

ББК 28.0я7
УДК 57(075)
Л36

Левитин М. Г., Левитина Т. П.

Л36 Общая биология. Пособие для поступающих в вузы. — СПб.: Питер, 2005. — 414 с.: ил.

ISBN 5-469-00428-7

В пособии рассматриваются все вопросы, входящие в государственную программу по общей биологии. Особенностью данного издания является то, что в нем не только разбирается теоретический материал с учетом новейших достижений в таких областях, как молекулярная биология, генетика и др., но и приводятся варианты типовых экзаменационных задач с подробными объяснениями решений, а также тестовые задания. Пособие предназначено для абитуриентов, готовящихся к вступительным экзаменам в высшие учебные заведения, для слушателей подготовительных отделений вузов. Оно также может быть использовано учащимися старших классов при подготовке к урокам, семинарам, олимпиадам, зачетам, а также в качестве справочного пособия для учителей.

**ББК 28.0я7
УДК 57(075)**

Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.

ISBN 5-469-00428-7

© ЗАО Издательский дом «Питер», 2005

Оглавление

Предисловие	13
Введение	15
Вопросы и задания для самопроверки	18
ЧАСТЬ I. ХИМИЯ И БИОЛОГИЯ КЛЕТКИ	19
ГЛАВА 1. КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ	19
Вопросы и задания для самопроверки	21
ГЛАВА 2. ХИМИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ ЖИВОЙ МАТЕРИИ	22
Элементный состав живой материи	22
Вопросы и задания для самопроверки	23
Роль воды в живых организмах	23
Вопросы и задания для самопроверки	24
Основные органические вещества клетки	25
Углеводы	25
Вопросы и задания для самопроверки	28
Липиды	29
Вопросы и задания для самопроверки	31
Аминокислоты и белки	31
Вопросы и задания для самопроверки	36
Нуклеиновые кислоты	37
Состав, организация молекул и функция ДНК.	
Понятие о генетическом коде	38
Состав, организация и функции молекул РНК	40
Роль нуклеотидов в энергетическом обмене	41
Вопросы и задания для самопроверки	42
ГЛАВА 3. СТРОЕНИЕ КЛЕТОК ЭУКАРИОТ	43
Организация поверхностного аппарата и цитоскелета	44
Плазматическая мембрана. Транспорт веществ через мембрану	44
Вопросы и задания для самопроверки	47
Субмембранная часть поверхностного аппарата и цитоскелет. Строение органоидов движения	48
Надмембранные структуры поверхностного аппарата	49
Постоянные межклеточные контакты	51
Вопросы и задания для самопроверки	52

Цитоплазма и органоиды	52
Немембранные органоиды	53
Строение и функции рибосом	53
Строение и функции клеточного центра	54
Вопросы и задания для самопроверки	55
Мембранные органоиды	55
Строение и функции митохондрий	55
Структура и функции пластид	57
Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум)	59
Аппарат Гольджи	60
Лизосомы	61
Пероксисомы	62
Вопросы и задания для самопроверки	62
Ядерный аппарат	63
Особенности организации клеток растений	67
Вопросы и задания для самопроверки	68
ГЛАВА 4. СТРОЕНИЕ КЛЕТОК ПРОКАРИОТ	69
Вопросы и задания для самопроверки	71
ГЛАВА 5. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ	72
Процессы энергетического обмена	73
Фотосинтез	73
Хемосинтез	76
Вопросы и задания для самопроверки	77
Дыхание	77
Гликолиз	78
Кислородный этап дыхания	78
Брожение	81
Вопросы и задания для самопроверки	82
ГЛАВА 6. РЕАЛИЗАЦИЯ В КЛЕТКЕ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ	84
Структура гена про- и эукариот	84
Организация генома прокариотических организмов	84
Структура генов эукариотических организмов	85
Вопросы и задания для самопроверки	86
Репликация ДНК	87
Транскрипция	89
Трансляция	89
Вопросы и задания для самопроверки	91
Вирусы	93
Вопросы и задания для самопроверки	97

ЧАСТЬ II. РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ	98
ГЛАВА 7. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ. МИТОЗ. АМИТОЗ	98
Клеточный, или митотический, цикл	98
Митоз (непрямое деление клетки)	100
Амитоз (прямое деление)	102
Вопросы и задания для самопроверки	103
ГЛАВА 8. МЕЙОЗ	104
Вопросы и задания для самопроверки	108
ГЛАВА 9. БЕСПОЛОЕ И ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ	109
Бесполое размножение	110
Бесполое размножение одноклеточных организмов	110
Бесполое размножение многоклеточных организмов	110
Половое размножение	111
Половой процесс у одноклеточных организмов	112
Половое размножение у многоклеточных организмов	113
Вопросы и задания для самопроверки	113
ГЛАВА 10. РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГАМЕТ У МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ	115
Гаметогенез у многоклеточных животных	115
Сперматогенез и строение мужских гамет	115
Оогенез и строение женских гамет	117
Вопросы и задания для самопроверки	120
Гаметогенез и двойное оплодотворение у покрытосеменных растений	121
Микроспорогенез	121
Мегаспорогенез	122
Двойное оплодотворение	122
Вопросы и задания для самопроверки	125
ГЛАВА 11. ОСЕМЕНЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ	126
Вопросы и задания для самопроверки	128
ГЛАВА 12. ПАРТЕНОГЕНЕЗ	129
Вопросы и задания для самопроверки	130
ГЛАВА 13. БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ	131
Вопросы и задания для самопроверки	131

ГЛАВА 14. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ	132
Эмбриональный период	132
Стадия зиготы	132
Дробление	132
Стадия бластулы	134
Гастрুলация	134
Образование экто- и энтодермы	135
Образование мезодермы	136
Гисто- и органогенез	136
Вопросы и задания для самопроверки	138
Взаимное влияние частей развивающегося зародыша	139
Взаимодействие частей развивающегося организма. Эмбриональная индукция	139
Целостность организма	140
Вопросы и задания для самопроверки	141
Постэмбриональное развитие. Старение и смерть	142
Постэмбриональное развитие	142
Старение и смерть организмов	142
Вопросы и задания для самопроверки	143
ЧАСТЬ III. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ	144
ГЛАВА 15. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ГЕНЕТИКИ. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ГИБРИДОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА	144
Вопросы и задания для самопроверки	145
ГЛАВА 16. ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ	146
Моногибридное скрещивание. Правило чистоты гамет	146
Первый и второй законы Менделя. Правило чистоты гамет	146
Анализирующее и возвратное скрещивания	150
Доминирование и другие взаимодействия аллельных генов (аллелей)	150
Вопросы и задания для самопроверки	151
Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя	152
Вопросы и задания для самопроверки	154
ГЛАВА 17. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ	155
Комплементарность	155
Эпистаз	156

Полимерия	157
Вопросы и задания для самопроверки	158
ГЛАВА 18. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ	
НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	160
Вопросы и задания для самопроверки	161
ГЛАВА 19. НАРУШЕНИЕ ЗАКОНА НЕЗАВИСИМОГО	
НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ. СЦЕПЛЕНИЕ	
И КРОССИНГОВЕР	162
Вопросы и задания для самопроверки	163
ГЛАВА 20. ХРОМОСОМНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА.	
НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ	
С ПОЛОМ	164
Вопросы и задания для самопроверки	167
ГЛАВА 21. РОЛЬ ГЕНОТИПА И УСЛОВИЙ ВНЕШНЕЙ	
СРЕДЫ В ФОРМИРОВАНИИ ФЕНОТИПА.	
МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ	168
Вопросы и задания для самопроверки	171
ГЛАВА 22. НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ	173
Мутационная теория. Закон гомологических рядов	
в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова	173
Классификация мутаций	174
Спонтанные и индуцированные мутации	175
Генные, хромосомные и геномные мутации	175
Генные мутации	175
Хромосомные мутации	176
Геномные мутации	177
Вопросы и задания для самопроверки	178
ГЛАВА 23. ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА	179
Методы генетики человека	179
Генеалогический метод (составление родословных)	179
Близнецовый метод	180
Цитогенетический метод	180
Популяционный метод	180
Методы дерматоглифики, моделирования	
и биохимические методы	181
Медицинская генетика	182
Болезни обмена веществ и молекулярные болезни	183
Хромосомные болезни	183

Проблемы генетической безопасности	184
Вопросы и задания для самопроверки	185
ГЛАВА 24. СЕЛЕКЦИЯ	186
Искусственный отбор	186
Вопросы и задания для самопроверки	188
Типы скрещиваний в селекции. Гетерозис	189
Использование мутационного процесса в селекции	192
Генная инженерия	193
Вопросы и задания для самопроверки	194
ЧАСТЬ IV. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ	195
ГЛАВА 25. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ И СОВРЕМЕННОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ	196
Вопросы и задания для самопроверки	200
ГЛАВА 26. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ	201
Норма реакции и модификационная изменчивость	201
Генотипическая (наследственная) изменчивость как материал эволюции	201
Частоты генов, генотипов и фенотипов	203
Вопросы и задания для самопроверки	205
ГЛАВА 27. ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА. ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ КАК ЭКОЛОГО- ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ	206
Популяционный ареал	207
Численность особей в популяции	207
Динамика численности популяции	207
Возрастной состав популяции	208
Половой состав популяции	209
Генетическая гетерогенность популяции	209
Генетическое единство популяции	210
Экологическое единство популяции	210
Вопросы и задания для самопроверки	210
ГЛАВА 28. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ	212
Мутационный процесс	212
Популяционные волны как элементарный эволюционный фактор	213
Изоляция как элементарный эволюционный фактор	214
Вопросы и задания для самопроверки	215

ГЛАВА 29. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР — ДВИЖУЩАЯ И НАПРАВЛЯЮЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ	216
Предпосылки естественного отбора. Борьба за существование	216
Основные формы естественного отбора	217
Стабилизирующий	217
Движущий	218
Дизруптивный	218
Другие формы естественного отбора	219
Вопросы и задания для самопроверки	220
ГЛАВА 30. ВИД — ОСНОВНОЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА	221
Критерии вида	221
Образование вида — результат микроэволюции	222
Вопросы и задания для самопроверки	224
ЧАСТЬ V. ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ	226
ГЛАВА 31. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА	226
Палеонтологические доказательства	226
Биогеографические доказательства	227
Морфологические и анатомические доказательства	229
Эмбриологические доказательства	231
Другие доказательства эволюции	232
Вопросы и задания для самопроверки	233
ГЛАВА 32. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА	235
Вопросы и задания для самопроверки	239
ЧАСТЬ VI. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ	240
Вопросы и задания для самопроверки	246
ЧАСТЬ VII. РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ.	247
ГЛАВА 33. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ	247
Вопросы и задания для самопроверки	253
ГЛАВА 34. ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ	255
Вопросы и задания для самопроверки	259
ГЛАВА 35. ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ	260
Вопросы и задания для самопроверки	261

ЧАСТЬ VIII. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА, ИЛИ АНТРОПОГЕНЕЗ	262
ГЛАВА 36. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА ОТ ЖИВОТНЫХ	262
Морфологические и анатомические доказательства	262
Вопросы и задания для самопроверки	263
Сходство человека с приматами	264
Вопросы и задания для самопроверки	264
Отличия человека от обезьян	265
Вопросы и задания для самопроверки	266
Палеонтологические данные о возможных предках человекообразных обезьян и человека	266
Вопросы и задания для самопроверки	269
ГЛАВА 37. ОТ ЧЕЛОВЕКА УМЕЛОГО К ЧЕЛОВЕКУ РАЗУМНОМУ	270
Древнейшие люди — архантропы	270
Вопросы и задания для самопроверки	271
Палеоантропы (неандертальцы)	272
Вопросы и задания для самопроверки	274
Неоантропы	275
Вопросы и задания для самопроверки	276
ГЛАВА 38. ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ АНТРОПОГЕНЕЗА	277
Вопросы и задания для самопроверки	278
ГЛАВА 39. ЧЕЛОВЕЧЕСКИЕ РАСЫ. ПРОИСХОЖДЕНИЕ РАС	279
Вопросы и задания для самопроверки	281
ГЛАВА 40. КРИТИКА СОЦИАЛ-ДАРВИНИЗМА	282
Вопросы и задания для самопроверки	283
ЧАСТЬ IX. ЭКОЛОГИЯ.	284
ГЛАВА 41. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ. ВЗАИМОСВЯЗЬ ЭКОЛОГИИ С ДРУГИМИ ЕСТЕСТВЕННЫМИ НАУКАМИ	284
Вопросы и задания для самопроверки	286
ГЛАВА 42. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ	287
Действие на организм экологических факторов	287
Вопросы и задания для самопроверки	289
Абиотические факторы	290
Температура	290
Вопросы и задания для самопроверки	293

Влажность	294
Вопросы и задания для самопроверки	296
Свет	296
Вопросы и задания для самопроверки	299
Биотические факторы	299
Конкуренция	300
Различные виды сожительства	301
Хищничество	304
Вопросы и задания для самопроверки	305
Деятельность человека как экологический фактор	306
Вопросы и задания для самопроверки	306
Комплексное действие факторов на организм.	
Ограничивающий фактор	307
Вопросы и задания для самопроверки	308
ГЛАВА 43. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА	310
Популяционный ареал	311
Численность популяции	311
Динамика популяции	311
Плодовитость, смертность и миграция в популяциях	312
Возрастной и половой состав популяции	313
Вопросы и задания для самопроверки	314
ГЛАВА 44. ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ	315
Вопросы и задания для самопроверки	317
ГЛАВА 45. ДИНАМИКА БИОЦЕНОЗОВ	318
Суточная и годовая динамика в биоценозах	318
Экологическая сукцессия	319
Стабильность биоценозов	320
Вопросы и задания для самопроверки	322
ЧАСТЬ X. ОСНОВЫ УЧЕНИЯ О БИОСФЕРЕ	324
ГЛАВА 46. ПОНЯТИЕ О БИОСФЕРЕ	324
Вопросы и задания для самопроверки	326
ГЛАВА 47. ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО, ЕГО ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ФУНКЦИИ	327
Вопросы и задания для самопроверки	329
ГЛАВА 48. КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ В БИОСФЕРЕ	330
Вопросы и задания для самопроверки	331

ГЛАВА 49. ВЛИЯНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА НА СТАБИЛЬНОСТЬ БИОСФЕРЫ	332
Тепловой баланс и климатические изменения	332
Кислотные дожди	333
Озоновая дыра	334
Вопросы и задания для самопроверки	334
ГЛАВА 50. В. И. ВЕРНАДСКИЙ О ВОЗНИКНОВЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ	335
Вопросы и задания для самопроверки	336
ГЛАВА 51. НООСФЕРА	337
Вопросы и задания для самопроверки	338
ЧАСТЬ XI. ПРИМЕРЫ ЗАДАЧ ПО МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ И ГЕНЕТИКЕ	339
Задачи на определение нуклеотидного состава нуклеиновых кислот и аминокислотного состава белков	339
Задачи по генетике	340
Моногибридное скрещивание	342
Дигибридное скрещивание	347
Взаимодействие неаллельных генов	351
Определение пола и сцепленное с полом наследование	360
Кроссинговер и расстояние между генами	363
ПРИМЕРЫ ТЕСТОВЫХ ЗАДАНИЙ ПО КУРСУ «ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ»	367
Раздел I. Выберите один вариант ответа	368
Раздел II. Выберите все правильные ответы в каждом задании	376
Раздел III. Согласны ли вы со следующими утверждениями (выберите «Да» или «Нет»)	385
Раздел IV. Допишите фразу, вставив необходимые термины или символы	403
Раздел V. Заполните таблицу или пустые ячейки на схеме	409
Раздел VI. Работа с рисунками и схемами	413

ПРЕДИСЛОВИЕ

В основу настоящего пособия положены лекции, которые в течение десяти лет читались учащимся классов с углубленным изучением биологии, а также учителям школ Санкт-Петербурга.

В пособии рассматриваются все вопросы, входящие в государственную программу по общей биологии: химия и биология клетки, размножение и развитие организмов, генетика и селекция, проблемы микро- и макроэволюции, антропогенез, происхождение и развитие жизни на Земле, экология, биосфера и место человека в ней.

Особенностью данного пособия является то, что в нем не только разбирается теоретический материал с учетом новейших достижений в таких областях биологической науки, как молекулярная биология, генетика и др., но и приводятся варианты типовых экзаменационных задач с подробными объяснениями решений, а также 475 тестовых заданий.

В зависимости от ориентации вуза на экзамене по биологии предъявляются разные требования к знаниям абитуриентов, иногда выходящие за пределы государственной программы. Учитывая это, авторы сочли возможным некоторые темы (например, «Химия и биология клетки», «Размножение и индивидуальное развитие организмов», «Генетика», некоторые вопросы «Эволюции», «Экология», «Решение генетических задач») изложить более глубоко и полно, чем это принято в различных учебниках и учебных пособиях.

Логика изложения материала по разным вопросам соответствует плану ответа на эти вопросы на экзаменах. В конце каждого раздела приводятся вопросы и задания для закрепления и проверки усвоения темы.

Пособие предназначено для абитуриентов, готовящихся к экзаменам в высшие учебные заведения, для

слушателей подготовительных отделений вузов. Оно может быть использовано учащимися старших классов школ при подготовке к урокам, семинарам, олимпиадам, зачетам, а также в качестве справочного пособия для учителей.

Кроме того, пособие позволяет студентам технических вузов, готовящих специалистов в области прибор- и аппаратостроения для медицины, биологии и экологии, глубже ознакомиться с современным состоянием биологической науки.

ВВЕДЕНИЕ

Термин «биология» (греч. *bios* — жизнь, *logos* — наука) впервые был предложен в 1802 г. французским естествоиспытателем Ж. Б. Ламарком и немецким натурфилософом Г. Р. Тревиранусом независимо друг от друга. Современная биология представляет собой комплекс наук о живой природе, изучающих все проявления жизни: строение и функции живых существ и их природных сообществ, происхождение и развитие, распространение, связи организмов друг с другом и с неживой природой.

Задачами биологии являются изучение общих закономерностей развития живой природы, раскрытие сущности жизни, систематизация живых существ.

В настоящее время биология характеризуется высочайшей специализацией составляющих ее дисциплин и одновременно тесным их взаимодействием. Каждая из биологических дисциплин изучает жизнь на определенном уровне ее организации, поэтому можно дать характеристику каждому из этих уровней.

Молекулярный

Любая живая система, как бы сложно она ни была организована, состоит из биологических макромолекул: белков, нуклеиновых кислот, липидов, углеводов, а также других важных органических веществ. Уже на этом уровне начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др.

Клеточный

Клетка является структурной и функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов, обитающих на Земле. Свободноживущих неклеточных форм жизни не существует. На клеточном уровне сопрягаются превращение веществ и энергии и передача информации.

Тканевой

Ткань представляет собой совокупность сходных по строению и происхождению клеток, выполняющих общую функцию.

Органный

Орган — часть многоклеточной особи, имеющая определенное строение, состоящая из закономерно сложенного комплекса тканей и выполняющая конкретную функцию или тесно взаимосвязанную группу функций. Например, кожа человека как орган состоит из эпителия и соединительной ткани, которые вместе выполняют целый ряд функций (защитную, терморегуляторную и др.).

Организменный

Элементарной единицей организменного уровня служит *особь*, которая представляет собой целостную систему органов, находящихся во взаимосвязи и функционирующих как единое целое.

Популяционный

Совокупность организмов одного и того же вида, объединенных общим местом обитания, создает *популяцию* как систему надорганизменного порядка. В этой системе осуществляются элементарные эволюционные преобразования.

Биогеоценотический

Биогеоценоз — совокупность организмов разных видов и различной сложности организации со всеми факторами среды их обитания.

Биосферный

Биосфера — самая крупная экосистема Земли, охватывающая все явления жизни на нашей планете. На этом уровне происходят круговорот веществ и превращение энергий, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов.

Всем уровням организации живой природы присущи черты, отличающие ее от неживой материи. Рассмотрим общие свойства, характерные для всего живого, и определим, каким образом можно отличить живую материю от неживой.

Клеточное строение. Все живое состоит из клеток. Вне клетки нет жизни.

Единство химического состава. В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение элементов в живом и неживом неодинаково. В живых организмах 98% химического состава приходится на четыре элемента: углерод, кислород, азот и водород. Элементный состав живой природы, кроме этих элементов, представлен в основном серой, фосфором, кремнием, магнием, натрием, кальцием, калием, железом и др.

Обмен веществ и энергии. Живые организмы используют внешние источники энергии в виде пищи, света и др. В то же время они выделяют в окружающую среду продукты своей жизнедеятельности. Основу обмена веществ составляют взаимосвязанные и сбалансированные процессы синтеза веществ в организме (ассимиляция, анаболизм) и процессы распада (диссимиляция, катаболизм), в результате которых сложные вещества распадаются на более простые и выделяется энергия, необходимая для реакции биосинтеза. Обмен веществ обеспечивает гомеостаз (постоянство состава, состояния) организма в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды.

