовая эпоха характеризовалась более сухим климатом вследствие снижения уровня Мирового океана; устанавливается природная зональность,

в общем напоминающая современную. Из этой эпохи известно большинство современных отрядов птиц, среди которых были гигантские нелетающие формы — обитатели степных пространств, например южноамериканский хищный журавль — фороракос трехметровой высоты (рис. 210). Продолжалась адаптивная радиация копытных, хоботных, хищных и других отрядов. У многих видов кошачьих клыки верхних челюстей были настолько большими, что выступали наружу. Их объединяют под названием «саблезубые кошки», а представителей больших размеров — «саблезубые тигры» (рис. 211). Часть хищных освоила водоемы, дав начало ластоногим. С севера Африки известны представители узконосых, а из Южной Америки — широконосых обезьян.



Рис. 210.
Фороракос

В конце палеогенового периода произошло поднятие суши, образовались Альпы, Пиренеи, горы Греции, Крыма, Кавказа, Гималаи, Кордильеры, Анды и другие. Это привело к биосферному кризису, во время которого вымерло много групп растений и животных, характерных для палеогенового периода, и сформировались биогеоценозы следующего, неогенового периода.

Как развивалась жизнь в неогеновый период?

Неогеновый период в общем характеризуется низким уровнем Мирового океана, завершением образования современных горных массивов, достаточно суровым климатом с четкой природной зональностью и несколькими оледенениями в Северном и Южном полушариях. Например, около 12 млн лет тому назад

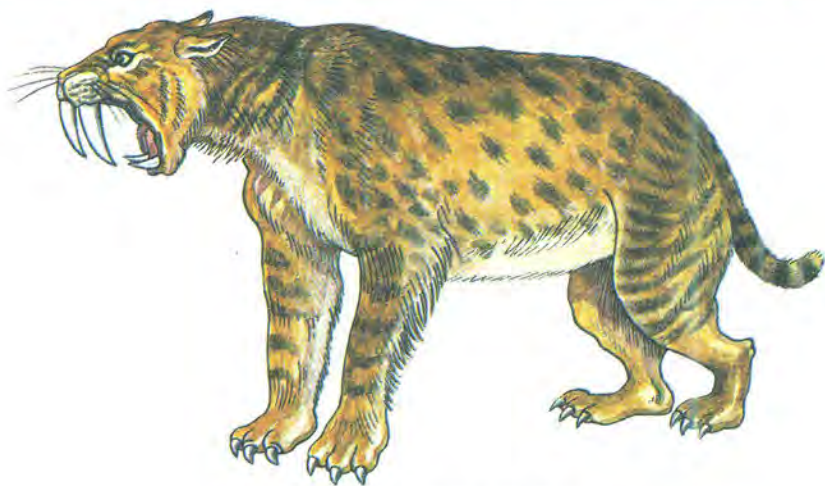


Рис. 211. Саблезубый тигр



Рис. 212.
Некоторые
млекопитающие
неогенового
периода

подо льдом находились часть Южной Америки (Патагония), Антарктида (с тех пор и по сей день), Новая Зеландия и почти вся Австралия. Все это вызывало частые биогеоценотические кризисы, сопровождавшиеся массовым вымиранием одних и появлением других групп организмов.

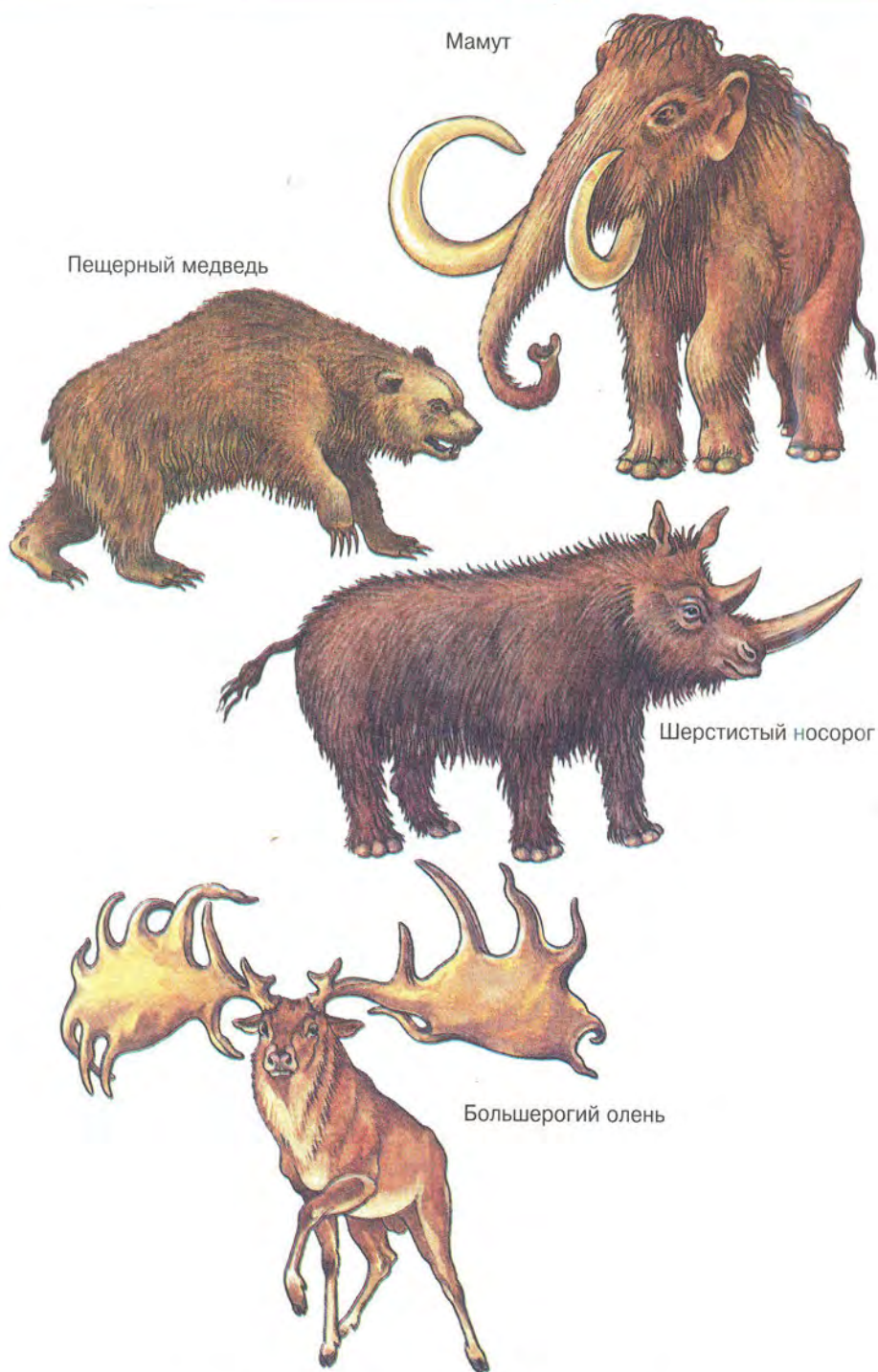
В конце периода фауна и флора в общем напоминали современные, отличаясь в основном на видовом и частично родовом уровнях. Появилось большинство современных семейств покрытосеменных, насекомых, птиц и млекопитающих. Существование сухопутного перешейка между Северной Америкой и Европой обеспечило взаимообмен компонентами флоры и фауны: в частности, в Северной Америке появляются хоботные, в Европе и Азии – особый род трехпалых лошадиных – **гиппарион**. Его представители были широко распространены в Евразии, включая территорию современной Украины (они дали название специфическому комплексу степных животных тех времен – **гиппарионовая фауна**). Некоторые млекопитающие неогенового периода изображены на рисунке 212.

В восточноафриканских отложениях найдены остатки первых человекообразных обезьян. Они вследствие адаптивной радиации образовали значительное количество форм, расселившихся в Европу и Азию. Ископаемые остатки нескольких близких видов примитивных существ из семейства людей (гоминиды) возрастом в 4–5 млн лет обнаружены в Восточной Африке. Их называли **австралопитеки**.

В конце неогенового периода повысилась горообразовательная активность, произошло частичное оледенение Северного полушария, вследствие чего изменился климат и возник очередной биосферный кризис. Полностью исчезла гиппарионовая фауна, значительно сократилось число видов хоботных и прочих животных.

Что такое антропогенный период? Антропогенный период состоит из двух эпох – плейстоценовой (окончилась около 100 тыс. лет тому назад) и современной, или голоценовой.

Плейстоценовая эпоха – время формирования флоры и фауны, близких к современным. На Австралийском континенте появились **первозвери**. В конце эпохи в результате значительного оледенения Северного полушария подо льдом оказались почти вся Северная Америка, значительные части Европы и Азии. В Северной Америке вследствие этого полностью вымерли копытные и много других групп животных.