Самовоспроизведение (репродукция, размножение). Существование любого организма ограничено во времени. Преемственность жизни связана с самовоспроизведением, благодаря которому вид не исчезает и продолжает существовать. В основе самовоспроизведения лежат реакции матричного синтеза, т. е. образование новых молекул и структур, которое обусловлено информацией, заложенной в ДНК.

Наследственность — свойство организмов передавать свои признаки и особенности развития из поколения в поколение.

Изменчивость — свойство всех живых организмов изменять свои признаки либо в ряду поколений, либо в одном поколении в зависимости от условий среды.

Рост и развитие. Живые существа растут за счет питательных веществ, которые поступают извне. Рост сопровождается развитием, которое обусловлено генетической программой, заложенной в ДНК.

Раздражимость — способность живого реагировать на внешние или внутренние воздействия — раздражители. Она

проявляется на всех уровнях развития жизни. Свойство раздражимости лежит в основе приспособления организмов к изменяющимся условиям среды.

Дискретность (лат. *discretus* — прерывистый, разделенный) — всеобщее свойство материи. Любая биологическая система (организм, вид, биогеоценоз) состоит из отдельных, но тем не менее взаимодействующих между собой частей.

Гомеостаз (греч. *homoios* — подобный, *stasis* — состояние) — способность живых организмов, обитающих в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, поддерживать постоянство химического состава и интенсивность течения физиологических процессов.

Смерть — прекращение жизнедеятельности организма, гибель его как обособленной целостной системы. Смерть биологически оправдана, так как отмирание одних дает возможность существования другим.

Как можно заметить, отдельные признаки живого свойственны и неживым системам (например, рост кристалла, обмен веществ в принципе работы двигателей внутреннего сгорания и т. д.). Но, в отличие от неживого, к живым системам на любом уровне организации (начиная с клеточного) можно применить всю совокупность перечисленных признаков, которые и служат показателем того, жив организм или мертв.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Назовите уровни организации живой материи.
2. Какие свойства характерны для всего живого?
3. Можно ли на основании нескольких любых признаков определить, является ли система живой?

Часть I

ХИМИЯ И БИОЛОГИЯ КЛЕТКИ

ГЛАВА 1. КЛЕТочНАЯ ТЕОРИЯ

Клеточная теория как одно из крупнейших обобщений биологии была сформулирована в 1839 году немецким ученым Теодором Шванном. Однако ее созданию предшествовали исследования многих ученых.

Еще в 1669 году английский естествоиспытатель Р. Гук в сочинении «Микрография» описал клеточное строение растений и ввел термин «клетка». Современники Гука итальянский биолог и врач М. Мальпиги и английский ботаник Н. Грю заложили основы науки о тканях. Именно Грю обозначил совокупность клеток словом «ткань». Нидерландский натуралист А. Левенгук впервые наблюдал клеточное строение животных, одноклеточные водоросли, красные кровяные тельца, сперматозоиды. В 30-е годы XIX века английский ботаник Р. Броун в растительных клетках обнаружил ядра. Затем было показано их наличие в клетках всех организмов.

Непосредственно появлению клеточной теории предшествовала работа немецкого ботаника М. Шлейдена «Материалы к филогенезу». Исходя из понятия о клетке как основной структурной единице растений, Шлейден ставил вопрос об образовании новых клеток, но решил его неверно, предполагая развитие клеток из бесструктурного вещества, путем конденсации которого формируются ядра будущих клеток. Т. Шванн изучал ткани животных. Он высказал идею об общности строения животных и растений и универсальности их клеточной организации. В своей книге «Микроскопические исследования», вышедшей в 1839 году, Т. Шванн сформули-

ровал клеточную теорию. Суть ее можно выразить в двух основных положениях:

1. Клетка является элементарной структурной единицей растений и животных.
2. Клетки растений и животных гомологичны друг другу по своему развитию, но бывают аналогичны по выполняемой функции.

Положения эти принимаются и в настоящее время. Однако клеточная теория Т. Шванна имела слабые стороны. Во-первых, по Шванну, жизнь клеток определялась не содержанием (протопластом), а, главным образом, оболочкой; во-вторых, клеткам в тканях и организмах придавалась полная автономия, поэтому свойства организмов сводились к арифметической сумме свойств отдельных клеток; в-третьих, Шванн предполагал, что клетки возникают из неклеточного вещества. Деление клеток было обнаружено значительно позднее. Одним из первых его увидел московский ботаник И. Д. Чистяков (1843–1877). Однако честь этого открытия принадлежит немецкому гистологу В. Флемингу (1843–1905). Он впервые показал последовательность прохождения всех стадий деления и ввел термины «амитоз», «митоз», «кариокinesis». Более точно клеточную теорию сформулировал немецкий патолог Р. Вирхов (1858). Ему принадлежит постулат: «Каждая клетка возникает от клетки». Клеточная теория не сразу получила всеобщее признание. Но она явилась мощным стимулом развития цитологии. Русские ботаники Э. Ф. Руссов (1841–1897) и И. Н. Горожанкин (1848–1904) описали цитоплазматические соединения между клетками (плазмодесмы), т. е. доказали взаимосвязь клеток в тканях и органах и, следовательно, материальную основу целостности организма. Русский естествоиспытатель, основатель эмбриологии К. Бэр (1792–1876) показал, что любой многоклеточный организм развивается из одной клетки (зиготы, или оплодотворенной яйцеклетки). Точные экспериментальные работы Л. Пастера опровергли представления о самозарождении клетки из неживой материи. Позднее была показана общность химического состава клеток всех организмов.

В настоящее время *основные положения клеточной теории* формулируются следующим образом:

1. Клетка является универсальной структурной единицей живой материи.
2. Каждая клетка ведет свое происхождение только от другой клетки.
3. Клетки всех организмов имеют сходное строение и состав.
4. Клетки многоклеточных организмов связаны между собой, образуя целостную систему.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какие исследования предшествовали созданию Т. Шванном клеточной теории?
2. В чем состояли недостатки клеточной теории Т. Шванна?
3. Назовите исследователей, чьи работы позволили сформулировать клеточную теорию в ее современном виде.

ГЛАВА 2. ХИМИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

Элементный состав живой материи

В земной коре встречается около 100 химических элементов. Однако для нормального жизненного цикла организма необходима лишь определенная группа основных элементов. В первую очередь к ним относятся углерод, кислород, водород и азот. Их называют *органогенами*, так как они составляют основную массу органических веществ клетки (95–99% по массе). К главным элементам органических молекул относятся также фосфор и сера. Иногда эти шесть элементов относят к макроэлементам.

Функционирование живой материи требует участия и других элементов, как металлов, так и неметаллов. Из них основными являются натрий, магний, калий, кальций и хлор (в клетках животных), входящие в состав клетки в виде ионов. Их количество в клетке колеблется от десятых до сотых долей процента (*макроэлементы*). Ионы калия и натрия участвуют в поддержании определенной ионной силы и создании буферной среды, регулируют осмотическое давление в клетке. Концентрация ионов магния важна для поддержания целостности и функционирования рибосом, т. е. для синтеза белков. Кроме того, магний входит в состав хлорофилла и поддерживает нормальную работу митохондрий. Ионы кальция принимают участие в регуляции ряда клеточных процессов, в том числе мышечного сокращения и других двигательных функций, а также в свертывании крови. Нерастворимые соли кальция участвуют в формировании костей, карбонат кальция — в образовании раковин моллюсков. Хлор в виде анионов участвует в создании солевой среды животных организмов (для растений хлор является микроэлементом) и, кроме того, иногда входит в состав органических соединений.

Элементы, которые присутствуют в тканях в концентрациях 0,001% и ниже от массы сухих тканей, называются *микроэлементами*. К ним относятся марганец, железо, кобальт, медь, цинк, а также (для некоторых организмов) ванадий,

бор, алюминий, кремний, молибден и йод. Несмотря на низкое содержание микроэлементов, роль их чрезвычайно велика. Так, например, йод входит в состав гормонов щитовидной железы (тиронина и тироксина). Кремний распространен в некоторых типах организмов, в том числе у некоторых групп растений (диатомовые водоросли, хвощи), губок и моллюсков. У последних он составляет основу зубцов. В хрящах и связках позвоночных животных его содержание может достигать нескольких сотых долей процента.

Железо входит в состав комплексов, выполняющих ряд жизненно важных функций. К ним относятся, например, гемоглобина, некоторые ферменты и переносчики электронов (цитохром C).

В состав многих ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные процессы, входит медь. Она участвует и в переносе кислорода в тканях моллюсков.

Значительное число ферментов с разнообразным механизмом действия содержат ионы цинка, марганца, кобальта и молибдена. Кобальт входит также в состав витамина B₁₂.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какие элементы называют органогенами и почему?
2. Перечислите важнейшие макроэлементы и назовите их функции.
3. Какие элементы называют микроэлементами? В чем состоит их значение для жизнедеятельности организмов?

Роль воды в живых организмах

Из неорганических веществ, входящих в состав клетки, важнейшим является вода. Количество ее составляет от 60% до 95% общей массы организма. Жизнь на планете зародилась в воде и без нее существовать не может. Ключевая роль воды находит объяснение в ее физических и химических свойствах. Молекулы воды малы, полярны (являются диполями) и способны соединяться друг с другом водородными связями.

Можно рассмотреть следующие важнейшие функции воды как компонента биологических систем:

1. Вода — растворитель для полярных веществ. Большая часть химических реакций в клетке протекает в водных растворах.
2. Неполарные вещества, а также неполярные участки молекул *гидрофобны*, т. е. отталкиваются водой и в ее присутствии притягиваются друг к другу. Такие взаимодействия играют важную роль в обеспечении стабильности мембран, а также многих белковых молекул, нуклеиновых кислот и ряда субклеточных структур.
3. Вода служит средой для транспорта различных веществ.
4. Вода обладает большой теплоемкостью за счет водородных связей. Это сводит к минимуму происходящие в ней температурные изменения. Благодаря этому биохимические процессы протекают в меньшем интервале температур и с более постоянной скоростью.
5. Вода обладает большой теплотой испарения, т. е. испарение сопровождается охлаждением. Это явление используется, например, у животных при потоотделении и у растений при транспирации, т. е. вода участвует в терморегуляции организма.
6. Вода играет важную роль в осмотическом поступлении веществ в клетку и организм и в поддержании тургора.
7. Биологическое значение воды определяется и тем, что она участвует во многих реакциях метаболизма (все реакции гидролиза, выделение кислорода в процессе фотосинтеза).
8. В клетках и тканях различают две формы воды: свободную и связанную. Свободная обладает достаточной подвижностью и участвует в основном в транспорте веществ в организме. Связанная может формировать гидратные оболочки ионов и молекул, образовывать коллоидные растворы белков, капиллярно связываться со стенками сосудов.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какими свойствами молекул воды объясняется ее важнейшая роль в жизни организмов?

2. Перечислите важнейшие функции воды в живых системах.
3. В чем состоит принципиальное отличие свободной и связанной воды?

Основные органические вещества клетки

Углеводы

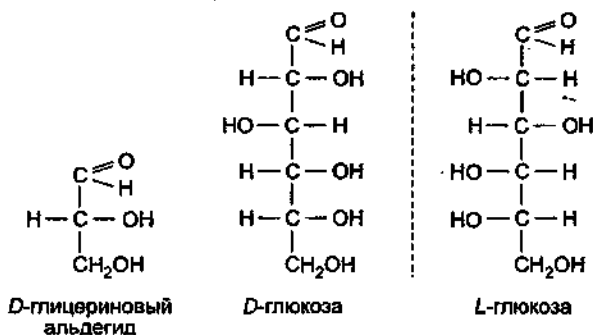
К углеводам относят соединения, общая формула которых записывается как $C_x(H_2O)_y$, где x и y могут иметь разные значения. Все углеводы являются либо альдегидами, либо кетонами, а в их молекулах всегда имеется несколько гидроксильных групп, т. е. они одновременно являются и многоатомными спиртами. Углеводы подразделяют на три главных класса: моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

Моносахариды — соединения, в основе которых лежит неразветвленная углеродная цепочка, при одном из атомов углерода которой находится карбонильная группа ($>C=O$), а при всех остальных — по одной гидроксигруппе ($-OH$). В зависимости от числа атомов углерода выделяют триозы ($x = 3$), тетразы ($x = 4$), пентозы ($x = 5$), гексозы ($x = 6$) и т. д.

В зависимости от того, входит в состав моносахарида альдегидная или кетогруппа, их разделяют на альдозы и кетозы.

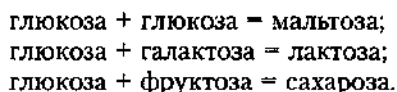
Простейший моносахарид — глицериновый альдегид — представлен двумя оптическими изомерами: *L* и *D*. Такие изомеры какого-либо вещества одинаковы по физическим и химическим свойствам, однако их пространственные отличия существенны в биологическом отношении, поскольку ферменты, узнающие субстраты по форме молекул, способны различать оптические (зеркальные) изомеры. В природе, как правило, встречаются *D*-сахара. Моносахариды могут существовать в линейной и циклических формах. В последнем случае каждый изомер встречается также в двух изоформах: α и β . У альдоз, начиная с $x = 4$, и кетоз, начиная с $x = 5$, существует несколько стереоизомеров, каждый из которых может существовать в *L*- и *D*-конфигурациях. При этом под *D*-кон-

фигурацией понимают ту, у которой расположение заместителей при предпоследнем атоме углерода совпадает с их расположением у *D*-глицеринового альдегида:



Все моносахариды в живых организмах встречаются в виде различных производных, прежде всего в виде фосфатов, а пентозы — в составе нуклеотидов. Гексозы входят в качестве мономерных звеньев в олиго- и полисахариды. Среди пентоз наиболее важны *D*-рибоза и продукт ее восстановления *D*-дезоксирибоза, а среди гексоз — производные *D*-глюкозы и двух ее изомеров: *D*-галактозы (альдозы) и *D*-фруктозы (кетозы). В состав ряда полисахаридов входят также производные глюкозы и галактозы, у которых при втором углеродном атоме гидроксигруппа заменена на аминогруппу — соответственно *D*-глюкозамин и *D*-галактозамин.

Олигосахариды получают в результате реакции конденсации моносахаридов и содержат от двух до нескольких десятков остатков исходных соединений. Наиболее важны дисахариды. В их молекулах два остатка моносахаридов связаны гликозидной связью, обычно образующейся между первым и четвертым атомами углерода соседних моносахаридов. Среди дисахаридов наиболее распространены мальтоза, лактоза и сахароза:



Мальтоза образуется из крахмала в процессе его переваривания под действием ферментов амилаз. Лактоза (молоч-

ный сахар) содержится только в молоке. Сахароза, или тростниковый сахар, наиболее распространена в растениях, где транспортируется по флоэме, а иногда откладывается в качестве запасного питательного вещества.

В клетках эукариот многие белки связаны с олигосахаридными фрагментами (гликопротеины). Часть из них входит в состав гликокаликса.

Полисахариды являются биологическими полимерами, получающимися в результате реакций поликонденсации из моносахаридов (мономеров), в первую очередь *D*-глюкозы.

К важнейшим полисахаридам относятся целлюлоза, крахмал, гликоген, хитин.

Самый распространенный полисахарид — целлюлоза. По имеющимся данным, растения планеты производят ее в количестве 10^{11} тонн в год. Это линейный полимер, построенный из остатков β -*D*-глюкозы. В состав одной молекулы входит до 10 000 остатков глюкозы. Линейные молекулы связаны огромным числом водородных связей, образуя пучки — микрофибриллы. Целлюлоза является важнейшим структурным компонентом клеточных стенок растений, а также служит пищей для некоторых бактерий, грибов и животных (у жвачных животных в кишечнике обитают в качестве симбионтов бактерии, переваривающие целлюлозу).

Крахмал является полимером α -*D*-глюкозы. Его молекулы состоят из двух компонентов: амилозы (22–26%) и амилопектина. Линейные цепи амилозы состоят из нескольких тысяч остатков глюкозы и закручены в спираль, внутренний диаметр которой соответствует диаметру молекулы йода. Именно амилоза ответственна за качественную реакцию на крахмал — синее окрашивание при добавлении раствора йода. Амилопектин существует в виде разветвленных цепей и содержит приблизительно вдвое больше остатков глюкозы, чем амилоза. Крахмал является запасным питательным веществом растений. У животных и многих грибов резервным полисахаридом является гликоген. Он, как и крахмал, построен из остатков α -*D*-глюкозы и сходен по строению с амилопектином, но цепи его ветвятся еще сильнее.

Хитин, образующий наружный скелет членистоногих и входящий в состав клеточных стенок многих грибов, является

полимерным производным β -D-ацетилглюкозамина. С ним сходен по составу муреин, входящий в клеточные стенки многих бактерий.

Значительное количество полисахаридов, имеющих в своем составе остатки серной кислоты (мукополисахариды), входит в состав соединительной ткани. К мукополисахаридам относится и гепарин, препятствующий самопроизвольному свертыванию крови.

Таким образом, можно говорить о чрезвычайно важной роли углеводов в клетке и организме в целом. Они выполняют следующие функции:

1. Структурную (клеточные стенки растений, бактерий, грибов; наружный скелет членистоногих).
2. В составе гликокаликса животных клеток определяют антигенные свойства клеток, их способность «узнавать» друг друга.
3. Являются важным компонентом соединительной ткани позвоночных животных.
4. Выполняют защитную функцию (у животных — гепарин как ингибитор свертывания крови, у растений — камеди и слизи, образующиеся в ответ на повреждения тканей).
5. Полисахариды являются запасными питательными веществами всех организмов, играя роль важнейших поставщиков энергии при окислении в процессах брожения, гликолиза, дыхания (энергетическая ценность глюкозы составляет 17,6 кДж/моль).
6. Рибоза и дезоксирибоза являются компонентами нуклеотидов, образующих нуклеиновые кислоты.
7. В различных процессах метаболизма углеводы могут превращаться в аминокислоты (далее в белки) и жиры.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какие основные классы органических соединений входят в состав клетки?
2. Какие соединения относятся к углеводам?
3. Как различают D- и L-изомеры углеводов? Какие из них чаще встречаются в природе?

4. Назовите наиболее важные моносахариды.
5. Назовите наиболее важные олигосахариды.
6. Назовите наиболее важные полисахариды. Опишите их состав, строение и функции.
7. Перечислите функции углеводов.

Липиды

Липиды — это ряд структурно и функционально различных соединений, отличающихся своей гидрофобностью или, по крайней мере, наличием в составе их молекул больших гидрофобных фрагментов. Большая часть липидов представляет собой сложные эфиры трехатомного спирта глицерина и жирных кислот, т. е. жиры. В их состав могут входить ненасыщенные и насыщенные жирные кислоты. К ненасыщенным относятся, например, олеиновая ($C_{17}H_{33}COOH$), линолевая ($C_{17}H_{31}COOH$) и линоленовая ($C_{17}H_{29}COOH$). К насыщенным — миристиновая ($C_{13}H_{27}COOH$), пальмитиновая ($C_{15}H_{31}COOH$) и стеариновая ($C_{17}H_{35}COOH$). Триглицериды ненасыщенных жирных кислот при обычных температурах жидкие и называются маслами. Они встречаются обычно в растениях (исключение — твердый жир кокосовых орехов), а в организме животных содержатся твердые жиры (исключение — жидкий жир, накапливающийся в печени рыб).

К группе липидов относятся фосфолипиды, являющиеся основным компонентом всех клеточных мембран. Они представляют собой сложные эфиры глицерина, двух жирных кислот и одной молекулы фосфорной кислоты, связанной с аминокислотой серином или спиртом (холином, инозитом или этаноламином). Основная черта всех фосфолипидов — наличие гидрофильной «головки» (остатка фосфорной кислоты) и двух больших гидрофобных «хвостов» (остатков жирных кислот).

Важным компонентом мембран животных клеток является также холестерин. Он относится к классу соединений, называемых стероидами (полициклические соединения). К этому же классу относятся и стероидные гормоны (половые: женские — прогестерон и эстрадиол и мужской — тестостерон, а также кортикостероиды — кортизон, кортикостерон и др.).

У растений встречается ряд соединений, имеющих общее название «терпены». Это производные изопрена. К ним относятся, например, гиббереллины (ростовые вещества растений), каротиноиды (пигменты фотосинтеза), вещества, входящие в состав млечного сока некоторых сложноцветных (натуральный каучук).

Стероиды и терпены гидрофобны и относятся к липидам, хотя и не являются сложными эфирами глицерина. К липидам также относятся воска (сложные эфиры жирных кислот и жирных спиртов). Липиды могут связываться с белками, давая липопротейны, и с углеводами — гликолипиды.

Функции липидов, как и сама группа, очень разнообразны:

1. Жиры (и масла) служат, в первую очередь, источником энергии для клетки и организма в целом (их калорийность приблизительно в два раза выше калорийности углеводов), а также источником воды, получающейся при их окислении (у верблюда, кенгуровой крысы, животных, впадающих в спячку). Кроме того, жиры участвуют в терморегуляции организма, создавая теплоизолирующий слой.
2. Фосфолипиды — универсальные компоненты клеточных мембран.
3. К стероидам относятся важнейшие гормоны, желчные кислоты, участвующие в переваривании жиров, холестерин — компонент мембран животных клеток, витамин D.
4. К терпенам относятся пигменты фотосинтеза (каротиноиды, часть молекулы хлорофилла), ростовые вещества растений (аналоги гормонов животных).
5. Воска выполняют защитную функцию у растений, входят в состав наружного скелета насекомых, покрывают перья и шерсть.
6. Липопротейны входят в состав мембран, а также переносятся с кровью и лимфой (т. е. являются транспортной формой липидов).
7. Гликолипиды являются важнейшими компонентами миелиновой оболочки нервных волокон и мембран хлоропластов.

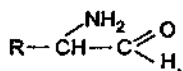
Вопросы и задания для самопроверки

1. По какому признаку соединения объединяются в класс липидов?
2. Можно ли вместо «липиды» говорить «жиры»?
3. В чем разница между жирами и маслами?
4. Что представляют собой фосфолипиды?
5. Назовите основные функции липидов.

Аминокислоты и белки

Аминокислотами называются соединения, имеющие в своем составе карбоксильную группу ($-\text{C} \begin{smallmatrix} \text{O} \\ \parallel \\ \text{OH} \end{smallmatrix}$) и аминогруппу ($-\text{NH}_2$). Всего в природе встречается более 170 аминокислот. Все они (кроме простейшей — аминуксусной кислоты, или глицина) могут существовать в виде двух оптических изомеров: *L* и *D*. В составе белков встречается 20 аминокислот, причем только *L*-изомеры, хотя *D*-изоформы также есть в клетках и могут входить в состав некоторых биологически важных коротких олигопептидов.

Кроме оптической изомерии для аминокислот характерна изомерия положения аминогруппы. В состав белков входят только α -аминокислоты, общая формула которых



где *R* — органический радикал.

Он может быть предельным, ароматическим, гетероциклическим, содержать группы $-\text{SH}$, $-\text{OH}$, $-\text{COOH}$ (см. табл. 1).

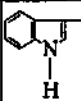
Некоторые аминокислоты, встречающиеся в клетке в свободном или связанном виде (но не в составе белков), играют важную роль в жизнедеятельности организма (например, γ -аминомасляная кислота имеется только в нервной ткани и является ингибитором нейромедиаторов).

Растения и большая часть микроорганизмов способны производить весь набор аминокислот, необходимых для построения белковой молекулы.

Таблица 1

Аминокислоты, входящие в состав белков, и соответствующие им кодоны в и-РНК

Наименование аминокислоты	Структурная формула	Кодоны в и-РНК
Глицин	$\begin{array}{c} \text{CH}_2\text{—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	ГГУ ГЦЦ ГГА ГГГ
Аланин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	ГЦУ ГЦЦ ГЦА ГЦГ
Валин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C—CH—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	ГУУ ГУЦ ГUA ГУГ
Лейцин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C—CH—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \quad \\ \text{CH}_3 \quad \quad \text{NH}_2 \end{array}$	ЦУУ ЦУЦ ЦUA ЦУГ УУА УУГ
Изолейцин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C—CH}_2\text{—CH—CH—COOH} \\ \quad \quad \\ \text{CH}_3 \quad \quad \text{NH}_2 \end{array}$	АУУ АУЦ АUA
Метионин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C—S—CH}_2\text{—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	АUG
Серин	$\begin{array}{c} \text{CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	УЦУ УЦЦ УЦА УЦГ АГУ АГЦ
Треонин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C—CH—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	АЦУ АЦЦ АЦА АЦГ
Цистеин	$\begin{array}{c} \text{HS—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	УГУ УГЦ
Фенилаланин	$\begin{array}{c} \text{C}_6\text{H}_5\text{—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	УУУ УУЦ
Тирозин	$\begin{array}{c} \text{HO—C}_6\text{H}_4\text{—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	УAU УAC

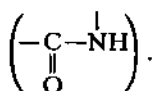
Наименование аминокислоты	Структурная формула	Кодоны в и-РНК
Триптофан	 $\text{CH}_2 - \underset{\text{NH}_2}{\text{CH}} - \text{COOH}$	УГТ
Аспарагиновая кислота	$\text{HOOC} - \text{CH}_2 - \underset{\text{NH}_2}{\text{CH}} - \text{COOH}$	ГАУ ГАЦ
Глутаминовая кислота	$\text{HOOC} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \underset{\text{NH}_2}{\text{CH}} - \text{COOH}$	ГАА ГАГ
Аспарагин	$\text{O}=\underset{\text{NH}_2}{\text{C}} - \text{CH}_2 - \underset{\text{NH}_2}{\text{CH}} - \text{COOH}$	ААУ ААЦ
Глутамин	$\text{O}=\underset{\text{NH}_2}{\text{C}} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \underset{\text{NH}_2}{\text{CH}} - \text{COOH}$	ЦАА ЦАГ
Гистидин	 $\text{CH}_2 - \underset{\text{NH}_2}{\text{CH}} - \text{COOH}$	ЦАУ ЦАЦ
Лизин	$\text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \underset{\text{NH}_2}{\text{CH}} - \text{COOH}$	ААА ААГ
Аргинин	$\text{HN}=\underset{\text{NH}_2}{\text{C}} - \text{NH} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \underset{\text{NH}_2}{\text{CH}} - \text{COOH}$	ЦГУ ЦГЦ ЦГА ЦГТ АГА АГТ
Пролин	 COOH	ЦЦУ ЦЦЦ ЦЦА ЦЦГ
«Знаки препинаия»		УАА УАГ УГА

У животных часть ферментов, требующихся для биосинтеза аминокислот из простых предшественников, отсутствует. Поэтому некоторые аминокислоты животные должны получать с пищей. Такие аминокислоты называются незаменимыми. К их числу относятся 12 из 20 входящих в состав белков (см. табл. 1).

Для человека полностью незаменимыми являются восемь аминокислот (валин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин), а еще четыре (тирозин, цистеин, гистидин и аргинин) заменимы лишь условно. Так, тирозин образуется из фенилаланина и при его недостатке становится незаменимым.

Важнейшим химическим свойством аминокислот является их способность вступать в реакции поликонденсации с образованием полимерных цепей — полипептидов и белков.

Белки являются важнейшими биополимерами, мономерами которых являются двадцать *L*- α -аминокислот. Остатки их связаны в молекуле белка амидной (или пептидной) связью



Различают белки простые и сложные. Простые белки состоят только из полипептидных цепей. В сложных белках полипептидная цепь связана с небелковой частью (простетической группой). Она может быть представлена остатком фосфорной кислоты (у фосфопротеинов, например казеина молока), углеводом (у гликопротеинов, входящих в состав плазмы крови), пигментом (гемом гемоглобина), липидом (у липопротеидных компонентов мембран), металлом (у многих ферментов).

Молярная масса белков зависит от числа аминокислотных остатков в молекуле и варьирует от 5733 (инсулин) до приблизительно 40 млн (вирус табачной мозаики).

Физические свойства белков очень разнообразны. Все они гидрофильны (т. е. смачиваются водой), но часть из них растворяется в воде (например, альбумин — белок куриного яйца), некоторые в слабых растворах кислот (гистоны), а неко-

торые нерастворимы в воде (кератин — белок шерсти, фиброин — белок, образующий шелк и др.).

Каждому из белков свойственна своя пространственная форма, или конформация. Обычно рассматривают четыре уровня организации белковой молекулы:

1. *Первичная структура*, которая определяется числом и последовательностью аминокислот в полипептидной цепи, характерна для всех белков.
2. *Вторичная структура* существует также у всех белков. Цепь аминокислот закручена в спираль, напоминающую растянутую пружину. Ее витки связаны водородными связями, возникающими между группами $>C=O$ и $>NH$ одной молекулы. Вторичная структура наиболее важна для фибриллярных белков, выполняющих в клетке и организме структурные функции (коллаген, фиброин, кератин и др.) и, как правило, нерастворимых в воде.
3. *Третичная структура* возникает в том случае, когда полипептидные цепи сворачиваются в глобулу (клубок), которая, собственно, и представляет третичную структуру. Она характерна для большинства белков и поддерживается водородными связями, дисульфидными мостиками ($-S-S-$), образующимися за счет взаимодействия остатков серосодержащей аминокислоты цистеина одной полипептидной цепи, а также гидрофобными взаимодействиями. Эта структура характерна для всех глобулярных белков, к которым относятся ферменты, антитела, некоторые гормоны (например, инсулин) и другие важнейшие белки.
4. *Четвертичная структура* характерна для многих белков с особо сложным строением. Они состоят из нескольких полипептидных цепей, удерживаемых в молекуле дисульфидными мостиками, водородными связями и гидрофобными взаимодействиями. Такую укладку называют четвертичной структурой. Она имеется, например, у гемоглобина, молекула которого состоит из четырех полипептидных цепей, каждая из которых связана с одной группой гема, удерживающего кислород. Четвертичную структуру имеют и многие ферменты.

Нарушение пространственной структуры белковой молекулы называется *денатурацией*. Она может быть постоянной и временной (необратимой и обратимой), но в любом случае первичная структура остается неизменной. При денатурации молекула белка разворачивается, белок переходит в нерастворимое состояние (коагулирует) и теряет способность выполнять свои функции. Вызвать денатурацию могут различные факторы (денатурирующие агенты), например нагревание, ультрафиолетовая, или ионизирующая, радиация, сильные кислоты и щелочи, концентрированные растворы солей, органические растворители, соли тяжелых металлов. Иногда после снятия воздействия денатурирующего агента при подходящих условиях исходная структура восстанавливается (происходит ренатурация). Это указывает на то, что высшие уровни организации белковой молекулы определяются первичной структурой белка.

Белков в клетке больше, чем каких-либо других органических соединений (до 50% от сухой массы), и функции их чрезвычайно разнообразны. Можно назвать семь основных функций:

1. Структурная (белки оболочки вирусов, соединительной ткани костей, хрящей и сухожилий, гистоны и др.).
2. Каталитическая (ферменты, катализирующие все обменные реакции).
3. Регуляторная (гормоны — инсулин, гликогон; негистоновые белки хроматина, участвующие в регуляции активности генома).
4. Транспортная (гемоглобин, гемоцианин у некоторых моллюсков, миоглобин — переносчики кислорода).
5. Защитная (антитела, фибриноген, тромбин).
6. Двигательная (сократительные белки миозин и актин).
7. Энергетическая (запасные белки — яичный альбумин, казеин — белок молока).

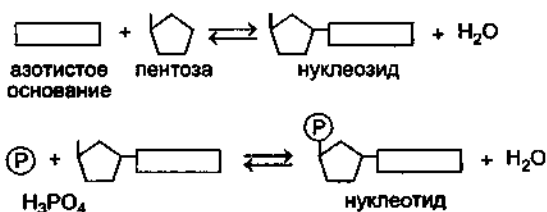
Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое аминокислоты? Какие изомеры аминокислот встречаются в составе белков?

2. Сколько аминокислот входит в состав белков?
3. Что такое незаменимые аминокислоты? Сколько их известно для человека?
4. Как связаны остатки аминокислот в белковой молекуле?
5. Чем отличаются сложные белки от простых?
6. Назовите уровни организации белковой молекулы.
7. В чем отличие фибриллярных белков от глобулярных?
8. Что такое денатурация белков и чем она может быть вызвана?
9. Перечислите основные функции белков.

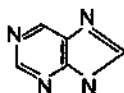
Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты — биополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды. Каждый нуклеотид, в свою очередь, получается в результате последовательных реакций конденсации азотистого основания, пятиуглеродного сахара и фосфорной кислоты:



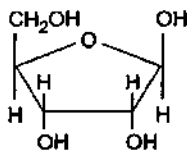
Азотистые основания — производные двух азотсодержащих гетероциклических соединений:

а) пиримидина и б) пурина

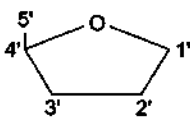
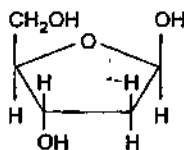


В составе нуклеиновых кислот встречаются три пиримидиновых основания — цитозин, урацил и тимин (5-метилурацил) и два пуриновых — аденин и гуанин. Основания принято обозначать первой буквой названия: Ц, У, Т, А, Г.

Сахара, входящие в состав нуклеотидов, представляют собой пентозы. Их две: рибоза и продукт ее восстановления — дезоксирибоза.

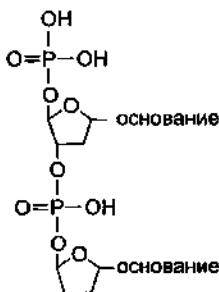


рибоза

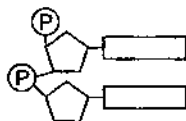
нумерация атомов
углерода в пентозе

дезоксирибоза

При образовании полинуклеотидов из нуклеотидов между остатком фосфорной кислоты одного нуклеотида и остатком сахара другого нуклеотида возникает фосфодиэфирный мостик между 3'- и 5'-углеродными атомами молекул сахара:



динуклеотид

схематическое
изображение

В клетках любых организмов встречаются два вида нуклеиновых кислот, различающихся строением молекул, составом нуклеотидов и функциями: дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и рибонуклеиновые кислоты (РНК).

Состав, организация молекул и функция ДНК.

Понятие о генетическом коде

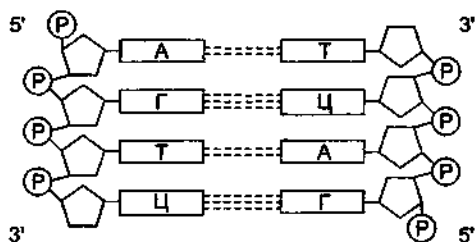
В составе нуклеотидов ДНК встречаются четыре азотистых основания (аденин, тимин, гуанин и цитозин) и сахар дезоксирибоза.

Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, обращенных друг к другу азотистыми основаниями, связанных водородными связями и закрученных в двойную спираль. Для ДНК характерны комплементарность и антипараллельность полинуклеотидных цепей.

Под комплементарностью понимается взаимное соответствие в химическом строении двух макромолекул, обеспечивающее их взаимодействие, т. е. когда последовательность оснований в одной цепи определяет последовательность оснований в другой цепи. Напротив аденина всегда стоит тимин, а напротив гуанина — цитозин (А—Т; Г—Ц). При таком сочетании напротив пуринового основания (два кольца) всегда стоит пиримидиновое (одно кольцо). Это определяет равное расстояние между сахарофосфатными остатками по всей длине молекулы. Кроме того, между А и Т замыкаются две водородные связи, а между Г и Ц — три. При любых других сочетаниях число водородных связей либо меньше, либо они слабее.

Антипараллельность цепей определяется тем, что 3'-конец одной цепи располагается напротив 5'-конца другой цепи.

Схематическое строение молекулы ДНК можно представить следующим образом:



Через каждые 10 пар оснований молекула делает один полный оборот спирали. Последовательность нуклеотидов в одной цепи произвольна, но, согласно правилу спаривания, вторая цепь всегда будет комплементарна и антипараллельна первой.

Основной функцией ДНК является кодирование наследственной информации, т. е. она является генетическим мате-

риалом организма, определяющим в первую очередь состав и структуру белков. Последовательность аминокислот в белках записана в ДНК так называемым генетическим (триплетным) кодом.

Генетическим кодом называется система записи информации о последовательности расположения аминокислот в белках с помощью последовательности расположения нуклеотидов в ДНК. Свойства генетического кода следующие:

1. *Код триплетен*, т. е. каждая аминокислота зашифрована последовательностью из трех нуклеотидов, называемой триплетом или кодоном; всего может существовать 64 кодона.
2. *Код вырожден* — каждая аминокислота шифруется более чем одним кодоном (от двух до шести). Исключение составляют метионин и триптофан — для каждой только один триплет (ТАЦ и АЦЦ в ДНК и, соответственно, АУГ и УГГ в РНК).
3. *Код однозначен* — каждый кодон кодирует только одну аминокислоту.
4. *Между генами имеются триплеты*, обозначающие прекращение синтеза одной полипептидной цепи (в ДНК это АТТ, АТЦ и АЦТ, а в РНК, соответственно, УАА, УАГ и УГА).
5. *Внутри гена* таких триплетов нет.
6. *Код универсален*, т. е. один для всех организмов на Земле.

Состав, организация и функции молекул РНК

Всего в клетках встречается три вида РНК: матричная, или информационная (м-РНК, или и-РНК), рибосомальная (р-РНК) и транспортная (т-РНК). Они объединяются тем, что в их состав, как и в ДНК, входят четыре азотистых основания, но вместо тимина имеется урацил, а вместо сахара дезоксирибозы — рибоза. Кроме того, хотя молекулы РНК и могут иметь сложную вторичную структуру, они практически никогда не образуют двойной спирали подобно ДНК (исключение — РНК некоторых вирусов).

Матричная, или информационная, РНК синтезируется на матрице ДНК, комплементарна ей и несет информацию о по-

следовательности аминокислот в белках (см. генетический код).

Рибосомальная РНК входит в состав рибосом, участвует в пространственной их организации и, таким образом, принимает участие в синтезе белка.

Молекулы транспортной РНК имеют сложную структуру (форма «клеверного листа»). Их функция — транспорт аминокислот к месту синтеза белка на рибосомах. Цепь нуклеотидов транспортных РНК состоит в среднем всего из 80 нуклеотидов (м-РНК — из десятков тысяч). Центральная петля молекулы содержит антикодон, строго соответствующий той аминокислоте, которую переносит данная т-РНК.

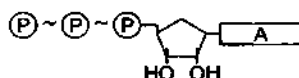


Модель строения молекулы т-РНК

Таким образом, можно сказать, что нуклеиновые кислоты являются одним из важнейших компонентов клетки, непосредственно связанным с хранением и реализацией наследственной информации.

Роль нуклеотидов в энергетическом обмене

Не только нуклеиновые кислоты, но и составляющие их нуклеотиды играют важную роль в жизнедеятельности клетки. Это объясняется тем, что они способны образовывать макроэргические (высокоэнергетические) связи при присоединении дополнительно двух остатков фосфорной кислоты. Запасенная таким образом энергия может впоследствии расходоваться в различных процессах метаболизма. Универсальным накопителем энергии в клетках является аденозинтрифосфат (АТФ):



Гидролиз любой из двух макроэргических связей между остатками фосфорной кислоты приводит к выделению энергии порядка 30 кДж/моль:



Гидролиз идет легко, а чтобы из аденозиндифосфата вновь получить АТФ, надо затратить энергию. В природе имеются два основных источника этой энергии. Во-первых, это солнечная энергия, используемая растениями в процессе фотосинтеза. Во-вторых, это энергия, получаемая в процессах окисления органических веществ в клетке при дыхании.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое нуклеотид? В чем его отличие от нуклеозид?
2. Какие азотистые основания входят в состав нуклеиновых кислот?
3. Как организована молекула ДНК? Что такое комплементарность и антипараллельность полинуклеотидных цепей в молекуле ДНК?
4. Дайте определение и перечислите свойства генетического кода.
5. Перечислите основные отличия молекул РНК и ДНК. Почему их относят к одному классу соединений?
6. Назовите виды РНК и их функции.
7. Как нуклеотиды участвуют в энергетическом обмене?

ГЛАВА 3. СТРОЕНИЕ КЛЕТОК ЭУКАРИОТ

В клетках всех эукариотических организмов можно выделить три взаимосвязанных отдела: поверхностный аппарат, цитоплазму с органоидами и ядерный аппарат, называемый ядром. Расположенный в цитоплазме цитоскелет связан с поверхностным аппаратом клетки (рис. 3.1).

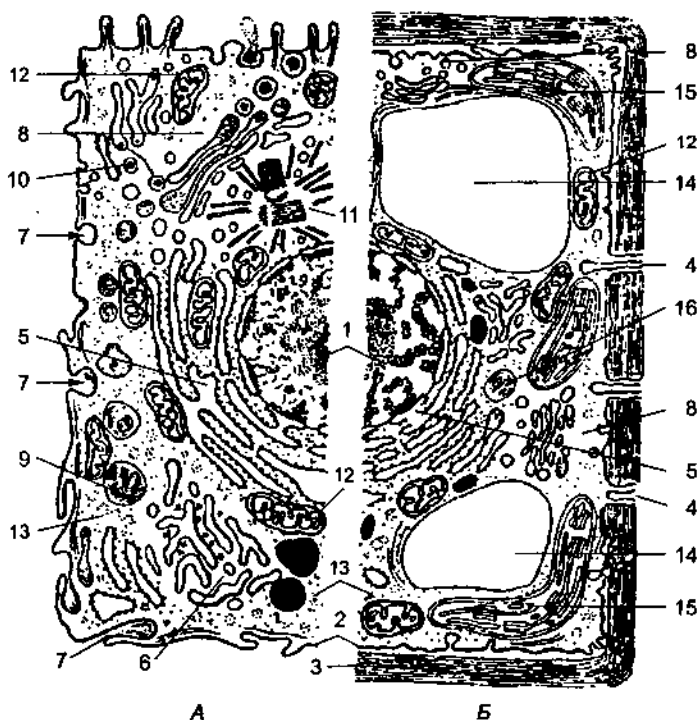


Рис. 3.1. Схема строения эукариотической клетки.