Мамут

Пещерный медведь

Шерстистый носорог

Большеголовый олень

Рис. 213. Тундровая фауна антропогенового периода



Рис. 214.
Некоторые
представители
семейства Людей:
1 – питекантроп;
2 – неандерталец;
3 – кроманьонец

Предки современных лошадей, ослов и зебр незадолго до этого мигрировали оттуда в Азию через перешеек на месте современного Берингова пролива, а со временем расселились в Европе и Африке.

Большие пространства Северного полушария были заняты тундрами со специфическими биогеоценозами, основу которых составляли травянистые покрытосеменные, мхи и лишайники. Из млекопитающих для тундр были характерны лемминги (особый вид грызунов), северный олень и овцебык (дожили до наших дней), а также вымершие покрытый шерстью слон – мамут, шерстистый носорог, большерогий олень и пещерный медведь (рис. 213).

Около 1,7 млн лет тому назад вымерли австралопитеки. Приблизительно в это время в Восточной Африке от неизвестных предков появляется **человек прямоходящий**, который применял некоторые орудия труда и умел пользоваться огнем. Со временем этот вид расселился в Азию. Различные географические популяции человека прямоходящего получили названия **питекантропов**, **синантропов** и др. Все они вымерли не позже чем 300 тыс. лет тому назад. В это время появляется вид Человек разумный. Он имел два подвида (**неандертальцы** и **кроманьонцы**) с общим ареалом – Европой, Кавказом и Передней Азией, но отличающихся особенностями строения (рис. 214). Они не образовывали смешанных поселений, хотя последние археологические находки свидетельствуют о существовании гибридов между этими подвидами.

Голоценовая эпоха – время расселения кроманьонцев по всему миру и формирования человеческих рас (географических популяций). В это время начинается активная хозяйственная деятельность человека – охота, земледелие, животноводство неандертальцев (вымерли около 30 тыс. лет тому назад) и кроманьонцев. Около 5–6 тыс. лет тому назад образуются первые государства и города, а в XIX столетии формируются промышленные комплексы.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Как можно охарактеризовать основные черты флоры и фауны Земли кайнозойской эры? 2. Какие основные эволюционные события произошли в палеогеновый период? 3. Какие основные эволюционные события произошли в неогеновый период? 4. Какие основные эволюционные события произошли в антропогенный период?

ПОДУМАЙТЕ

Под влиянием каких факторов возникают все новые возбудители заболеваний человека?

Эволюция – процесс необратимых изменений в строении и функциях живых существ, происходящих при сменах поколений на протяжении их исторического существования. В основу первой эволюционной гипотезы Ж.-Б. Ламарка положено представление о том, что все живые организмы под влиянием условий среды приобретают полезные признаки, изменяя свое строение, функции, индивидуальное развитие, и «стремятся» к усложнению организации.

Эволюция по Ч. Дарвину – это непрерывные приспособительные изменения видов в процессе их исторического развития. Все современные виды являются потомками вымерших предковых форм. Основными факторами эволюции являются наследственная изменчивость, борьба за существование, естественный отбор.

В начале XX столетия сформировалась система взглядов – «классический дарвинизм»; в 20–50 гг. была создана синтетическая гипотеза эволюции.

Эволюционный процесс происходит в формах микроэволюции, видообразования и макроэволюции. Естественный отбор, в зависимости от характера вызванных им адаптационных изменений, бывает стабилизирующим, движущим и разрывающим. С развитием синтетической гипотезы эволюции была разработана и биологическая концепция вида, согласно которой вид – это совокупность популяций, состоящих из особей, сходных между собой по строению и жизненным функциям. Популяции одного вида имеют уникальную экологическую нишу и занимают определенный ареал. Основные критерии вида – морфологический, физиологический, биохимический, географический и экологический. Видообразование – необратимый эволюционный процесс образования новых видов.

Биологические виды, как и другие систематические группы, могут находиться в состоянии процветания (биологический прогресс) или вымирания (биологический регресс). Биологический прогресс может быть достигнут путем ароморфозов, идиоадаптаций или общей дегенерации.

Согласно современным эволюционным взглядам, биогеоценоз представляет собой среду, в которой происходят эволюционные процессы. В стабильных биогеоценозах темпы исторических изменений невысоки, в отличие от тех, в которых условия обитания

организмов постоянно изменяются. Миграции особей между популяциями одного вида изменяют их генофонд, связывая разные биогеоценозы в единую целостную систему. Факторы эволюции – все факторы, вызывающие адаптивные изменения организмов, популяций и видов.

Темпы эволюции – это время, за которое образуются определенные систематические группы организмов. Данные биогеографии, геологии и палеонтологии позволяют установить закономерности исторических изменений биогеоценозов, причины вымирания или быстрой адаптивной радиации определенных систематических групп организмов, места их появления. Данные экологических исследований и эволюционного учения нашли свое отражение в гипотезах прерванного равновесия и адаптивного компромисса.