А — клетка животного организма; Б — растительная клетка

1 — ядро, 2 — наружная цитоплазматическая мембрана, 3 — клеточная стенка, 4 — плазмодесма, 5 — шероховатая эндоплазматическая сеть, 6 — гладкая эндоплазматическая сеть, 7 — пиноцитозная вакуоль, 8 — аппарат Гольджи, 9 — лизосома, 10 — жировые включения, 11 — центриоль, 12 — митохондрия, 13 — полирибосомы, 14 — вакуоль, 15 — хлоропласт, 16 — пероксисома

Организация поверхностного аппарата и цитоскелета

В поверхностном аппарате эукариотических клеток различают три подсистемы: плазматическую мембрану, надмембранный комплекс и субмембранную часть опорно-сократительного аппарата цитоплазмы, к которой можно отнести и цитоскелет.

Плазматическая мембрана.

Транспорт веществ через мембрану

Плазматическая мембрана — основная, универсальная для всех клеток подсистема поверхностного аппарата. Ее главные функции — барьерная, транспортная и рецепторная. Химическими компонентами мембраны являются липиды и белки. Для большинства эукариотических клеток их количественное соотношение составляет 1 : 1.

В настоящее время принимается так называемая жидкомозаичная модель строения плазматической мембраны (модель Зингера—Николсона) (рис. 3.2). Согласно этой модели, основу цитоплазматической мембраны составляет двойной слой липидных молекул, обращенных друг к другу гидрофобными участками. Внешняя же и внутренняя поверхности билипидного слоя образованы гидрофильными головками молекул. Они представляют собой остатки фосфорной кислоты, связанные с различными органическими соединениями (α -аминокислотами, высокомолекулярными спиртами или углеводами). Именно билипидный слой отвечает за барьерную функцию мембраны. Кроме основного билипидного слоя, в состав мембран входят белки двух разновидностей: периферические и интегральные. Периферические связаны с полярными головками липидных молекул электростатическими взаимодействиями. Они не образуют сплошного слоя и, собственно, не являются белками мембраны, а только связывают ее с над- или субмембранными системами поверхностного аппарата.

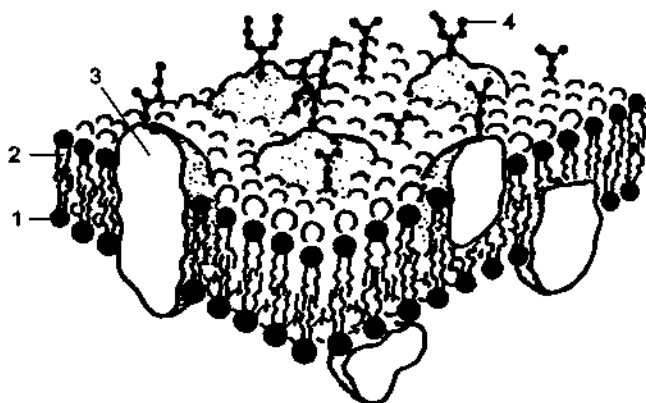


Рис. 3.2. Схема строения клеточных мембран
1 — липиды, 2 — гидрофобная зона бислоя липидов, 3 — интегральные белки мембраны, 4 — полисахариды гликокаликса

Основную роль в организации мембраны играют интегральные глобулярные белки, связанные с липидами гидрофобными взаимодействиями. Как правило, эти белки либо более или менее глубоко погружены в мембрану, либо пронизывают ее насквозь. Особое значение имеют пронизывающие (трансмембранные) белки.

Полупогруженные белки и часть трансмембранных белков выполняют, как правило, рецепторную функцию. К ним относятся, например, антигенраспознающие рецепторы В-лимфоцитов, другие рецепторы иммуноглобулинов. К этому же типу можно отнести интегральные белки, выполняющие специфические ферментативные функции, например сахаразамальтазный комплекс, осуществляющий процессы пристеночного пищеварения в кишечнике.

Большая часть трансмембранных белков обычно осуществляет транспортные функции. Примером может служить один из белков мембраны эритроцитов. Его молекула образует в мембране каналы, обеспечивающие транспорт анионов HCO_3^- . Небольшая часть молекулы выходит из мембраны наружу (входит в состав гликокаликса и определяет группу крови).

Перенос веществ является одной из основных функций мембраны. В зависимости от механизма транспорта можно выделить целый ряд категорий, среди которых три основные: диффузия, облегченная диффузия (пассивный транспорт) и активный транспорт.

Диффузия малых неполярных молекул может происходить по градиенту концентрации (т. е. от большей концентрации к меньшей) через билипидный слой. Для перемещения крупных и полярных молекул по градиенту концентрации необходимы специальные белковые каналы в мембране. Перемещение веществ в клетку и из клетки по градиенту концентрации может происходить также с помощью специальных белков-переносчиков, благодаря конформационным изменениям этих белков. Такой способ транспорта носит название *облегченной диффузии*.

Наконец, наиболее важный для живых систем вид транспорта — *активный мембранный транспорт*. Его принципиальное отличие от пассивного транспорта, или диффузии, состоит в возможности переноса вещества против градиента концентрации. Для этого в мембране должны быть специальные насосы, работающие с использованием энергии (чаще всего АТФ).

Одним из наиболее древних и широко распространенных мембранных насосов является так называемая K, Na -АТФ-аза. Благодаря ее работе из клетки непрерывно удаляются ионы Na^+ и закачиваются в клетку ионы K^+ . Таким образом поддерживается разность концентраций этих ионов в клетке и в наружной среде, что лежит в основе многих биоэлектрических и транспортных процессов.

Своеобразной и относительно хорошо изученной разновидностью мембранного транспорта является транспорт в мембранной упаковке. Он особенно важен для клеток простейших, пищеварительных и секреторных клеток, фагоцитов и др. Различают эндоцитоз и экзоцитоз — в зависимости от того, в каком направлении переносятся вещества (в клетку или из нее).

Эндоцитозом называется процесс поглощения веществ клеткой. При этом различают поглощение частиц диаметром ≥ 1 мкм (*фагоцитоз*) и поглощение частиц диаметром $< 0,3$ мкм

(*пиноцитоз*). При фагоцитозе пузырек образуется путем обволакивания фагоцитируемой частицы короткими отростками клетки. Он не характерен для растений и грибов. Пиноцитоз осуществляется путем впячивания плазменной мембраны в месте контакта с инородным телом. Таким способом поглощают, например, капельки жидких жиров клетки всех эукариотических организмов (рис. 3.3).

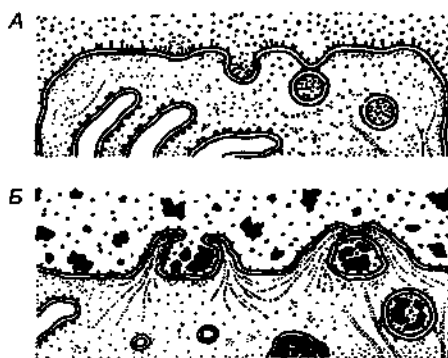


Рис. 3.3. Транспорт веществ в мембранной упаковке
А — пиноцитоз, Б — фагоцитоз

Экзоцитоз — процесс, обратный эндоцитозу. Он обуславливает транспортировку веществ, заключенных в мембранную упаковку, во внешнюю для клетки среду. Обычно так транспортируются различные секреторные гранулы и продукты экскреции (выделения).

Во всех процессах эндо- и экзоцитоза принимает участие субмембранная часть поверхностного аппарата клетки. Исключение составляет так называемый микропиноцитоз. Он не требует затраты энергии и служит в основном для транспортировки веществ с одной поверхности клетки на другую, т. е. для медленного прохождения крупных молекул через клетку.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Назовите основные отделы эукариотической клетки.
2. Как организована плазматическая мембрана?

3. Как осуществляется перенос веществ через мембрану?
4. В чем состоит принципиальное отличие пассивного транспорта от активного?
5. Чем фагоцитоз отличается от пиноцитоза?

Субмембранная часть поверхностного аппарата и цитоскелет. Строение органоидов движения

Субмембранная часть поверхностного аппарата эукариотической клетки играет связующую роль между мембраной, цитоскелетом и основной цитоплазмой. К субмембранным компонентам поверхностного аппарата следует отнести периферическую мембранную часть цитоскелета с белками, обеспечивающими связь с мембраной. Цитоскелет представлен тремя тесно взаимосвязанными, но достаточно различающимися структурами:

- системой микрофиламентов (миофибрилл), основу которой составляют фибриллы белков актина и миозина толщиной 7 нм;
- системой, основным компонентом которой являются микротрубочки, образованные белком тубулином, диаметром 22–24 нм;
- системой промежуточных филаментов диаметром около 10 нм, образованных различными тканеспецифичными белками.

Все микрофибриллярные образования обеспечивают выполнение различных механохимических функций клетки (перемещение, эндо- и экзоцитоз, образование перетяжки при делении клетки и др.). Микротрубочки принимают непосредственное участие в образовании веретена деления при митозе и в передвижении организмов, например солнечника (царство Простейшие, подтип Саркодовые). Таким образом, тубулиновая система клеток эукариот, так же как и система микрофиламентов, выполняет в основном механохимические функции. Но при этом микротрубочки играют роль в организующей части цитоскелета, что особенно важно для обеспечения процессов транспорта. Важную роль системы цитоскелета

играют и в передаче информации от внешней среды на ДНК ядра, т. е. в регуляции дифференциальной активности генома.

Примером субмембранной системы может служить и организация органоидов движения — жгутиков и ресничек. Основным их компонентом являются тубулиновые микротрубочки, организованные в пучок таким образом, что 9 пар периферических окружают 2 центральные (структура 9 + 2). В основании ресничек формируется базальный аппарат. Его универсальная постоянная структура — базальное тельце. Оно представляет собой цилиндр, стенки которого построены из девяти триплетов микротрубочек. Центральный триплет закрепляется на плазматической мембране на противоположном конце реснички. Сходное строение имеют и жгутики (рис. 3.4).

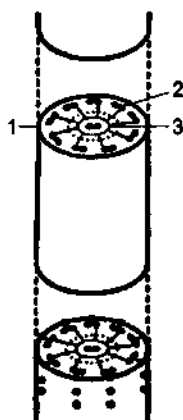


Рис. 3.4. Организация реснички

1 — плазматическая мембрана, 2 — периферические и 3 — центральные дублеты микротрубочек

Надмембранные структуры поверхностного аппарата

Первичное и основное назначение надмембранных структур — осуществление взаимодействия клеток с внешней средой и другими клетками. Однако в процессе эволюции надмембранные структуры стали играть важнейшую роль в реализации различных специфических функций: тургорной, механической, функции «ловушки ионов», структурной организации ферментов и т. д.

Надмембранные структуры подразделяются на две категории: собственно надмембранный комплекс (гликокаликс) и производные гликокаликса (сложные надмембранные структуры).

В состав гликокаликса входят периферические белки мембраны, углеводные компоненты мембранных гликолипидов

и гликопротеинов, а также рабочие части интегральных белков, выступающие над мембраной. Гликокаликс играет важную роль в рецепторной функции поверхностного аппарата клетки.

Углеводный компонент гликокаликса может выполнять разнообразные специфические функции. Так, в поверхностном аппарате эритроцитов один из гликопротеинов создает отрицательный заряд, препятствующий их агглютинации (слипанию). В синаптических мембранах нервных клеток в больших количествах содержатся специфические гликолипиды (ганглиозиды). Предполагается, что их углеводные компоненты участвуют в процессах, обуславливающих явление долговременной памяти. Молекулы углеводов, находясь на поверхности клетки многоклеточного организма, являются как бы «маркерами», придающими клетке «свое лицо».

Белковые компоненты гликокаликса участвуют, главным образом, в осуществлении рецепторной функции (рецепции). Например, в составе гликокаликса В-лимфоцитов это иммуноглобулины. В других клетках это могут быть рецепторы гормонов и др.

Особой категорией надмембранного аппарата эукариотических клеток являются сложные надмембранные структуры. К ним в первую очередь относятся клеточные стенки грибов и растений, а также внеклеточные образования некоторых клеток животных (например, клеток кутикулярного эпителия асцидий).

Состав их чрезвычайно разнообразен. У грибов клеточная стенка образована в основном хитином, а у растений — различными полисахаридами, важнейшим из которых является целлюлоза.

Общий принцип структурно-механической организации клеточной стенки — наличие сложного каркаса из параллельно расположенных волокон, связанных поперечными перемычками. Промежутки между волокнами заполняет аморфный матрикс.

Формирование и деятельность клеточной стенки находятся под постоянным контролем со стороны клеток. Особенно четко это проявляется при действии некоторых гормонов («ростовых веществ») растений, таких как гиббереллин, ки-

нетин, ауксин. В свою очередь внеклеточные структуры могут оказывать влияние на жизнедеятельность клетки, в частности на рецепторную систему.

Постоянные межклеточные контакты

Они возникают и приобретают исключительное значение при формировании тканевых систем у многоклеточных организмов. Все постоянные контакты делятся на три типа: изолирующие, механические и химические.

Изолирующие контакты. Их основное значение заключается в более или менее полной химической изоляции межклеточных пространств от внешней среды. В образовании изолирующих контактов главную роль играет перестройка внутренней организации мембраны.

Механические контакты. При механических контактах основные изменения наблюдаются в надмембранных и субмембранных структурах. В местах таких контактов формируются особые структуры — десмосомы. Они обеспечивают механическую связь между клетками и защиту их мембран от деформации путем равномерного распределения нагрузки на весь клеточный слой.

Химические контакты. Они обеспечивают клеткам возможность обмениваться низкомолекулярными веществами. В животных клетках это происходит за счет изменения структуры самих мембран в месте контакта. В растительных же клетках имеются плазмодесмы, в области которых плазматические мембраны соседних клеток сливаются, и цитоплазма одной клетки непосредственно сообщается с цитоплазмой другой.

Из всего вышесказанного можно сделать вывод, что поверхностный аппарат клетки является целостной, но достаточно дифференцированной системой. По значению и сложности она сопоставима с двумя другими клеточными системами: цитоплазмой и ядром.

В реализации разнообразных клеточных функций поверхностный аппарат клетки выступает как единое целое. Это отчетливо проявляется в таких процессах, как, например,

рецепция, транспорт в мембранной упаковке, образование межклеточных контактов.

Одна из основных функций поверхностного аппарата — его участие в передаче внешних сигналов через цитоплазматические структуры на ядерный аппарат клетки. Важная роль в этих процессах принадлежит цитоскелету (как субмембранной, так и цитоплазматической его части); который таким образом как бы непосредственно участвует в регуляции активности генетического аппарата клетки. При этом специфичность передаваемой информации обеспечивается, по-видимому, различной пространственной организацией цитоскелета.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Как организован цитоскелет?
2. Что такое структура 9 + 2?
3. Перечислите основные функции надмембранных структур поверхностного аппарата клетки.
4. Что представляет собой гликокаликс? Каковы его функции?
5. Чем образована клеточная стенка у грибов и растений?
6. Каков общий принцип структурно-механической организации клеточной стенки?
7. Какие межклеточные контакты вы знаете? Каково значение межклеточных контактов?
8. Каким образом поверхностный аппарат клетки участвует в реализации клеточных функций?

Цитоплазма и органоиды

Цитоплазма представляет собой рабочий аппарат клетки, в котором происходят основные процессы метаболизма и сосредоточены общие и специальные органоиды.

Метаболический аппарат цитоплазмы представляет собой систему, которая состоит из основной цитоплазмы (гялоплазмы), немембранных структур, мембранных структур и их содержимого. В области всех органоидов имеется особая

субсистема гиалоплазмы — *цитозоль*. В цитозолях органоидов осуществляются основные этапы метаболизма, благодаря которым клетка расщепляет одни малые молекулы и синтезирует другие, необходимые для ее функционирования и роста. Здесь же сосредоточены и питательные вещества (жировые капли, гранулы гликогена и крахмала).

Аппарат цитоплазмы находится в тесной связи с поверхностным и ядерным аппаратами клетки, составляя с ними целостную структуру.

Все органоиды цитоплазмы можно разделить на две большие группы: немембранной и мембранной природы. К органоидам немембранной природы относятся рибосомы и клеточный центр. Органоиды мембранной природы, в свою очередь, подразделяются на две группы:

- органоиды энергетического обмена, к которым относятся митохондрии и пластиды;
- органоиды, связанные с метаболизмом, — эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум), аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы и некоторые другие.

Немембранные органоиды

Строение и функции рибосом

Рибосомы — сравнительно недавно открытые органоиды клетки. Они были обнаружены лишь в 50-е годы XX века в цитоплазме клеток животных с помощью электронного микроскопа. Затем их выделили биохимическими методами и показали наличие в них РНК. Тогда же было установлено, что рибосомы имеют непосредственное отношение к процессам синтеза белка в клетке.

В клетках эукариот существует две разновидности рибосом — рибосомы собственно цитоплазмы и рибосомы митохондрий и пластид. Они различаются по константе седиментации (S). Константа седиментации характеризует скорость осаждения частиц в искусственном поле тяжести, которое создается при центрифугировании. По величине S оценивают размеры частиц. Рибосомы цитоплазмы имеют константу

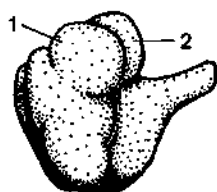


Рис. 3.5. Организация рибосом

1 — малая
и 2 — большая
субчастицы

седиментации 80S, а митохондрий и пластид — 70S (подобно рибосомам прокариот).

Несмотря на различие в константе седиментации, строение всех рибосом одинаково. Они состоят из двух субчастиц (или субъединиц) — большой и малой, имеющих сложную форму, приближенную к округлой (рис. 3.5).

У 80S рибосом цитоплазмы константы седиментации субъединиц соответственно 60S и 40S, а у 70S рибосом пластид и митохондрий — 50S и 30S. Важно отметить, что в клетке существует динамическое равновесие между целыми и диссоциированными (распавшимися) на субъединицы рибосомами ($70S \rightleftharpoons 50S + 30S$). Равновесие можно сместить, изменяя концентрацию ионов Mg^{2+} в растворе. При снижении количества ионов магния рибосомы диссоциируют на субъединицы.

В состав рибосом входят РНК и белки, упакованные в рибонуклеопротеид. В состав цитоплазматических рибосом клеток эукариот входят 4 молекулы РНК, а рибосомы митохондрий и пластид содержат 3 молекулы РНК. Число белковых молекул варьирует от 70 (цитоплазма) до 50 (митохондрии и пластиды). Почти каждый белок уникален, т. е. представлен одной молекулой.

Основная функция рибосом — непосредственное участие в синтезе белков.

Строение и функции клеточного центра

Клеточный центр представляет собой особую область гиалоплазмы. В него входят центриоли и окружающие их специфические структуры. Центриоли не встречаются в клетках растений и некоторых простейших. Клетки же многоклеточных животных имеют две центриоли (материнскую и дочернюю), располагающиеся в интерфазе перпендикулярно друг другу.

Центриоли по своей организации в принципе аналогичны базальным тельцам ресничек и жгутиков. Это цилиндриче-

ские структуры, стенку которых формируют девять триплетов микротрубочек, соединенных различными связками. Основной белок — тубулин.

Центриоли принимают непосредственное участие в формировании веретена деления при митозе и мейозе.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое цитозоль и каковы его функции?
2. Как классифицируют органоиды цитоплазмы?
3. В чем состоит разница между рибосомами цитоплазмы, митохондрий и пластид?
4. Опишите организацию клеточного центра.

Мембранные органоиды

Строение и функции митохондрий

Митохондрии были описаны впервые в 1850 году Келликером, который обнаружил их в мышцах насекомых. Название «митохондрии» появилось в 1898 году. В 50-х годах XX века было показано, что в мембранах митохондрий заключены ферменты дыхательной цепи, цикла Кребса и окислительного фосфорилирования.

Митохондрии встречаются практически во всех клетках эукариот. Исключение составляют некоторые паразитические простейшие (например, трихомонады).

Количество митохондрий в клетках варьирует от одной (у некоторых водорослей и простейших, например трипаносом) до 500–1000 в соматических клетках млекопитающих.

Форма митохондрий может быть различной. Например, у дрожжей и некоторых других грибов может быть одна гигантская разветвленная митохондрия; в нервных клетках мозга митохондрии нитевидные; в поперечно-полосатых мышцах небольшое количество сильно разветвленных митохондрий образует так называемую митохондриальную сеть. Форма митохондрий может меняться и в онтогенезе. Число митохондрий также не является неизменным. Оно может возрастать при активизации дыхания. Митохондрии могут расти

в длину, сжиматься, ветвиться, делиться — и все это быстрее чем за одну минуту.

Как правило, митохондрии располагаются в клетке или в участках, где расходуется энергия, или около скоплений запасных питательных веществ (например, капелек жира).

Общий план строения митохондрий один и тот же у всех эукариот (рис. 3.6).

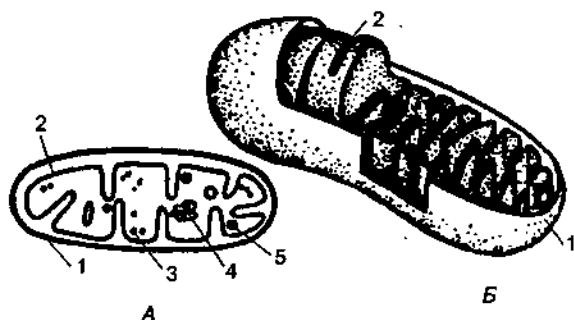


Рис. 3.6. Схема строения митохондрии. А — продольный разрез; Б — трехмерная схема организации митохондрии
1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — рибосома, 4 — кольцевая молекула ДНК, 5 — гранула-включение

Митохондрии окружены двумя мембранами, между которыми располагается межмембранное пространство. Внутренняя мембрана образует выросты в митохондриальный матрикс (кристы). В матриксе содержатся ДНК, рибосомы и различные включения. Рибосомы могут прикрепляться к внутренней мембране.

Структура митохондрий зависит от функциональной активности ткани и организма. При этом могут изменяться не только форма и количество крист, но и количество самих митохондрий. Например, при гиподинамии (недостатке движения) у крыс количество крист в митохондриях и количество самих митохондрий в поперечно-полосатых мышцах резко уменьшается. Если этих животных заставить активно двигаться, митохондрии быстро принимают прежний вид и восстанавливается их исходное количество.

Наружная и внутренняя мембраны митохондрий значительно различаются между собой. Внутренняя мембрана способна легко менять форму (число и размер крист). Внешняя может лишь необратимо растягиваться вплоть до разрыва. Внутренняя мембрана почти непроницаема для ионов. Внешняя обладает неспецифической проницаемостью. Наружная мембрана бедна ферментами. Зато на внутренней мембране и в матриксе имеются все ферменты, обеспечивающие дыхание. Для внутренней мембраны характерна избирательная проницаемость. Такое положение объясняется тем, что именно с внутренней мембраной связано осуществление основной функции митохондрий — кислородного этапа дыхания, т. е. снабжения клетки энергией.

Еще одной стороной деятельности митохондрий является их участие в синтезе стероидных гормонов (в корковом веществе надпочечников) и отдельных липидов. В митохондриях могут накапливаться ионы кальция. В ооцитах животных митохондрии могут накапливать желток, но при этом утрачивают основную функцию — участие в процессах дыхания. Митохондрии печени и почек способны накапливать яды и вредные вещества, изолируя их таким образом от цитоплазмы.

Срок жизни митохондрий небольшой (например, в клетках печени крысы всего 20 дней). Образуются митохондрии в результате деления существующих ранее. Это объясняется тем, что митохондрии имеют собственную генетическую систему — митохондриальную ДНК и собственный белоксинтезирующий аппарат. Обычно в митохондрии содержатся несколько молекул кольцевой ДНК, напоминающей хромосому прокариот. В то же время показано, что большая часть белков митохондрий кодируется ядерной ДНК.

Таким образом, митохондрии можно рассматривать как полуавтономные органоиды, ведущие свое происхождение от симбиотических прокариотических организмов, предположительно пурпурных бактерий.

Структура и функции пластид

Пластиды — специфические «энергодающие» органоиды растительных клеток. Они были впервые описаны А. Левенгу-

ком в 1678 году. Интенсивное изучение их началось с конца XIX века в связи с анализом процессов фотосинтеза.

У высших растений выделяют следующие виды пластид: хлоропласты, лейкопласты и хромопласты, которые могут превращаться друг в друга. Хлоропласты имеют зеленый цвет, обусловленный присутствием хлорофилла. Лейкопласты бесцветны, а хромопласты бывают красного, желтого или оранжевого цвета из-за большого количества каротиноидов. Пластиды имеются во всех тканях высших растений, но хлоропласты только в фотосинтезирующих.

Число пластид в клетке варьирует от одной (например, у некоторых видов хламидомонад) до десятков и сотен (у высших растений). Обычно клетки высших растений содержат около 30 хлоропластов. Их размеры в среднем составляют 4–6 мкм.

Общий план строения хлоропластов одинаков у всех растений (рис. 3.7). Подобно митохондриям, хлоропласты имеют наружную и внутреннюю мембраны, различающиеся по проницаемости. Избирательная проницаемость характерна лишь для внутренней мембраны. Полость хлоропласта заполнена стромой или матриксом, содержащим ДНК, рибосомы

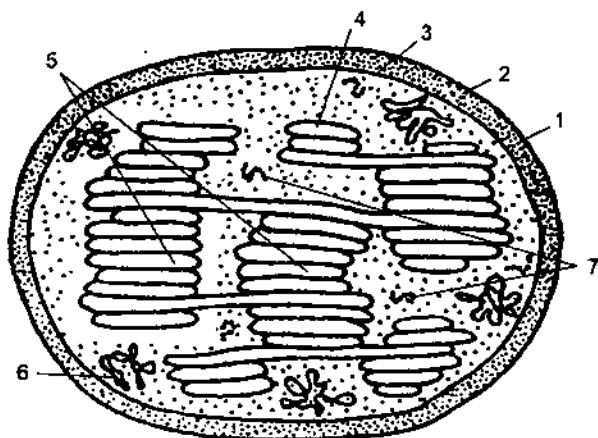


Рис. 3.7. Схема строения хлоропластов

1 — наружная мембрана, 2 — межмембранное пространство, 3 — внутренняя мембрана, 4 — тилакоид, 5 — граны, 6 — ДНК, 7 — рибосомы

и включения (крахмальные зерна, белковые кристаллы). Кроме того, хлоропласты имеют систему внутренних мембран, формирующих плоские мешочки, называемые тилакоидами. В строении хлоропласта тилакоиды могут располагаться поодиночке или собираться в стопки, образуя так называемые граны. Число тилакоидов в гранах разных клеток может быть неодинаковым, так же как и число гран в хлоропластах. Обычно пластиды имеют эллипсоидную форму.

В мембранах тилакоидов сосредоточен фотосинтетический аппарат, т. е. пигменты и ферменты фотосинтеза. В строении располагаются ферменты темновой фазы фотосинтеза (ферменты цикла Кальвина).

Как и митохондрии, хлоропласты имеют собственную генетическую систему (ДНК) и собственный белоксинтезирующий аппарат. Размножаются хлоропласты делением, причем обычно независимо от деления клетки.

Несмотря на наличие собственной генетической системы, большая часть белков хлоропластов кодируется ядерной ДНК, т. е. хлоропласты, как и митохондрии, можно рассматривать как полуавтономные органоиды. ДНК хлоропластов имеет кольцевую структуру. Рибосомы хлоропластов имеют константу седиментации около 70S, что близко к рибосомам бактерий. В настоящее время принимается, что хлоропласты имеют симбиотическое происхождение от древних цианобактерий.

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум)

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) была открыта в клетках эукариот только в XX веке. Она играет важную роль в структурированности биохимических процессов.

Существует две разновидности ЭПС: шероховатая и гладкая. Они ограничены мембраной толщиной 6–7 нм.

Шероховатая ЭПС представляет собой цистерны, на поверхности которых располагаются многочисленные рибосомы. Гладкая, как правило, представлена системой переплетающихся трубочек, каналов, пузырьков. Между шероховатой и гладкой ЭПС возможен переход мембран одного типа в мембраны другого (рис. 3.8).

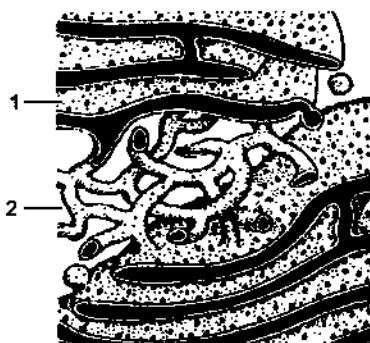


Рис. 3.8. Шероховатая (1) и гладкая (2) эндоплазматическая сеть

Одна из главных и важнейших функций шероховатой ЭПС — обеспечение синтеза белков на прикрепленных рибосомах и их внутриклеточного транспорта.

В мембранах гладкой ЭПС проходит синтез почти всех липидов клеточных мембран. В гладкой сети происходит также обезвреживание (детоксикация) вредных продуктов обмена. Она может также транспортировать и накапливать ионы (преимущественно ионы кальция).

Степень развития шероховатой и гладкой ЭПС варьирует как в разных типах клеток, так и в одной клетке в зависимости от условий среды. Так, в клетках, активно синтезирующих белки, сильно развита шероховатая ЭПС, а в клетках печени, где идет детоксикация вредных веществ, — гладкая ЭПС. Вся эндоплазматическая сеть представляет собой один из наиболее лабильных (подвижных, неустойчивых) органоидов клетки, обладающих способностью к различного рода перестройкам.

Аппарат Гольджи

Аппарат Гольджи был открыт в конце XIX века. В его состав входят цистерны, трубчатые структуры, различные вакуоли и транспортные пузырьки.

Аппарат Гольджи обычно представлен в клетке целой системой связанных между собой или изолированных комплек-

сов, расположенных в разных участках цитоплазмы. Они называются диктиосомами. Центральная, наиболее постоянная структура аппарата Гольджи — стопка прилегающих друг к другу уплощенных цистерн (рис. 3.9).



Рис. 3.9. Схема строения аппарата Гольджи
1 — пузырьки, 2 — цистерны

Одной из функций аппарата Гольджи является накопление синтезированных на мембранах ЭПС продуктов. Там же может происходить превращение поступивших веществ (фосфорилирование белков, прикрепление углеводных остатков и т. д.). В аппарате Гольджи также идет сортировка поступивших веществ. Они разделяются на три потока: секреторные белки, мембранные и лизосомальные ферменты. Аппарат Гольджи участвует в упаковке лизосомальных белков, т. е. в образовании матрикса и мембран первичных лизосом.

В пузырьках аппарата Гольджи образуются также компоненты надмембранной части поверхностного аппарата клетки. Таким образом, именно через аппарат Гольджи может регулироваться состояние основной рецепторной системы клеток.

Лизосомы

Это мелкие пузырьки, ограниченные мембраной и содержащие набор ферментов, основная функция которых — осуществление внутриклеточного пищеварения. Однако находящиеся в лизосомах ферменты временно инактивированы (т. е. находятся в неактивном состоянии). Лизосомы содержат ферменты, способные разрушать практически все природные полимерные органические соединения.

При поступлении в клетку фагоцитированной частицы лизосомы сливаются с мембраной, окружающей ее. Образуется так называемая фаголизосома, происходит активация ферментов, и они переваривают содержимое. Продукты гидролиза поступают в цитоплазму, а фаголизосома превращается во вторичную лизосому, которая может опять повторить такой же процесс. После того как вторичная лизосома несколько раз проделает это, в ней накапливается большое количество непереваренных остатков, после чего она может быть удалена из клетки путем экзоцитоза.

Большое количество лизосом содержится, например, в фагоцитах, в клетках кишечного эпителия у кишечнорастворимых, ресничных червей и моллюсков.

Лизосомы принимают участие и в так называемой аутофагии, т. е. самопереваривании отдельных органоидов и участков цитоплазмы клеток, поврежденных или изменившихся в результате старения. Важную роль аутофагия играет и в перестройках организма при переходе, например, от личиночной формы к взрослому организму (растворение хвоста у головастика).

Пероксисомы

Пероксисомы являются функциональной разновидностью лизосом. Эти органоиды, окруженные одной мембраной, встречаются в клетках простейших, грибов, высших растений и животных. Одна из основных их функций — окисление веществ с образованием перекиси водорода, которая тут же используется для окисления вредных веществ (фенолов, спиртов, альдегидов и др.). Это особенно важно для клеток печени и почек.

Важную роль играют пероксисомы и в метаболизме липидов. Они катализируют распад жирных кислот, а также превращение их в углеводы.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что представляют собой митохондрии и каковы их функции?

2. Почему митохондрии рассматривают как полуавтономные органоиды?
3. Опишите строение и функции хлоропластов. Докажите, что они являются полуавтономными органоидами.
4. Опишите строение и функции шероховатой и гладкой ЭПС.
5. Как представлен в клетке аппарат Гольджи? Перечислите его функции.
6. Что такое лизосомы? Каков механизм их работы?
7. Что такое пероксисомы и какую работу в клетке они выполняют?

Ядерный аппарат

Биологическое значение ядерного аппарата определяется его главным компонентом — гигантскими молекулами ДНК, способными к репликации (удвоению) и транскрипции (передаче информации на молекулы и-РНК). Этими свойствами определяются важнейшие функции ядерного аппарата:

- удвоение наследственной информации и передача ее в ряду клеточных поколений;
- регулируемая транскрипция молекул ДНК и транспорт синтезируемой и-РНК в цитоплазму.

Ядерный аппарат эукариотических клеток называется ядром (рис. 3.10). В нем выделяют несколько субсистем. Первой из них является *поверхностный аппарат*. Он представляет собой часть общей мембранной системы цитоплазмы и имеет две мембраны (наружную и внутреннюю) с перинуклеарным пространством между ними. Оболочка ядра пронизана порами, заполненными глобулярными белками порового комплекса (обычно 8 глобул). В области пор наружная мембрана переходит во внутреннюю, выстланную плотной пластинкой, связанной с белками порового комплекса. С внешней стороны наружная мембрана переходит в мембраны ЭПС. При этом перинуклеарное пространство оказывается связанным с полостью каналов и цистерн ЭПС. Через поровые ком-

плексы осуществляется транспорт из ядра в цитоплазму (все типы РНК, субъединицы рибосом) и из цитоплазмы в ядро (различные белки).

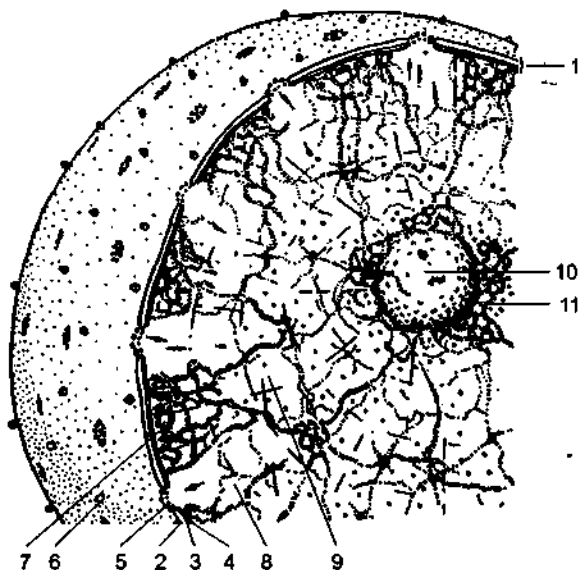


Рис. 3.10. Интерфазное ядро эукариотической клетки

1 — поверхностный аппарат ядра, 2 — наружная и 3 — внутренняя мембраны, разделенные перинуклеарным пространством, 4 — плотная пластинка, 5 — поровый комплекс, 6 — рибосомы, 7, 8 — участки гетеро- (7) и эухроматина (8), 9 — структуры ядерного матрикса, 10 — ядрышко, 11 — околоядрышковый гетерохроматин

Основное биологическое значение поверхностного аппарата ядра — обеспечение регуляции двустороннего взаимодействия ядра и цитоплазмы через систему поровых комплексов и связи мембран ядра с мембранами цитоплазмы.

Второй субсистемой ядра является *ядерный матрикс*. Он образован фибриллярными белками (92,5%), комплексами РНК с белками (рибонуклеопротеидами) и углеводами (5,5%). Установлено наличие в матриксе актина. Матрикс, таким образом, представляет собой «скелет» ядра, подобно цитоскелету цитоплазмы.

Третьей субсистемой ядра является *ядрышко*. Его можно рассматривать как «органонд» ядра. Оно формируется вокруг ядрышкового организатора — особого участка хромосомы, расположенного в области вторичной перетяжки. В ядрышке происходят синтезы рибосомальной РНК и образование субъединиц рибосом.

Еще одной субсистемой ядра является *кариоплазма* (нуклеоплазма). Это бесструктурная фаза, в состав которой входят в основном белки.

Центральное место среди всех субсистем ядра занимает совокупность интерфазных хромосом — *хроматин*.

Выделяют две его разновидности: деконденсированный (деспирализованный) эухроматин и конденсированный гетерохроматин. Эухроматин содержит ДНК, на которой идут процессы транскрипции (синтез и-РНК). Гетерохроматин не транскрибируется, однако часть его может деспирализовываться и переходить в разряд эухроматина.

Основу как эу-, так и гетерохроматина составляет ДНК, связанная с белками. Каждая интерфазная хромосома содержит одну молекулу ДНК (исключение составляют политенные хромосомы слюнных желез двукрылых и хромосомы типа ламповых щеток, формирующиеся в яйцеклетке в профазе первого деления мейоза). Связанные с ДНК белки представлены двумя группами: негистоновые белки хроматина и гистоны.

Негистоновые белки очень разнообразны. К ним относятся многочисленные ферменты, обеспечивающие процессы репликации ДНК, транскрипции, а также часть белков ядерного матрикса. Возможно, некоторые негистоновые белки хроматина выполняют регуляторные функции.

Гистоны, в отличие от негистоновых белков хроматина, практически одинаковы у всех эукариотических организмов. Они представлены пятью основными фракциями (Н1, Н2а, Н2в, Н3 и Н4). Все они обладают общими свойствами, богаты аминокислотами, содержащими две аминокислотные группы, и построены по одному принципу. Исключение составляет Н1, который может различаться по аминокислотному составу даже в клетках одного организма.

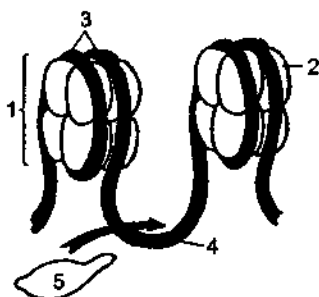


Рис. 3.11. Упаковка ДНК в нуклеосомы

1 — коровая частица, 2 — октамер гистонов, 3, 4 — ДНК коровой частицы (3) и линкера (4), 5 — гистон Н1

Все гистоны участвуют в укладке ДНК в хроматине клеток эукариот. Согласно современным представлениям, нити хроматина обнаруживают четко выраженную структуру. Они состоят из глобул («бусинок») диаметром около 10 нм, связанных между собой нитью ДНК. Эти глобулы называются нуклеосомами, а модель организации хроматина — нуклеосомной или моделью «бусинок на нитке».

Основу каждой нуклеосомы составляют 8 молекул гистонов (по две каждой фракции — Н2а,

Н2в, Н3 и Н4). Поверх белков располагаются 2 витка молекулы ДНК (коровая частица). С расположенной между нуклеосомами ДНК (линкером) связан гистон Н1. Такая укладка ДНК сокращает ее длину в 7 раз.

Следующий уровень организации хроматина — нить толщиной 30 нм. Она образуется за счет суперспирализации (сверхскручивания) 10-нм фибриллы. При этом происходит 40-кратное уменьшение длины ДНК. Существует по крайней мере еще один уровень упаковки хроматина. При этом образуются петли, связанные с белками ядерного матрикса (рис. 3.11, 3.12).

Такая упаковка ДНК встречается в гетерохроматине. В активном эухроматине сохраняется, по-видимому, только первичный уровень организации, т. е. нуклеосомы, а возможно, отсутствуют и они. Более высокие уровни упаковки ДНК встречаются в сперматозоидах, а также в хромосомах, образующихся в процессе митоза.

Типичная митотическая хромосома имеет обычно один центромерный участок — так называемую зону первичной перетяжки. Она делит хромосому на два равных или неравных плеча. В области первичной перетяжки расположена центромера — участок хромосомы, с которым связываются микротрубочки веретена деления.