Видовое разнообразие организмов обусловлено существованием различных уровней организации живой материи и приспособлениями организмов к различным условиям.

Одна из центральных проблем биологии – происхождение жизни на Земле. Существуют две основные группы гипотез, объясняющих происхождение жизни, – абиогенные и биогенные.

Прокариотные экосистемы образовались в архейскую эру на морских мелководьях около 3,8 млрд лет тому назад, а биогеоценозы, основу которых составляли цианобактерии – около 3,5 млрд лет тому назад. Они обладали мало разветвленными цепями питания и незначительным видовым разнообразием.

В первой половине протерозойской эры появились первые одноклеточные жгутиковые эукариоты, давшие затем начало растениям (водорослям), животным (простейшим) и грибам. В конце эры (вендский период) появляются и многоклеточные организмы.

В кембрийский и силурийский периоды палеозойской эры появляется большинство типов животных, для многих из которых характерно наличие наружного (членистоногие, иглокожие) или внутреннего (хордовые) скелета. Жизнь освоила, наряду с солеными, еще и пресные водоемы. В середине палеозойской эры в увлажненных местностях образуются наземные биогеоценозы, основу которых составляли высшие споровые растения. Сушу освоили различные беспозвоночные, появились первые наземные позвоночные – земноводные; в морях – хрящевые, а в пресных водоемах – костные рыбы. В конце палеозойской эры жизнь освоила всю сушу и биосфера достигла современных

границ: появились голосеменные растения и пресмыкающиеся животные; вымерли некоторые высшие споровые растения и земноводные, полностью – древние классы рыб, трилобиты и многие другие.

На протяжении мезозойской эры на суше господствовали голосеменные, пресмыкающиеся и насекомые, а в морях – хрящевые и костные рыбы, головоногие моллюски. В это время появляются покрытосеменные, млекопитающие и птицы.

За время кайнозойской эры суша постепенно приобрела современные очертания, установились климатические зоны. Эта эра характеризуется бурной адаптивной радиацией цветковых растений, насекомых, птиц и млекопитающих. Приблизительно 1–2 млн лет тому назад появляется современный человек. Его хозяйственная деятельность в настоящее время – ведущий фактор эволюции современных организмов.

ИТОГОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Задание 1 Охарактеризовать основные положения эволюционной гипотезы Ч. Дарвина, заполнив таблицу:

Фактор эволюции	Определение	Роль в эволюционном процессе
Наследственная изменчивость Борьба за существование Естественный отбор		

Задание 2 Охарактеризовать основные современные эволюционные гипотезы и сравнить их с эволюционной гипотезой Ч. Дарвина, заполнив таблицу:

Гипотеза	Основные положения	Положения, общие с гипотезой Ч. Дарвина	Положения, отличные от гипотезы Ч. Дарвина
Прерванного равновесия Неокатастрофизма Адаптивного компромисса			

I уровень

(выбрать из предложенных ответов правильный)

1. Система взглядов о неизменности живой природы со времен ее возникновения называется: а) эволюционное учение, б) гипотеза панспермии, в) креационизм, г) гипотеза адаптивного компромисса, д) гипотеза прерванного равновесия.
2. Эволюционные преобразования, связанные с повышением уровня организации, – это: а) ароморфоз, б) идиоадаптация, в) общая дегенерация, г) дрейф генов.
3. Элементарной единицей эволюции считают: а) породу животных, б) сорт растений, в) популяцию, г) вид, д) род.
4. При разъединении популяций определенными пространственными преградами наблюдается форма изоляции: а) экологическая, б) географическая, в) сезонная, г) этологическая, д) генетическая.
5. Способность к наследованию признаков хорошо защищенных организмов плохо защищенными называют: а) дивергенцией, б) конвергенцией, в) дрейфом генов, г) атавизмом, д) мимикрией.
6. Соответствие общего плана строения органов различных видов, обусловленное их общим происхождением, – это: а) аналогии, б) гомологии, в) рудименты, г) атавизмы.
7. Гипотезы происхождения жизни, основанные на том, что живая материя возникла из неживой, называют: а) биогенезом, б) абиогенезом, в) панспермией, г) креационизмом.
8. Эукариоты появились в эру: а) архейскую, б) протерозойскую, в) палеозойскую.
9. Предками многоклеточных животных считают: а) цианобактерий, б) сапротрофных бактерий, в) инфузорий, г) колониальных жгутиконосцев.
10. Первые наземные биогеоценозы сформировались в периоде: а) вендском, б) кембрийском, в) ордовикском, г) силурийском, д) девонском.
11. Первые млекопитающие появились в периоде: а) каменноугольном, б) пермском, в) триасовом, г) юрском, д) меловом.
12. Человек разумный появился в периоде: а) юрском, б) меловом, в) палеогеновом, г) неогеновом, д) антропогеновом.