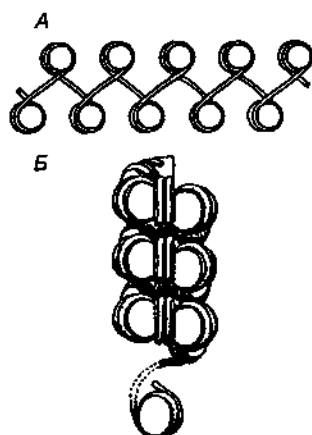


Рис. 3.12. Нуклеосомный уровень упаковки хроматина
А — зигзагообразная структура, Б — соленоидная модель

У некоторых хромосом есть вторичная перетяжка, в области которой сосредоточены гены, кодирующие рибосомную РНК, т. е. дезоксирибонуклеопротеид ядрышкового организатора (рис. 3.13).



Рис. 3.13. Организация метафазной хромосомы
1, 2 — плечи хромосомы; 3 — центромерный участок

Особенности организации клеток растений

Клетки растений, как и клетки всех эукариот, состоят из трех главных частей: поверхностного аппарата, цитоплазмы с органоидами и ядра. Однако существует целый ряд отличий клеток растений от клеток животных.

Поверхностный аппарат растительных клеток имеет хорошо развитую надмембранную структуру — клеточную стенку,

образованную в основном полисахаридами, главным образом целлюлозой.

Среди мембранных органоидов цитоплазмы у растений особое место занимают пластиды, отсутствующие в животных клетках. Они имеются во всех тканях большинства высших растений, однако функционирующие хлоропласты обнаружены только в фотосинтезирующих тканях и в клетках низших растений. Присутствие этих органоидов в растительных клетках связано со способностью растений осуществлять автотрофный (собственно фототрофный) тип питания.

Органоиды мембранной природы в клетках растений представлены (кроме пластид) митохондриями, пероксисомами, каналами и цистернами ЭПС, а также аппаратом Гольджи. Лизосомы отсутствуют. Роль вторичных лизосом в растительной клетке выполняет вакуоль. Она формируется путем слияния мембран ЭПС в вакуолярную мембрану (тонопласт). В вакуоли содержатся ферменты, расщепляющие полимеры до низкомолекулярных веществ. Вакуолярный сок имеет сложный состав и включает органические вещества и минеральные соли. В вакуоли могут откладываться запасные белки.

В растительной клетке имеется цитоскелет, подобный цитоскелету животных клеток, и рибосомы. Центриолей (клеточного центра) не обнаружено.

Ядерный аппарат сходен у растений и животных.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Перечислите основные подсистемы ядра.
2. Как организован поверхностный аппарат ядра?
3. Почему ядерный матрикс можно рассматривать как аналог цитоскелета?
4. Что такое эу- и гетерохроматин?
5. Что входит в состав хроматина?
6. Как организованы нуклеосомы?
7. Как происходит упаковка ДНК в ядре?
8. Как организованы митотические хромосомы?
9. В чем основные отличия растительных клеток от животных?

ГЛАВА 4. СТРОЕНИЕ КЛЕТОК ПРОКАРИОТ

Любая прокариотическая клетка состоит из трех частей: поверхностного аппарата, цитоплазмы и ядерного аппарата. Принципиальное отличие клеток прокариотических от эукариотических состоит в том, что у прокариот практически отсутствует система внутриклеточных мембран, а ядерный аппарат не отделен от плазмы.

Поверхностный аппарат клеток бактерий состоит из плазматической мембраны, сходной с цитоплазматической мембраной эукариот, но содержащей больше белков, и надмембранного комплекса. Наличие цитоскелета в клетках прокариот не доказано. Структуры, расположенные снаружи от цитоплазматической мембраны (клеточная стенка, капсула, слизистый чехол, жгутики, ворсинки), называют поверхностными. Состав и организация клеточной стенки служат основой разделения бактерий на таксономические группы (грамположительные и грамотрицательные бактерии). В состав клеточной стенки могут входить муреин, близкий по составу к хитину, полисахариды, белки и липиды.

Функции клеточной стенки бактерий очень сложны. Она способна регулировать обмен между клеткой и окружающей средой. Внутри стенки и на ее поверхности находятся ферменты, способные расщеплять полимерные вещества до низкомолекулярных, которые затем через цитоплазматическую мембрану поступают внутрь клетки. Здесь же находятся ферменты, синтезирующие внеклеточные полисахариды. Таким образом, клеточная стенка бактерий выполняет роль внеклеточного органоида. Часто клеточная стенка бывает одета слизистой капсулой или чехлом.

На клеточной поверхности многих бактерий имеются жгутики, благодаря которым клетки перемещаются в жидкой среде. Их основу составляет фибриллярный белок флагеллин. Некоторые бактерии покрыты ворсинками, не имеющими отношения к движению. Часть из них определяет антигенные свойства, другие служат для прикрепления к субстрату, для

транспорта продуктов обмена веществ (метаболитов), для передачи ДНК из клетки в клетку при половом процессе у бактерий (конъюгации).

Внутреннее пространство прокариотической клетки занимает цитоплазма. В ней отсутствуют обычные для эукариотической клетки органоиды мембранной природы (митохондрии, ЭПС, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы). У большинства фотосинтезирующих прокариот имеются так называемые интрацитоплазматические мембраны. В процессе своего развития они могут срастаться с плазматической мембраной или соприкасаться с ней. Эти мембраны обеспечивают энергетический обмен (дыхание и фотосинтез). Иногда имеются мембраны, окружающие газовые вакуоли, включения серы, пигменты и т. п. Но они по строению и составу отличаются от цитоплазматической.

Из органоидов немембранной природы в клетках бактерий есть только рибосомы с константой седиментации 70S. Как и рибосомы эукариот, они образованы двумя субъединицами — большой и малой, но имеющими константы седиментации 50S и 30S соответственно (сравните 60S и 40S у эукариот). По составу и структуре они сходны с рибосомами эукариот и выполняют ту же функцию — синтез белка.

Ядерный аппарат прокариотической клетки не имеет ядерной оболочки и представлен суперспирализованной (сверхскрученной) гигантской кольцевой молекулой ДНК, называемой бактериальной хромосомой, или нуклеоидом. Ее структура поддерживается небольшим количеством гистоноподобных белков, однако нуклеосомной организации ДНК у прокариот нет. Нуклеоид располагается в клетке вблизи цитоплазматической мембраны и прикреплен к ней в нескольких местах. По-видимому, это играет важную роль в расхождении хромосом при делении клетки.

Помимо основной молекулы ДНК, каждая бактериальная клетка может содержать несколько различных плазмид. Это кольцевые двуцепочечные молекулы ДНК, содержащие всего несколько тысяч пар нуклеотидов. Они размножаются в клетке независимо от основной молекулы ДНК. Плазмиды несут такие важные гены, как, например, гены лекарственной устойчивости. Бактерии могут обмениваться плазмидами.

Ими пользуются в генной инженерии для введения в клетки бактерий различных генов.

Вопросы и задания для самопроверки

1. В чем состоит принципиальное отличие клеток прокариот от эукариотических клеток?
2. Почему клеточную стенку бактерий можно рассматривать как внеклеточный органоид?
3. Назовите функции ворсинок, покрывающих некоторые бактерии.
4. Что такое интрацитоплазматические мембраны и какую роль в клетке они выполняют?
5. С какими рибосомами эукариотических клеток сходны бактериальные рибосомы по константе седиментации?
6. Опишите ядерный аппарат прокариотической клетки.
7. Что такое плазмиды? Какую роль в клетке они выполняют?

ГЛАВА 5. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Обменом веществ, или метаболизмом, называется сложная цепь превращений веществ в организме начиная с момента их поступления из внешней среды и кончая удалением продуктов распада. В процессе обмена организм получает вещества для построения клеток и энергию для жизненных процессов. Поэтому выделяются два вида обмена: пластический и энергетический.

Пластическим обменом называют совокупность реакций, способствующих построению клетки и обновлению ее состава.

Энергетический обмен — совокупность реакций, обеспечивающих клетку энергией. К энергетическому обмену относятся фотосинтез, хемосинтез, гликолиз, дыхание, брожение.

Согласно другой классификации, все идущие в клетке процессы разделяют на катаболизм (диссимиляцию) и анаболизм (ассимиляцию).

Катаболизм — совокупность ферментативных реакций в живом организме, направленных на расщепление сложных органических веществ (белков, липидов, углеводов, нуклеиновых кислот), поступающих с пищей или запасенных в самом организме. В процессе катаболизма энергия, заключенная в химических связях крупных биологических молекул, освобождается и запасается в виде макроэргических связей АТФ. К катаболическим реакциям относятся реакции биологического окисления (дыхание, гликолиз, брожение).

Противоположностью катаболизма является анаболизм. *Анаболизм* — совокупность химических процессов в живом организме, направленных на образование и обновление структурных частей клеток и тканей. При этом идет синтез сложных молекул из более простых с накоплением энергии. Необходимая для биосинтеза энергия поставляется реакциями биологического окисления, а также получается растениями в процессе фотосинтеза, при котором энергия Солнца запасается в виде химических связей в молекуле глюкозы.

Катаболические и анаболические процессы противоположны друг другу, в то время как пластический и энергетиче-

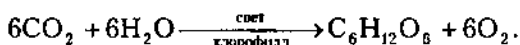
ский обмен тесно связаны между собой. Ни один из них невозможен без другого.

Процессы энергетического обмена

Основными процессами, обеспечивающими клетку энергией, являются фотосинтез, хемосинтез, дыхание, брожение и гликолиз как этап дыхания.

Фотосинтез

Фотосинтез — процесс превращения поглощенной организмом энергии света в химическую энергию органических соединений. Главную роль в этом процессе играет использование света для восстановления CO_2 до уровня углеводов. Поэтому общее уравнение фотосинтеза записывается так:



Важнейшим компонентом фотосинтеза является хлорофилл, связанный с мембранами тилакоидов хлоропластов. Он может выполнять три важнейшие функции:

- избирательно поглощать энергию света;
- запастись ее в виде энергии электронного возбуждения;
- преобразовывать энергию возбужденного состояния в химическую энергию первичных восстановленных и окисленных соединений.

В хлоропластах имеются молекулы хлорофиллов, поглощающих свет с разной длиной волны. Важнейшими из них являются хлорофиллы P_{700} и P_{680} , поглощающие свет с длиной волны 700 нм и 680 нм соответственно. Они входят в состав реакционных центров фотосистем I и II.

В процессе фотосинтеза различают две фазы: световую и темновую. Конечными продуктами световой фазы фотосинтеза являются АТФ и НАД • Н (т. е. атом водорода, связанный с молекулой НАД — никотинамидадениндинуклеотидфосфата), используемые в темновой фазе для восстановления CO_2 и образования углеводов.

Световая фаза фотосинтеза разделяется на фотофизическую и фотохимическую. В фотофизической фазе происходит поглощение квантов света молекулами хлорофиллов P_{700} (фотосистема I) и P_{680} (фотосистема II) и переход этих молекул в возбужденное состояние.

В фотохимической фазе обе фотосистемы работают согласованно.

Фотосистема I

Возбужденная молекула P_{700} отдает электрон акцептору. От него по системе переносчиков этот электрон попадает на внешнюю сторону мембраны тилакоида (обращенную в стро-му). При этом в молекуле P_{700} остается «дырка», а P_{700} превращается в P_{700}^+ .

Фотосистема II

Возбужденная молекула P_{680} отдает электрон акцептору. От него по системе переносчиков электрон передается в фотосистему I и используется для заполнения «дырки» в молекуле P_{700}^+ . При этом молекула хлорофилла P_{700} возвращается в исходное состояние и становится вновь способной возбуждаться светом.

Молекула же P_{680} , отдав электрон, превращается в P_{680}^+ . Для ее восстановления используются электроны, получаемые при разложении молекулы воды на два протона, два электрона и $0,5O_2$ в процессе так называемого фотолиза воды. Протоны накапливаются на внутренней стороне мембраны тилакоида.

Таким образом, по разные стороны мембраны накапливаются протоны и электроны, т. е. возникает электрохимический мембранный потенциал. Когда он достигает величины приблизительно 200 мВ, протон с внутренней стороны мембраны переносится на внешнюю через канал, образованный ферментом АТФ-синтеазой (АТФ-азой), т. е. начинает работать протонная помпа. При этом образуется АТФ, а перенесенный протон взаимодействует с электроном и молекулой НАД, давая комплекс НАД • Н (рис. 5.1).

Таким образом, в световой фазе фотосинтеза получают АТФ, НАД • Н и кислород из молекулы воды, являющийся как бы побочным продуктом фотосинтеза. Полученные АТФ

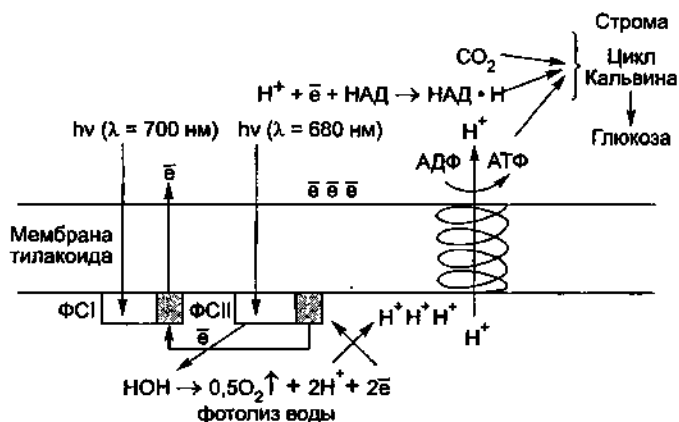


Рис. 5.1. Схема фотосинтеза

и $\text{НАД} \cdot \text{H}$ используются в темновой фазе фотосинтеза, которая проходит в строме хлоропласта и не требует света.

Темновая фаза фотосинтеза является сложным процессом, включающим большое количество реакций, приводящих к восстановлению CO_2 . Существуют разные пути восстановления. Основным из них является так называемый C_3 -путь, или цикл Кальвина. Для синтеза в нем одной молекулы глюкозы необходимы 12 молекул $\text{НАД} \cdot \text{H}$ и 18 молекул АТФ, которые поставляются в результате фотохимических реакций фотосинтеза. CO_2 поступает в хлоропласты из атмосферы.

Таким образом, в ходе световой фазы фотосинтеза в мембранах тилакоидов хлоропластов энергия света используется для окисления воды (с выделением кислорода), восстановления НАД и образования трансмембранного электрохимического потенциала ионов водорода. Этот потенциал преобразуется в энергию макроэргической связи АТФ (фотофосфорилирование). В основе световой фазы фотосинтеза лежит механизм протонной помпы.

В ходе темновой фазы фотосинтеза энергия АТФ и $\text{НАД} \cdot \text{H}$ расходуется на ассимиляцию CO_2 с образованием углеводов.

В процессе фотосинтеза зеленые растения запасаются космической энергией Солнца, что составляет основу для

жизнедеятельности всех гетеротрофных организмов на Земле — от бактерий до человека.

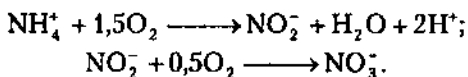
Растения в результате фотосинтеза накапливают органическую массу, обеспечивают постоянство содержания CO_2 в атмосфере, предотвращают парниковый эффект, накапливают в атмосфере кислород. Кислород, в свою очередь, создает в верхних слоях атмосферы озоновый экран, защищающий организмы на Земле от действия губительных ультрафиолетовых лучей (с длиной волны 240–290 нм).

Необходимо отметить, что, кроме растений, существуют и прокариотические организмы, способные осуществлять процесс фотосинтеза. К ним относятся цианобактерии, пурпурные, зеленые и некоторые другие бактерии.

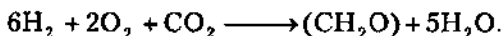
Хемосинтез

Растения осуществляют синтез органических соединений в процессе фотосинтеза за счет энергии света. Но для многих прокариот источником энергии служат процессы окисления неорганических соединений. Такие организмы были открыты в конце XIX века русским ученым С. Н. Виноградским. В зависимости от окисляемого субстрата выделяют:

1. Бактерии и археи, окисляющие соединения серы. Они способны окислять сероводород до молекулярной серы и далее до ионов SO_3^{2-} и SO_4^{2-} . Если окисление заканчивается молекулярной серой, то она откладывается вне клетки.
2. Железобактерии используют энергию окисления Fe^{2+} до Fe^{3+} для усвоения CO_2 . В этом случае вне клетки откладывается оксид железа (III).
3. Нитрифицирующие бактерии получают энергию за счет окисления восстановленных соединений азота (NH_3 и HNO_2):



4. Водородные бактерии получают энергию в результате окисления молекулярного водорода с участием кислорода:



5. Метанобразующие археи окисляют молекулярный водород, восстанавливая CO_2 без участия кислорода:



Процесс получения энергии для синтеза органических соединений за счет окисления неорганических веществ называется хемосинтезом.

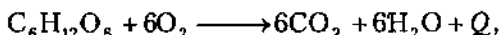
Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение метаболизма.
2. Что такое пластический и энергетический обмены? Как они связаны между собой?
3. Что такое катаболизм и анаболизм? Как они связаны между собой?
4. Дайте определение процесса фотосинтеза.
5. Какие функции выполняет хлорофилл?
6. Какие фазы фотосинтеза вы знаете?
7. Как работают фотосистемы I и II?
8. Как доказывается, что в процессе фотосинтеза кислород выделяется из воды?
9. Как доказать согласованность работы фотосистем I и II?
10. Что получается в процессе световой фазы фотосинтеза?
11. В чем смысл работы протонной помпы?
12. Что происходит в темновой фазе фотосинтеза?
13. Какова роль фотосинтеза в природе?
14. В чем принципиальное отличие хемосинтеза от фотосинтеза?
15. Перечислите варианты хемосинтеза.

Дыхание

Дыхание — это окислительный, с участием кислорода распад органических питательных веществ, сопровождающийся образованием химически активных метаболитов и освобождением энергии, которые используются клетками для процессов жизнедеятельности.

Общее уравнение дыхания имеет следующий вид:



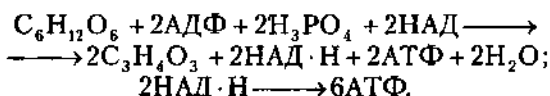
где $Q = 2878$ кДж/моль.

Но дыхание, в отличие от горения, процесс многоступенчатый. В нем выделяют две основные стадии: гликолиз и кислородный этап.

Гликолиз

Гликолиз не является мембранозависимым процессом. Он происходит в цитоплазме. Однако ферменты гликолиза связаны со структурами цитоскелета.

Суть гликолиза состоит в том, что молекула глюкозы без участия кислорода распадается на две молекулы пировиноградной кислоты (CH_3COCOON). При этом окисление идет за счет отщепления от молекулы глюкозы четырех атомов водорода, связывающихся со сложным органическим веществом НАД с получением двух молекул $\text{НАД} \cdot \text{H}$. Выделяющаяся при этом энергия запасается (40% от общего количества) в виде макроэргических связей двух молекул АТФ. 60% энергии выделяется в виде тепла. При последующем окислении $\text{НАД} \cdot \text{H}$ получается еще 6 молекул АТФ. Таким образом, полный энергетический выход гликолиза в анаэробных условиях составляет 8 молекул АТФ:



Гликолиз — процесс очень сложный. Для распада и частичного окисления молекулы глюкозы необходимо согласованное протекание одиннадцати последовательных реакций.

Кислородный этап дыхания

В отличие от гликолиза, этот этап — процесс мембранозависимый. Он происходит в матриксе и на мембранах крист митохондрий.

Полученная в результате гликолиза пировиноградная кислота поступает в митохондрии, проходя через обе мембраны, и там окисляется полностью до CO_2 и воды в дыхатель-

ном цикле, получившем название цикла Кребса, или цикла ди- и трикарбоновых кислот, или цикла лимонной кислоты (рис. 5.2).