II и III уровни

(выбрать из предложенных ответов один или несколько правильных)

1. Ж.-Б. Ламарк факторами эволюции считал: а) естественный отбор, б) борьбу за существование, в) изменчивость организмов под влиянием факторов окружающей среды, г) дрейф генов, д) внутреннее стремление организмов к прогрессу.
2. Ч. Дарвин факторами эволюции считал: а) изоляцию, б) наследственную изменчивость, в) популяционные волны, г) дрейф генов, д) борьбу за существование, е) естественный отбор.
3. Примерами идиоадаптаций являются: а) появление цветка, б) образование ластов у ластоногих, в) видоизменение листьев в колючки у кактусов, г) исчезновение кишечника у ленточных червей, д) появление челюстей у позвоночных животных.

4. Изменения генофонда популяций возможны в результате: а) дрейфа генов, б) популяционных волн, в) изоляции, г) борьбы за существование, д) конвергенции.
5. Экологическая изоляция бывает: а) сезонной, б) генетической, в) географической, г) этологической, д) трофической.
6. Примерами гомологичных органов являются: а) передние конечности летучей мыши и кита, б) колючки боярышника и кактуса, в) усы земляники и усики гороха, г) корнеплод моркови и корнеклубни георгина.
7. Примерами аналогичных органов являются: а) жабры рака и карпа, б) крылья летучей мыши и голубя, в) крылья летучей мыши и майского жука, г) передние конечности крота и медведки.
8. Примерами атавизмов являются: а) появление хвоста у человека, б) остатки тазового пояса у кита, в) полосатая окраска поросят домашней свиньи, г) аппендикс у человека.
9. Основные события каменноугольного периода: а) появление кистеперых рыб, б) формирование первых наземных биогеоценозов, в) появление хвойных, г) появление первых насекомых, д) появление первых пресмыкающихся.
10. Основные события мелового периода: а) расцвет голосеменных, б) появление покрытосеменных, в) расцвет фораминифер, г) появление плацентарных млекопитающих.
11. На протяжении юрского периода появились: а) диатомовые водоросли, б) красные водоросли, в) ихтиозавры, г) кистеперые рыбы, д) бесхвостые земноводные.
12. На протяжении девонского периода появились: а) папоротникообразные, б) насекомые, в) хрящевые рыбы, г) земноводные, д) пресмыкающиеся.

IV уровень

1. Что общего и отличного в эволюционных взглядах Ж.-Б. Ламарка и Ч. Дарвина?
2. В каких условиях действуют те или иные формы естественного отбора? Каковы последствия их действия?
3. Чем современные эволюционные взгляды (гипотезы прерванного равновесия и адаптивного компромисса) отличаются от основных положений синтетической гипотезы эволюции?
4. Почему приспособления организмов к среде обитания носят относительный характер?
5. Какие из критериев вида играют главную роль при установлении видовой принадлежности? Почему?
6. В чем заключается относительность каждого из основных критериев вида (морфологического, физиологического, биохимического, экологического, географического)?
7. Что общего и отличного в географическом и экологическом способах видообразования?
8. Почему ароморфозы или общая дегенерация в процессе исторического развития определенной систематической группы встречаются значительно реже, чем идиоадаптации?
9. Какие условия способствовали выходу организмов на сушу?
10. В какие периоды исторического развития биосферы появились и исчезли риниофиты, трилобиты, щитковые, рако-скорпионы, динозавры?
11. Чем, с точки зрения современных эволюционных взглядов, можно объяснить вымирание видов в процессе эволюции до появления на нашей планете человека?

Адаптивная радиация – процесс возникновения от общего предка нескольких новых систематических групп организмов, связанный с приспособлениями к различным условиям среды обитания.

Аналогии – внешнее сходство в строении органов различных видов организмов, имеющих различное происхождение, но выполняющих одинаковые функции.

Ароморфоз – один из путей достижения биологического прогресса, сопровождающийся значительным усложнением организации организмов.

Атавизмы – проявление у отдельных особей определенного вида признаков предков.

Биологический прогресс – путь исторического развития определенной систематической группы, сопровождающийся ростом численности, расширением ареала и процессами видообразования.

Биологический регресс – путь исторического развития определенной систематической группы, сопровождающийся уменьшением численности, сужением ареала и вымиранием некоторых подгрупп.

Борьба за существование – один из факторов эволюции по Ч. Дарвину; вся совокупность взаимоотношений между особями и различными факторами среды их обитания.

Видообразование – процесс образования новых видов.

Гомологии – соответствие общего плана строения органов различных видов, обусловленное их общим происхождением.

Дивергенция – явление расхождения признаков у потомков как результат приспособления к условиям обитания.

Естественный отбор – следствие борьбы за существование; проявляется в преимущественном выживании и размножении особей, наиболее приспособленных к условиям среды обитания.

Идиоадаптация – один из путей достижения биологического прогресса, сопровождающийся определенными изменениями в строении организмов, не изменяющими общий уровень их организации.

Изоляция – один из эволюционных факторов, затрудняющий или делающий невозможным скрещивание между особями одного вида.

Креационизм – система взглядов, признающая неизменность живой природы.

Макроэволюция – совокупность эволюционных процессов, приводящих к образованию надвидовых систематических категорий.

Микроэволюция – совокупность эволюционных процессов, происходящих в популяциях одного вида.

Мимикрия – способность организмов одного вида наследовать строение, окраску или поведение организмов другого.

Монофилия – происхождение нескольких систематических групп от общего предка.

Общая дегенерация – один из путей достижения биологического прогресса, сопровождающийся упрощением строения организмов.

Рудименты – органы, утратившие в процессе исторического развития свои функции и находящиеся в недоразвитом состоянии по сравнению с соответствующими органами предков.

Сопряженная эволюция – совместная эволюция организмов различных видов, не обменивающихся генетической информацией, но взаимодействующих биологически.

Филогенез – историческое развитие отдельных систематических групп или всей совокупности живых организмов нашей планеты.

Ценофилы – виды, популяции которых входят в состав стабильных биогеоценозов.

Ценофобы – виды, принимающие участие в ранних сукцессиях, отличающиеся высокой экологической пластичностью и не входящие в состав зрелых биогеоценозов.

Эволюция – процесс необратимых изменений в строении и жизненных функциях организмов при их историческом развитии.

Элиминация – гибель особи на определенном этапе онтогенеза до момента наступления способности к размножению.

ОБОБЩЕНИЕ

На протяжении двух лет вы ознакомились со строением, уровнями организации, особенностями функционирования и основными этапами исторического развития живой материи нашей планеты. А сейчас подведем некоторые итоги.

Вопросы «что такое жизнь?» и «как она возникла?» издавна волновали ученых-биологов, философов и широкие слои населения. Это и понятно: ведь мы и сами – живые существа. Несмотря на бурное развитие биологических наук, генной и клеточной инженерии, электронной микроскопии и сложной вычислительной техники, сущность жизни все еще остается загадкой для человечества. Современная наука неспособна искусственно создать самый простой живой организм, неизвестны точные причины старения и смерти, неясно, как все-таки возникла жизнь. Поэтому до сих пор определение жизни носит описательный характер и состоит из перечисления ее форм и свойств, основные из которых такие:

1. Живые организмы состоят из тех же химических элементов, что и неживые тела. В отличие от неживой природы, процентное соотношение химических элементов во всех живых существах практически одинаково. Четыре **органогенных элемента** (C, O, H, N) составляют до 98% их биомассы; около 1,9% приходится на 8 **макроэлементов** (P, S, Cl, K, Na, Ca, Mg, Fe), а 0,1% – на долю более чем 30 **микроэлементов**.

2. Живые существа состоят преимущественно из высокомолекулярных органических соединений, основные из них биополимеры (белки, нуклеиновые кислоты), углеводы и липиды, и **неорганических веществ**, исключительное значение среди которых имеет вода, составляющая 60–99% биомассы.

3. Необходимым условием существования живых систем является обмен веществами и энергией с окружающей средой. Две его стороны – ассимиляция и диссимиляция, взаимно уравновешиваясь, обеспечивают гомеостаз, являющийся основой их способности к саморегуляции.

4. Живая материя характеризуется различными взаимосвязанными уровнями организации. Основные из них – молекулярный, клеточный,

организменный, популяционно-видовой, биогеоцено-
тический и биосферный. Интеграция взаимодействий
отдельных составляющих каждого уровня уменьша-
ется от низшего к высшему.

5. Живой материи присуща дискретность.
Это значит, что на любом уровне ее организации обя-
зательно существуют отдельные единицы — молеку-
лы, клетки, организмы, популяции, биогеоценозы.

**6. Живые существа способны к размножению,
росту и индивидуальному развитию.** Беспрерыв-
ность жизни обеспечивается жизненными циклами.
Все новые клетки и организмы образуются исключи-
тельно из материнских клеток.