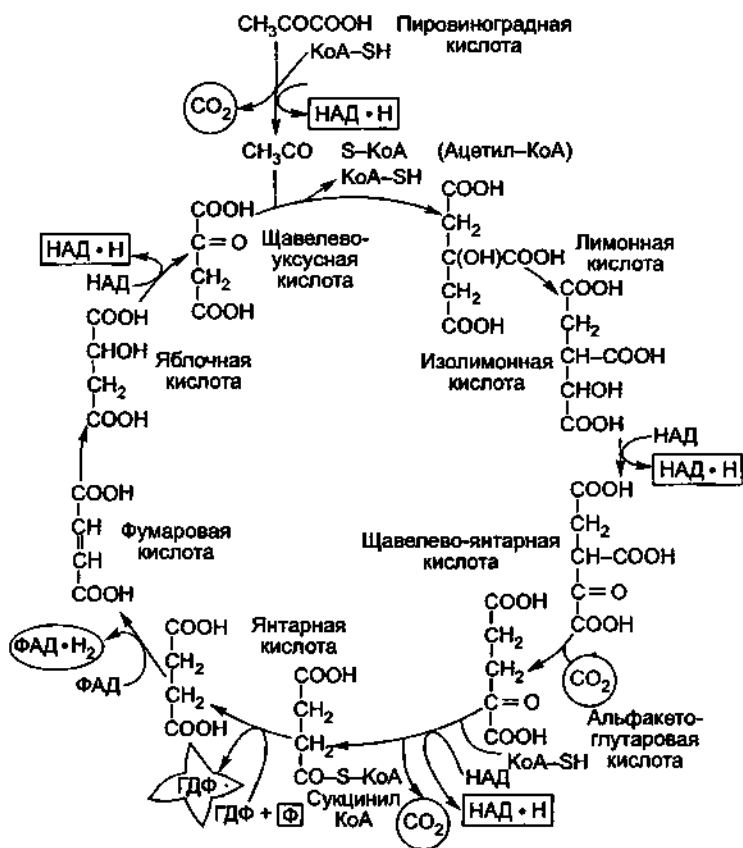


Рис. 5.2. Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)

Суть процесса состоит в том, что первоначально пировиноградная кислота соединяется со сложным органическим веществом — коэнзимом А. При этом сразу отщепляется CO_2 , образуется $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ и комплекс $\text{CH}_3\text{CO-S}$ — коэнзим А (ацетил-коэнзим А). Этот комплекс реагирует со щавелево-

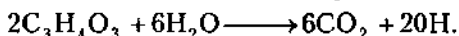
уксусной кислотой с образованием кислоты лимонной. Коэнзим А освобождается, а лимонная кислота подвергается последовательным превращениям в цикле Кребса (8 реакций). При этом получается 2 молекулы CO_2 , восстанавливается молекула щавелево-уксусной кислоты, а выделяющаяся энергия запасается в виде АТФ. В пересчете на одну молекулу глюкозы энергетический выход цикла Кребса составляет 30 молекул АТФ.

Таким образом, суммарный энергетический выход всего процесса дыхания составляет 38 молекул АТФ на одну молекулу глюкозы. Это меньше, чем можно было бы ожидать исходя из энергии связей в молекуле глюкозы. Часть образующейся энергии выделяется в виде тепла (44,6%).

Цикл Кребса идет только в присутствии достаточного количества кислорода. Но молекулярный кислород непосредственно в реакциях не участвует. Он необходим для заключительного этапа дыхательного процесса, связанного с окислением $\text{НАД} \cdot \text{H}$ в электротранспортной цепи митохондрий. С переносом электронов связан и синтез АТФ.

При превращении пировиноградной кислоты в цикл Кребса реакции идут с участием воды.

Суммарно это можно записать следующим образом:



Атомы водорода (протоны и электроны) связываются с НАД в комплекс $\text{НАД} \cdot \text{H}$ и поступают в мембраны митохондрий. В мембране комплекс распадается таким образом, что протоны оказываются на внешней стороне мембраны, а электроны по цепи переносчиков (в основном цитохромов) передаются на внутреннюю сторону (в матрикс митохондрий). Там они связываются с молекулами кислорода, давая ионы O_2^- . Таким образом, роль кислорода при дыхании определяется тем, что он является акцептором электронов. В результате по одну сторону мембраны накапливаются протоны, а по другую — электроны. Возникает мембранный электрохимический потенциал. Когда он достигает величины 200 мВ, протоны по градиенту концентрации переносятся в матрикс митохондрий через канал в мембране, образованный ферментом АТФ-азой (см. «Фотосинтез»). Энергия идет на синтез АТФ, а протоны соединяются с ионами O_2 (рис. 5.3).

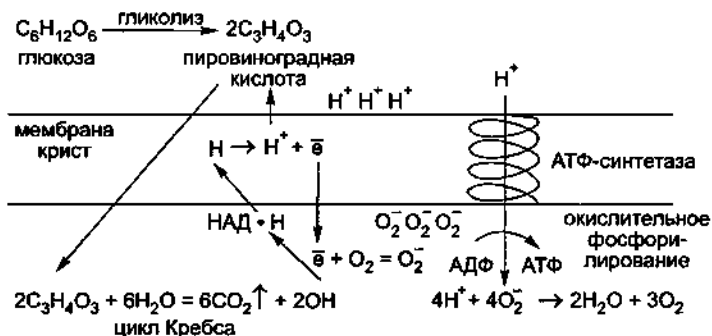


Рис. 5.3. Схема дыхания

Процесс синтеза АТФ, сопряженный с переносом электронов на кислород и работой протонной помпы, называют окислительным фосфорилированием.

В качестве основного субстрата дыхания большинство организмов используют углеводы. Однако и жиры, и белки также окисляются при дыхании в цикле Кребса, так как они способны распадаться с получением ацетил-коэнзима А.

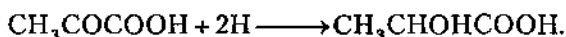
Брожение

Брожение — процесс получения энергии за счет окисления углеводов (преимущественно глюкозы) при отсутствии кислорода или при недостатке его.

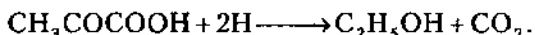
Суть его состоит в том, что глюкоза распадается до пировиноградной кислоты (как и в процессе гликолиза). А затем клетки микроорганизмов (бактерий и дрожжей) превращают пировиноградную кислоту не в CO_2 и воду, а в другие продукты.

В зависимости от получающихся при этом веществ различают брожение молочнокислое, уксуснокислое, спиртовое и некоторые другие.

При молочнокислом брожении молекула пировиноградной кислоты восстанавливается до молочной:



При спиртовом брожении получается этанол и CO_2 :



При уксуснокислом брожении получается уксусная кислота и CO_2 :



Таким образом, оказывается, что брожение и дыхание связаны друг с другом через пировиноградную кислоту.

По-видимому, брожение — процесс более древний, чем дыхание. Осуществляют его бактерии и некоторые простейшие грибы, в частности дрожжи.

Процесс, подобный молочнокислому брожению, может идти и в тканях животных (в основном при недостатке кислорода). Считается, что при этом гликолиз заканчивается образованием молочной кислоты (в скелетных мышцах, печени, сердце, эритроцитах, эмбриональных и других активно растущих тканях). Однако энергетический выход гликолиза при этом составляет всего 2 моля АТФ, т. е. в 19 раз меньше, чем при кислородном дыхании.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение процесса дыхания.
2. В чем состоит суть процесса гликолиза?
3. Каков энергетический выход гликолиза?
4. Что происходит в цикле Кребса?
5. Каков суммарный энергетический выход всего процесса дыхания?
6. Почему суммарный энергетический выход процесса дыхания (в молях АТФ) меньше, чем энергия связей в молекуле глюкозы?
7. В чем смысл того, что кислородный этап дыхания является мембранозависимым процессом?
8. Какова роль кислорода в процессе дыхания? Можно ли говорить, что кислород в этом процессе является окислителем?
9. Чем окислительное фосфорилирование отличается от фотофосфорилирования?

-
10. Каков механизм процесса брожения? Как связаны между собой брожение и дыхание?
 11. Может ли процесс, подобный брожению, идти в клетках животных? Если да, то в каких клетках это происходит и при каких условиях?
 12. Что энергетически выгоднее для организма — брожение или дыхание?

ГЛАВА 6. РЕАЛИЗАЦИЯ В КЛЕТКЕ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ

Наследственная информация в клетках про- и эукариот заключена в двуцепочечных молекулах ДНК. Участок ДНК, несущий информацию об одной полимерной цепи (полипептидной, р-РНК или т-РНК), называется *геном*. Наследственная информация в любой клетке реализуется через процессы репликации ДНК, транскрипции и трансляции.

Структура гена про- и эукариот

Все имеющиеся в клетке гены можно разделить на три группы: I, Ia и Ib.

I — гены, контролирующие через этапы транскрипции и трансляции структуру белков, участвующих в процессах метаболизма, — структурные гены.

Ia — гены, отвечающие за синтез р-РНК и т-РНК.

Ib — гены, контролирующие структуру белков (ферментов и структурных белков), обслуживающих процессы репликации ДНК, транскрипции и трансляции.

Все гены имеют сложную структуру.

Организация генома прокариотических организмов

Организация генома и структура бактериальных генов была установлена французскими учеными Ф. Жакобом и Ж. Моно в 1961 году.

Гены, несущие информацию о структуре белков, необходимых для выполнения одной функции, в геноме бактерий расположены рядом и составляют *оперон*. В геноме имеются также гены-регуляторы, кодирующие белки-репрессоры для каждого оперона. Они в состав оперона не входят, но могут располагаться рядом с ним.

Оперон начинается с *промотора* — посадочной площадки для фермента РНК-полимеразы.

За промотором идет участок, называемый оператором, — с него начинается синтез и-РНК.

С оператором взаимодействует особый белок-репрессор. Пока он связан с оператором, РНК-полимераза не может начать считывание. При появлении в питательной среде субстрата, соответствующего данному оперону, белок-репрессор связывается с этим веществом и освобождает оператор. РНК-полимераза начинает перемещаться по ДНК. Идет транскрипция группы *структурных генов*, следующих в опероне сразу за оператором. Завершается считывание на участке, называемом *терминатором*. Когда субстрат из среды исчезает, белок-репрессор вновь связывается с оператором и транскрипция структурных генов прекращается. Число структурных генов в опероне зависит от сложности биохимических превращений субстрата. Может быть и один структурный ген.

Таким образом, у бактерий регуляция генной активности достаточно проста и определяется в основном субстратом (рис. 6.1).

Структура генов эукариотических организмов

У эукариот механизм регуляции генной активности намного сложнее, а структурные гены, кодирующие белки, необходимые для выполнения одной функции, могут быть расположе-

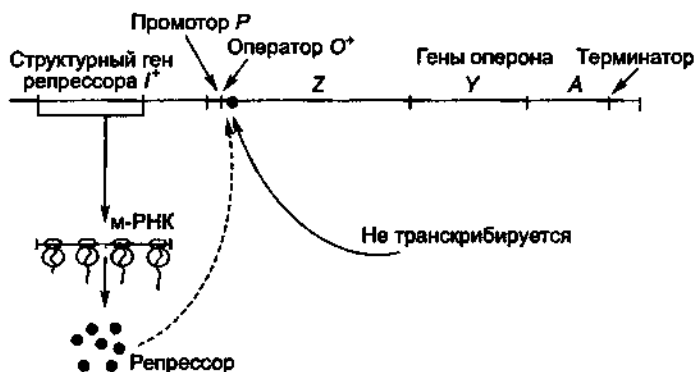


Рис. 6.1. Схема организации и регуляции работы оперона

ны в разных хромосомах. Структура самих генов эукариот также более сложная.

У эукариот собственно гены разделены участками «молчащей», нетранскрибируемой ДНК — *спейсерами*. Они играют важную роль в регуляции транскрипции. На них, в частности, расположены последовательности нуклеотидов, усиливающие или угнетающие ее (например, при связывании гормонов).

Функции промотора выполняет так называемый блок ТАТА, обогащенный последовательностями аденина и тимина (иногда встречаются и другие последовательности). Затем идет собственно ген, а затем участок-терминатор. После чего вновь идет спейсерный участок.

Внутри самого структурного гена также различают участки смысловые (*экзоны*) и несмысловые, «молчащие» (*интроны*), т. е. ген имеет прерывистую, мозаичную структуру. На матрице структурного гена синтезируется так называемая про-и-РНК, копия всего гена. Но там же в ядре все несмысловые участки вырезаются, а концы кодирующих последовательностей соединяются. Этот процесс называется *сплайсингом*.

Не всегда вырезаются все интроны. Иногда, при изменении условий, часть из них может остаться в зрелой и-РНК подобно экзонам. Иногда же вырезаются какие-либо экзоны. Таким образом, один ген способен кодировать структуру нескольких белков.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение гена.
2. На какие группы разделяются имеющиеся в клетках гены?
3. Кем и когда была установлена структура бактериальных генов?
4. Дайте определение оперона.
5. Входят ли в оперон гены, кодирующие белок-репрессор?
6. Как организован оперон?
7. От чего зависит число структурных генов в опероне?
8. Чем определяется регуляция генной активности у бактерий?

9. Что такое спейсер? Почему спейсерные участки считаются образованными «молчащей» ДНК?
10. Как в геноме эукариот располагаются гены, отвечающие за выполнение одной функции?
11. В чем структура гена эукариот сходна со структурой оперона?
12. Что такое экзоны и интроны?
13. Что такое сплайсинг и в чем его значение?

Репликация ДНК

Репликацией называется удвоение молекул ДНК, в результате чего образуются две двойные спирали ДНК. Процесс репликации основан на ряде принципов.

1. **Комплементарность.** Каждая из двух цепей материнской молекулы ДНК служит матрицей для синтеза дополняющей ее комплементарной цепи (Г—Ц; А—Т).
2. **Полуконсервативность.** Каждая из вновь образованных двойных спиралей несет одну нить материнской ДНК.
3. **Антипараллельность.** Каждая цепь ДНК имеет определенную ориентацию. Один конец несет гидроксильную группу ($-\text{OH}$), присоединенную к 3'-углероду в дезоксирибозе, а на другом конце цепи находится остаток фосфорной кислоты в 5'-положении сахара. Две комплементарные цепи в молекуле ДНК расположены в противоположных направлениях, т. е. антипараллельны. Ферменты (ДНК-полимеразы) могут передвигаться вдоль матричных цепей только от 5'- к 3'-концу. Поэтому в процессе репликации синтез новых цепей идет антипараллельно (рис. 6.2).
4. **Прерывистость.** Репликация начинается одновременно в нескольких местах молекулы ДНК. Участок между двумя точками, в которых начинается синтез дочерних цепей, называется репликоном. Он является единицей репликации. В каждой молекуле ДНК эукариотической клетки много репликонов. В каждом репликоне можно видеть репликативную «вилку», т. е. ту часть молекулы, которая

Рис. 6.2.
Антипараллельная
ориентация
цепочек ДНК ▽

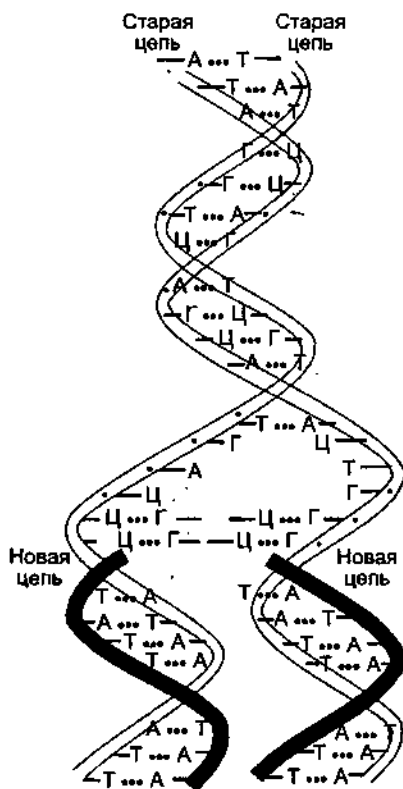
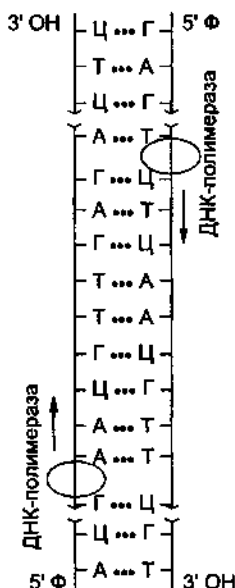


Рис. 6.3. Схема репликации ДНК ▲

Процесс связан с разделением пар оснований аденин-тимин (А—Т) и гуанин-цитозин (Г—Ц) и раскручиванием двух цепей исходной спирали. Каждая цепь используется как матрица для синтеза новой цепи

уже расплелась и на которой уже идет синтез дочерней цепи. В ходе репликации «вилка» перемещается вдоль материнской молекулы. В каждой «вилке» несколько молекул ферментов одновременно ведут синтез ДНК в виде фрагментов по 1000 нуклеотидов. Эти фрагменты имеют противоположную направленность. Когда «вилка» перемещается, синтезированные фрагменты, комплементарные одной цепи, сливаются друг с другом, образуя дочер-

ние цепи. Такой механизм синтеза новых цепей ДНК фрагментами называется *прерывистым* (рис. 6.3).

Транскрипция

Транскрипцией называется перенос информации с двуцепочечной молекулы ДНК на одноцепочечные молекулы РНК. Причем матрицей для синтеза РНК служит только одна из двух цепей молекулы ДНК, называемая смысловой цепью.

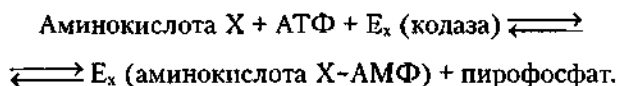
В транскрипции различают 4 стадии:

1. **Связывание РНК-полимеразы** (фермента, осуществляющего синтез РНК) с промотором.
2. **Инициация** — начало синтеза и-РНК. В реакции участвуют нуклеотидтрифосфаты. Инициация — образование первой связи между двумя нуклеотидами (первый обычно АТФ или ГТФ).
3. **Элонгация** — рост цепи РНК. Для этого процесса необходимы ионы магния. В процессе элонгации образуется молекула РНК, состоящая из нуклеотидмонофосфатов, и освобождается пирофосфат ($H_4P_2O_7$). Синтез идет только от 5'-к 3'-концу растущей цепи.
4. **Терминация** — завершение синтеза РНК в участках-терминаторах.

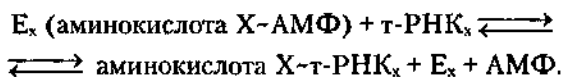
Трансляция

Трансляцией называется процесс синтеза белка на рибосомах, направляемый матрицей и-РНК. В этом процессе различают три стадии:

1. **Стадия активации аминокислот.** Каждая аминокислота взаимодействует с молекулой АТФ под действием особого фермента, специфичного для каждой аминокислоты. Все эти ферменты носят общее название *кодазы*:

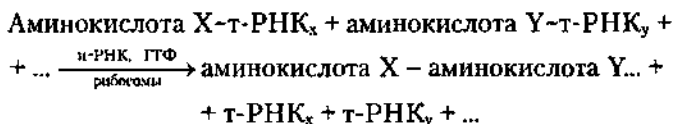


2. **Присоединение фосфорилированных аминокислот к т-РНК** с образованием комплекса под действием тех же ферментов:



Фермент при этом освобождается.

3. **Собственно трансляция**, или полимеризация, аминокислотных остатков с образованием пептидных связей, т. е. синтез полипептидных цепей:



Две первые стадии идут в цитоплазме. Третья стадия — на рибосомах.

Рибосома представляет собой сложный молекулярный агрегат, состоящий из белков и р-РНК (обычно четыре молекулы, по две в каждой субъединице).

Как в про-, так и в эукариотических клетках рибосомы, не будучи связанными с и-РНК, находятся в состоянии диссоциации на две субъединицы — большую и малую, которые формируются в ядрышке и через поры в ядерной оболочке поступают к мембранам шероховатой ЭПС.

При инициации трансляции и-РНК встраивается в малую субъединицу 5'-концом. В копии каждого гена первый триплет — АУГ. Он занимает в субъединице такую позицию, что с ним взаимодействует т-РНК, связанная с особой, видоизмененной аминокислотой (формилметионином). Если этот триплет находится в середине цепи, то он кодирует просто метионин. После этого присоединяется большая субъединица рибосомы. В нее сразу перемещается комплекс т-РНК-формилметионин. Там располагается так называемый *донорный участок*. В малой субъединице при этом освобождается *акцепторный участок*, куда поступает новый комплекс т-РНК с аминокислотой (антикодон т-РНК должен быть комплементарен кодону и-РНК, находящейся в это время в акцеп-

торном участке). Донорный и акцепторный участки образуют так называемый функциональный центр рибосомы.

Между аминокислотами, расположенными в донорном и акцепторном участках, замыкается пептидная связь. После этого т-РНК, которая была связана с аминокислотой в донорном участке, отделяется и уходит из рибосомы, а т-РНК из акцепторного участка, к которому теперь прикреплен растущий белок, перемещается вместе с кодоном и-РНК в донорный участок (рибосома как бы перемещается по нити и-РНК на один триплет). В освободившийся акцепторный участок приходит новый комплекс: аминокислота-т-РНК. Энергия макроэргической связи такого комплекса используется на образование пептидной связи между остатками аминокислот (рис. 6.4).

Когда на рибосоме оказывается один из триплетов УАА, УГА или УАГ, т. е. «знаки препинания» между генами, то к ним ни одна т-РНК прикрепиться не может (нет антикодона). Полипептидная цепь покидает рибосому.

По мере перемещения рибосомы по нити и-РНК на участок АУГ (т. е. на начало цепи) садится новая рибосома, затем еще одна и еще. Таким образом, белок синтезируется на молекулах и-РНК, «покрытых» рибосомами, — полисомах.