**7. Наследственная информация организмов
(генотип) закодирована в нуклеиновых кислотах
(ДНК и вирусной РНК) в виде определенной по-
следовательности нуклеотидов.** При делении
клеток она или полностью передается от материнской
клетки дочерним (митоз), или — только частично (мейоз).

**8. Генотип реализуется в фенотипе во время
синтеза белков и может изменяться в резуль-
тате мутаций и комбинаций.** Фенотип форми-
руется за счет взаимодействия генотипа с факторами
окружающей среды.

**9. Процессы жизнедеятельности клеток осу-
ществляются в органеллах, а у многоклеточ-
ных организмов — еще в тканях и органах.** Основным
свойством всех живых существ является раздра-
жимость. Функции большинства многоклеточных
животных регулируются нервной, эндокринной и им-
мунной системами, поддерживающими их гомеостаз.

**10. В процессе эволюции возникают адапта-
ции организмов и надорганизменных систем к
изменениям окружающей среды в последова-
тельных рядах их поколений.** Способность
организмов и надорганизменных систем приспособля-
ться к изменениям, происходящим в среде обита-
ния, является показателем их *экологической
пластичности*. Элементарными единицами эволю-
ции являются популяции, а ее средой — отдельные био-
геоценозы. Темпы эволюции зависят от скорости
изменения условий окружающей среды.

**11. Биологический прогресс любого вида зави-
сит от его способности поддерживать плот-
ность отдельных его популяций на уровне,
оптимальном для данной среды обитания.** Этим
обеспечивается гомеостаз популяций. Вымирание или
выживание вида во время биогеоценологических кризи-

сов зависит от его способности быстро приспосабливаться к изменениям среды обитания (*эволюционная пластичность*).

12. Биопродуктивность и биоразнообразие биосферы в периоды между биогеоценологическими кризисами являются относительно стабильными величинами. Они определяются максимально возможной продуктивностью автотрофов и полным усвоением продуктов их ассимиляции в цепях питания гетеротрофами.

13. Живые системы всех уровней организации могут нормально функционировать лишь в условиях поддержания их гомеостаза. Нарушение гомеостаза хотя бы на одном из этих уровней приводит к нарушениям функционирования остальных.

14. Наименее интегрированы и, следовательно, уязвимы для внешних воздействий – популяционно-видовой, биогеоценологический и биосферный уровни живой материи. Резкое снижение биоразнообразия приводит к дестабилизации биогеоценозов, разрушению цепей питания и в конечном итоге вызывает биогеоценологические кризисы. Наиболее пагубно на стабильность надорганизменных уровней организации живого влияют факторы с беспредельно возрастающей интенсивностью, в первую очередь **антропогенный**.

Все разделы биологии в той или иной степени исследуют различные стороны взаимодействия живой материи на различных уровнях ее организации с окружающей средой, то есть содержат элементы **экологии**. Именно эта наука изучает надорганизменные уровни организации жизни в их взаимодействии с неживой природой. Экология имеет исключительное значение в охране природы как ее **биологическая основа**.

Одна из важных задач биологии – это изучение разнообразия живых существ, населяющих планету. Чтобы открыть новый для науки вид, необходимо быть высококвалифицированным специалистом в области систематики, собирать и изучать те или иные организмы, уметь работать с коллекциями. Для такого рода открытий не обязательно ехать в экзотические страны: только с 1965 по 2000 г. на территории Украины описано более 1000 новых для науки видов животных и несколько сотен видов растений, грибов и прокариот.

На прощание авторы этой книги желают вам успехов в том сложном и прекрасном мире, который нас окружает.

СОДЕРЖАНИЕ

КАК РАБОТАТЬ С УЧЕБНИКОМ	3
--------------------------------	---

РАЗДЕЛ 1

РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

§1. Типы размножения организмов	5
§2. Половое размножение организмов	11
§3. Гаметогенез и оплодотворение	14
§4. Этапы индивидуального развития организмов	18
§5. Формирование тканей и органов зародыша	21
§6. Послезародышевое развитие животных. Рост и регенерация организмов	25
§7. Понятие о жизненном цикле организмов	29

РАЗДЕЛ 2

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРГАНИЗМОВ

§8. Генетика. Методы генетических исследований	41
§9. Закономерности наследственности, установленные Г. Менделем	45
§10. Статистический характер законов наследственности и их цитологические основы	50
§11. Отклонения при расщеплении от типичных количественных соотношений, установленных Г. Менделем	56
§12. Явление сцепленного наследования. Хромосомная теория наследственности	59
§13. Генетика пола. Наследование сцепленное с полом	64
§14. Генотип как целостная система. Цитоплазматическая наследственность	67
§15. Взаимодействие генотипа и условий окружающей среды. Модификационная изменчивость	73
§16. Мутационная изменчивость	78
§17. Причины мутаций. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости	82
§18. Задачи современной селекции. Искусственный отбор и его формы	86
§19. Системы скрещиваний организмов и их генетические последствия	92
§20. Центры разнообразия и происхождения культурных растений. Районы одомашнивания животных	96
§21. Особенности селекции растений, животных и микроорганизмов	102
§22. Биотехнология. Генетическая и клеточная инженерия	105

РАЗДЕЛ 3

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

§23. Предмет и задачи экологии	118
§24. Закономерности действия экологических факторов на живые организмы	120
§25. Основные среды обитания организмов. Наземно-воздушная среда	125
§26. Водная среда обитания	128
§27. Почва	132
§28. Живые организмы как особая среда обитания	134

§29. Адаптивные биологические ритмы организмов	138
§30. Экологическая характеристика вида и его популяционная структура	141
§31. Популяционные волны	144
§32. Биоценоз и его структура	147
§33. Биогеоценоз и экосистема	151
§34. Преобразование энергии в биогеоценозах	154
§35. Изменения в биогеоценозах. Агроценозы	159
§36. Биосфера и ее границы	163
§37. Круговорот веществ в биосфере	168
§38. Роль живых организмов в преобразовании оболочек Земли	173
§39. Деятельность человека и современное состояние биосферы	176
§40. Применение экологических знаний в практической деятельности человека	182
§41. Охрана видового разнообразия организмов	185

РАЗДЕЛ 4

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА. ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

§42. Понятие об эволюции. Гипотеза эволюции Ж.-Б. Ламарка	196
§43. Основные положения эволюционной гипотезы Ч. Дарвина	200
§44. Развитие дарвинизма во второй половине XIX – в начале XX столетия	202
§45. Синтетическая гипотеза эволюции	207
§46. Популяция как элементарная единица эволюции	209
§47. Микроэволюция. Формы естественного отбора. Вид и его критерии	213
§48. Видообразование	216
§49. Макроэволюция. Биологический прогресс и регресс	218
§50. Биогеоценоз как среда эволюции	220
§51. Современные представления о факторах эволюции	224
§52. Темпы эволюции	226
§53. Биogeография и эволюция. Современный синтез экологии и эволюционного учения	229
§54. Система органического мира как отражение его исторического развития	235
§55. Гипотезы происхождения жизни на Земле	236
§56. Первичные прокариотные экосистемы и особенности их функционирования	240
§57. Появление эукариот и многоклеточных организмов	241
§58. Развитие жизни в начале палеозойской эры	242
§59. Освоение живыми организмами суши в середине палеозойской эры	244
§60. Становление современных границ биосферы	246
§61. Основные эволюционные события мезозойской эры	248
§62. Развитие жизни в кайнозойскую эру. Человек и его деятельность как фактор эволюции	255

ОБОБЩЕНИЕ	267
-----------------	-----

Навчальне видання

КУЧЕРЕНКО Микола Євдокимович
ВЕРВЕС Юрій Григорович
БАЛАН Павло Георгійович
ВОЙЦЬКИЙ Володимир Михайлович

ЗАГАЛЬНА БІОЛОГІЯ

*Підручник для 11 класу середніх
загальноосвітніх навчальних закладів*

Переклад з української *

Завідуюча редакцією біології – *Л. М'ялківська*
Редактор – *Л. Тінякова*
Макет і художнє оформлення – *П. Машков*
Комп'ютерна підготовка ілюстрацій *О. Ільїних*
Коректори – *І. Барвінок, О. Тищенко*
Комп'ютерна верстка *К. Шалигіної*

Здано на виробництво і підписано до друку 5.11.2001 р.
Формат 70×100/16.
Папір офсетний. Друк офсетний.
Гарнітура Century-Schoolbook.
Ум. друк. арк. 22,1. Ум. фарбовідб. 89,05.
Обл.-вид.арк. 17,11.

Наклад 200000 прим. (3-й з-д: 100001—150000 прим.)
Вид. № 221.
Зам. 83-2.

Видавництво «Генеза»,
04212, м.Київ-212, вул. Тимошенка, 2-л.

Свідоцтво №25 серія ДК від 31.03.2000 р.

Віддруковано з готових діапозитивів
на ВАТ „Львівська книжкова фабрика „Атлас“,
79005, м. Львів, вул. Зелена, 20.

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

11