Весь процесс трансляции сопровождается расщеплением молекул ГТФ, являющихся, подобно АТФ, поставщиками энергии. Кроме того, требуется участие дополнительных белковых факторов, специфичных для процессов инициации, элонгации и терминции (т. е. начала синтеза, собственно синтеза и конца синтеза). Эти факторы в состав рибосом не входят, а лишь присоединяются к ним на определенных этапах синтеза.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое репликация ДНК?
2. Перечислите и объясните основные принципы репликации.
3. Что такое транскрипция?
4. Что такое смысловая цепь ДНК?
5. Назовите и объясните основные стадии транскрипции.

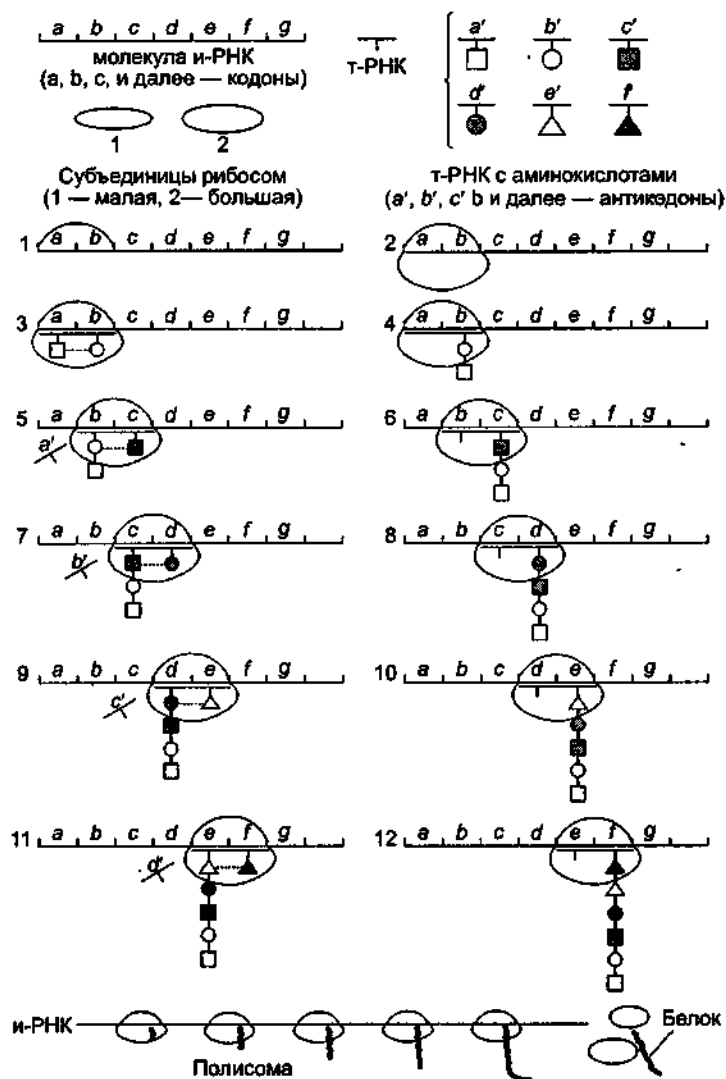


Рис. 6.4. Схема синтеза белка на рибосомах

6. Почему в процессах транскрипции участвуют нуклеотид-трифосфаты?
7. В каком направлении идет синтез растущей цепи РНК?
8. Что такое трансляция?
9. В чем смысл первых двух стадий трансляции?
10. Где в клетке происходят эти стадии?
11. Где происходит третья стадия трансляции?
12. Опишите механизм собственно трансляции.
13. Что представляют собой донорный и акцепторный участки рибосом?
14. Почему для процессов трансляции необходимы активированные аминокислоты?
15. В каком случае полипептидная цепь покидает рибосому?
16. Что такое полисома?
17. Что, кроме рибосом, аминокислот, т-РНК и и-РНК, необходимо для процесса трансляции?

Вирусы

Согласно клеточной теории, универсальной единицей живого является клетка. Но в конце XIX века русский ученый Д. И. Ивановский открыл особые частицы, которые были мельче самых мелких бактерий, могли функционировать только внутри живых клеток и вызывали болезнь табака — табачную мозаику. Затем были найдены и другие возбудители болезней, имеющие сходную природу. Их называли вирусами (лат. *virus* — яд). В настоящее время их рассматривают как неклеточную форму жизни и выделяют в особое царство.

Все вирусы построены по одному плану. Отдельные вирусные частицы (*вирионы*) представляют собой симметричные тела, состоящие из повторяющихся элементов. В сердцевине каждого вириона находится генетический материал, представленный молекулами ДНК в кольцевой или линейной форме или одноцепочечной кольцевой ДНК (ДНК-содержащие вирусы). В сердцевине вириона могут находиться одна или две молекулы идентичной одноцепочечной РНК

или одна молекула двуцепочечной РНК (РНК-содержащие вирусы).

Генетический материал (геном) вируса окружен *капсидом* — белковой защитной оболочкой, которая состоит из нескольких молекул белков одного или разных типов.

Большинство вирионов построено по кубической или спиральной симметрии.

Вирионы со спиральной симметрией имеют вид продолговатых палочек. В центре находится спирально закрученная нуклеиновая кислота. Капсид состоит из одинаковых молекул белка, спирально расположенных вдоль молекулы нуклеиновой кислоты. Так построены большинство вирусов, поражающих растения (например, вирус табачной мозаики), и некоторые вирусы, поражающие бактерии (бактериофаги, или просто фаги).

Большая часть вирусов, вызывающих болезни человека и животных, имеет кубический тип симметрии. Почти всегда капсид имеет форму *икосаэдра* — правильного двадцатигранника с двенадцатью вершинами и с гранями из равносторонних треугольников.

Некоторые фаги, кроме икосаэдрической головки, имеют полый цилиндрический отросток, окруженный чехлом из сократительных белков и заканчивающийся шестиугольной площадкой с шестью короткими выростами и шестью длинными нитями. Такая конструкция обеспечивает впрыскивание генетического материала фага внутрь бактериальной клетки (рис. 6.5).

Многие вирусы, помимо белкового капсида, имеют внешнюю оболочку. Она может содержать гликопротеины и липиды. Пример — вирус гриппа. Он представляет собой спиральный вирион в оболочке с кубическим типом симметрии, причем липиды оболочки захватываются из плазматической мембраны клетки-хозяина.

Размножаются вирусы только внутри живых организмов, переключая биохимическую работу клетки-хозяина на производство вирусных частиц. Размножение вирусов включает три процесса: репликацию вирусной нуклеиновой кислоты, синтез вирусных белков и сборку вириона.

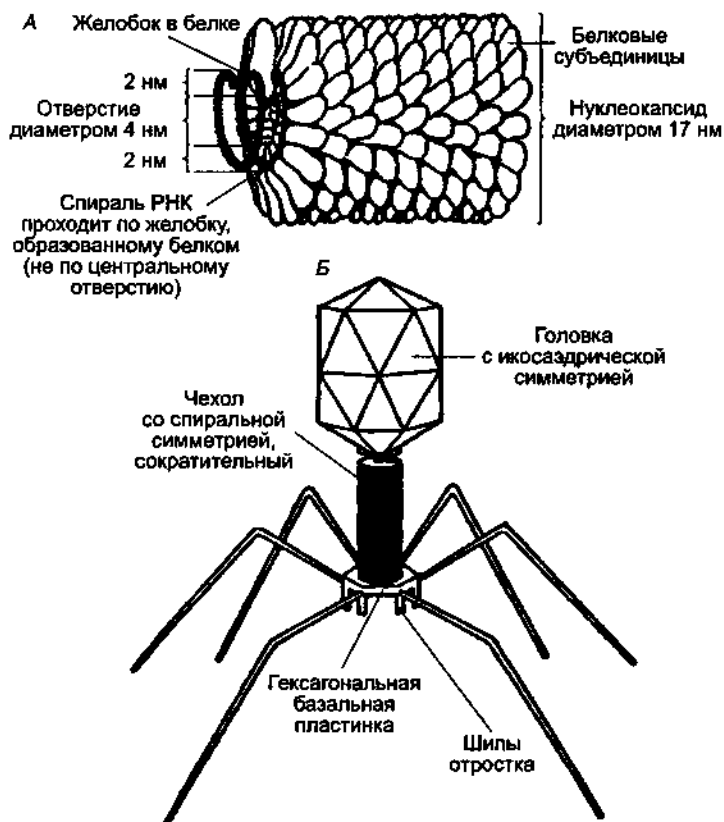


Рис. 6.5. Строение вирусов и бактериофагов:

А — строение палочковидного вируса табачной мозаики;

Б — строение бактериофага

Репликация у вирусов с двуцепочечной ДНК (вирус оспы, обезьяний вирус SV40, бактериофаг Т4) принципиально не отличается от репликации бактериальной или эукариотической ДНК.

Некоторые паразитирующие в кишечной палочке фаги имеют кольцевую одноцепочечную ДНК. В зараженной клетке бактериальные ферменты синтезируют комплементарную ей цепь, которая и служит матрицей для образования фаговых ДНК.

Многие вирусы растений содержат одну линейную молекулу РНК. При этом в геноме вируса закодирован особый белок-фермент, называемый РНК-зависимой РНК-полимеразой. Сначала он строит комплементарную цепь РНК (она не кодирует белки), а затем по ней, как по матрице, синтезирует много вирусных РНК.

К РНК-содержащим вирусам относятся некоторые онкогенные (вызывающие развитие опухолей) вирусы, а также вирус СПИДа.

Особый интерес представляют РНК-содержащие онкогенные ретровирусы. Так их называют потому, что необходимым этапом в их размножении является обратная транскрипция (лат. *retro* — возврат назад). Такие вирусы содержат особый фермент — обратную транскриптазу. Он на матрице РНК вируса синтезирует сначала одну, а затем и вторую, комплементарную, цепь ДНК. Образовавшаяся двуцепочечная молекула ДНК может встроиться в хромосому клетки-хозяина. Такой встроенный вирусный геном называется провирусом. Он реплицируется вместе с клеточной ДНК и при делении передается дочерним клеткам. В такой скрытой форме провирус может пребывать бесконечно долгое время, переходя от родителей к потомкам через половые клетки.

Канцерогенные (приводящие к возникновению опухолей) факторы, такие как рентгеновские лучи, ультрафиолетовое излучение, табачный дым, некоторые химические вещества и др., могут активировать провирус в отдельных клетках. В них образуются вирусные РНК и белки и происходит злокачественное перерождение.

Иногда при воспроизведении РНК ретровируса захватывается часть генома клетки-хозяина. При инфицировании (заражении) других клеток такой вирус принесет в них, кроме своих генов, еще и захваченные гены предыдущей клетки-хозяина. Таким образом, ретровирусы способны переносить гены между клетками одного организма и между организмами даже разных видов и классов, когда половой процесс невозможен.

В настоящее время вирусы рассматривают не только как возбудителей инфекционных болезней, но и как переносчи-

ков генетической информации между видами. Именно этим объясняется использование вирусов в генной инженерии.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Кем и когда были открыты вирусы?
2. Дайте определение вириона.
3. Как организованы вирионы?
4. Что, кроме генома и капсида, может включать вирион?
5. Есть ли разница между вирусами и фагами?
6. Как происходит размножение ДНК-содержащих вирусов?
7. Как размножаются РНК-содержащие вирусы растений?
8. Что представляют собой ретровирусы?
9. Дайте определение провируса.
10. Что может активировать провирус?
11. Почему именно ретровирусы широко используются в генной инженерии?

Часть II

РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

ГЛАВА 7. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ. МИТОЗ. АМИТОЗ

В результате процессов обмена веществ и энергии клетка все время изменяется, происходит ее онтогенез (развитие), получивший название жизненного цикла клетки. В ряде случаев он приводит к размножению клеток и передаче потока информации в ряду клеточных поколений.

Клеточный, или митотический, цикл

Согласно клеточной теории, размножение клеток происходит только путем деления исходной (материнской) клетки. Обычно делению предшествует удвоение хромосомного аппарата клетки, т. е. синтез ДНК. Это правило является общим для про- и эукариотических клеток.

Время существования клетки от деления до деления и образования двух клеток нового поколения называют клеточным или митотическим циклом. Величина его различна для различных организмов. Например, для бактериальных клеток цикл может занимать 20–30 минут; инфузория-туфелька может делиться 1–2 раза в сутки. Клетки многоклеточных организмов обладают разной способностью к делению. Если на ранних стадиях развития организма они делятся быстро,

то во взрослом организме большей частью теряют эту способность.

Весь типичный митотический цикл эукариотической клетки состоит из четырех периодов: пресинтетического (G_1), периода синтеза ДНК, или синтетического (S), постсинтетического (G_2) и митоза. Периоды G_1 , S и G_2 составляют интерфазу.

Пресинтетический период G_1 следует непосредственно за делением и характеризуется ростом клетки, активными процессами метаболизма, накоплением РНК и белков, необходимых для образования клеточных структур. Это наиболее длительный период. В готовящихся к делению клетках он может продолжаться от 10 часов до нескольких суток.

В S -периоде, который длится обычно 6–10 часов, происходит репликация ДНК. При этом продолжается синтез РНК и белков, начавшийся еще в G_1 -периоде. Идет интенсивный синтез гистонов в цитоплазме и происходит их перемещение в ядро, где они связываются с вновь синтезированной ДНК. К концу периода каждая хромосома оказывается удвоенной — состоящей из двух сестринских хроматид, соединенных в области центромеры и сближенных между собой. Кроме того, идет синтез р-РНК, которая используется уже в G_2 -периоде. Удваиваются центриоли. Важно отметить, что удвоение ДНК митохондрий и пластид может по времени не совпадать с S -периодом. Оно происходит независимо от синтеза ядерной ДНК.

После полного удвоения хромосом наступает постсинтетический (иногда его называют премитотическим) G_2 -период. В нем продолжают синтезы РНК и белков. В это время синтезируются белки веретена деления, начинает формироваться фибриллярный ореол вокруг центриолей (в животных клетках), запасается энергия. Этот период обычно занимает 3–6 часов, после чего клетка переходит к митозу.

Следует сказать, однако, что в тканях растений и животных всегда есть клетки, которые находятся как бы вне цикла. Их принято называть клетками G_0 -периода. Это так называемые покоящиеся, переставшие размножаться клетки. Обычно это клетки специализированных тканей (например, нейроны, клетки печени в норме; при удалении части печени

идет регенерация ткани, т. е. эти клетки вновь входят в цикл и начинают делиться).

Собственно деление генетического материала и образование двух новых клеток происходит в процессе митоза. Обычно эта фаза занимает около 10% времени всего клеточного цикла.

Митоз (непрямое деление клетки)

Митоз включает в себя два процесса — сложное деление ядра (кариокинез) и деление цитоплазмы и собственно клетки (цитокинез).

В кариокинезе различают пять основных фаз: профазу, прометафазу, метафазу, анафазу и телофазу. Они непосредственно следуют друг за другом, и каждая предыдущая обуславливает переход к следующей.

Профаза

Хромосомы начинают скручиваться (спирализоваться). Они укорачиваются и утолщаются (см. структуру митотических хромосом в разделе «Ядерный аппарат эукариотической клетки»). При этом каждая из хромосом состоит из двух хроматид, т. е. хромосомный набор диплоидный ($2n$), а количество ДНК — $4c$ (что соответствует тетраплоидному).

К концу профазы центриоли расходятся к полюсам клетки. В клетках животных вокруг них образуется лучистая фигура. Исчезают ядрышки, начинается разрушение ядерной оболочки. Она распадается на мелкие мембранные пузырьки. Происходит уменьшение шероховатой ЭПС. Аппарат Гольджи распадается на отдельные структуры. Образуется веретено деления.

Прометафаза

Хромосомы оказываются в цитоплазме, центромерными районами прикрепляются к нитям веретена деления и начинают двигаться к экватору клетки.

Метафаза

Все хромосомы выстраиваются по экватору веретена деления, образуя метафазную пластинку. В животных клетках

хромосомы располагаются так, что центромерные участки обращены к центру веретена, а плечи — к периферии. Такое расположение хромосом носит название «материнской звезды». В растительных клетках такого упорядоченного расположения нет.

К концу метафазы завершается процесс обособления сестринских хроматид. Их плечи лежат параллельно друг другу, видна разделяющая их щель. Контакт между ними сохраняется только в области центромеры.

Анафаза

Она начинается внезапно. Хроматиды вдруг теряют центромерные связки и синхронно начинают удаляться друг от друга. С этого момента их называют дочерними хромосомами.

Анафаза — самая короткая стадия митоза (несколько процентов от всего времени).

В результате анафазы на разных полюсах клетки оказываются два идентичных набора хромосом.

Телофаза

Она начинается с остановки хромосом и кончается реконструкцией нового интерфазного ядра.

Хромосомы деконденсируются, увеличиваются в объеме. В местах их контактов с мембранными пузырьками цитоплазмы строится новая ядерная оболочка. После ее замыкания формируется ядрышко. Митотическое веретено (веретено деления) разрушается (рис. 7.1).

За телофазой обычно следует цитокинез. Если его не происходит, то образуются многоядерные клетки (эндосперм растений, плазмодий миксомицетов).

Цитокинез

При делении клеток животных строго в экваториальной плоскости веретена деления закладывается перетяжка. Она углубляется до тех пор, пока не образуются две клетки. Важную роль при этом играет цитоскелет. Клеточные органоиды распределяются достаточно произвольно.

Клетки растений делятся путем внутриклеточного образования перегородки.

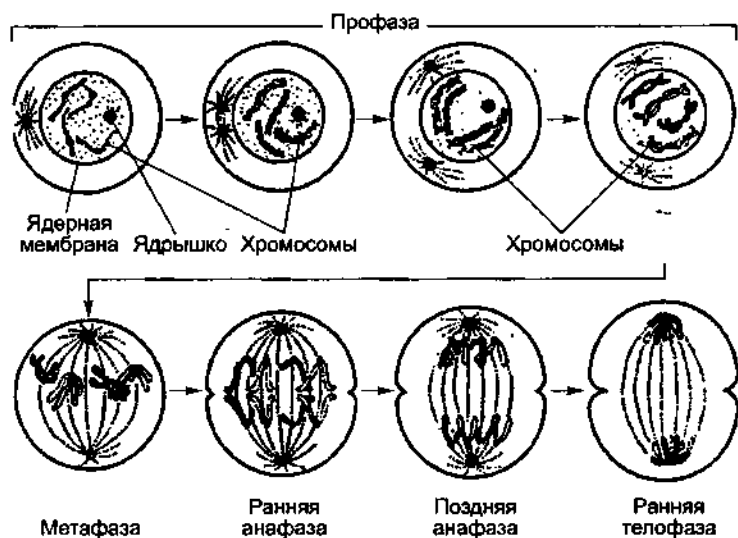


Рис. 7.1. Схематическое изображение стадий митоза

Таким образом, в результате митотического деления происходит точное воспроизводство генетического материала и его равномерное распределение между дочерними клетками, т. е. митоз консервативен. Это имеет огромное положительное значение для закрепления полезных признаков и свойств в ряду поколений. В то же время митоз закрепляет и отрицательные качества. Такая консервативность препятствует эволюционным изменениям.

Амитоз (прямое деление)

Это деление клетки, у которой ядро находится в интерфазном состоянии. Хромосомы не выявляются, и их равномерного распределения не происходит. Ядро делится на две относительно равные части. При этом может возникнуть двухъядерная клетка, но иногда идет и цитокинез.

Этот способ деления неполноценный и никогда не встречается в клетках, нуждающихся в сохранении полноценной

генетической информации (например, в зиготе или развивающихся эмбрионах).

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение митотического цикла.
2. Назовите периоды типичного митотического цикла.
3. Что происходит в пресинтетическом периоде?
4. Что происходит в синтетическом периоде?
5. Что происходит в постсинтетическом периоде?
6. Что такое G_0 -период?
7. Что включает в себя интерфаза?
8. Какие фазы различают в кариокинезе?
9. Какие преобразования происходят в профазе и прометафазе?
10. Какие преобразования происходят в метафазе и анафазе?
11. Что происходит в телофазе?
12. Как происходит цитокинез?
13. Перечислите особенности митоза растительных клеток по сравнению с животными.
14. В чем значение митоза?
15. Дайте определение амитоза.
16. Почему амитоз не встречается в клетках, нуждающихся в сохранении полноценной генетической информации?

ГЛАВА 8. МЕЙОЗ

Мейоз — особый способ деления, в результате которого из одной диплоидной ($2n$) клетки получается четыре гаплоидные (n) клетки, называемые гаметам, — яйцеклетки или сперматозоиды.

Мейоз протекает сходно почти у всех организмов. При этом проходят два следующих друг за другом деления, называемых условно мейоз I (редукционное деление) и мейоз II (эквационное деление). В каждом из них, как и в митозе, различают профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Репликация хромосом осуществляется в *S*-периоде интерфазы, предшествующей мейозу I.

Профаза I

Сложно организованная стадия. Хромосомы начинают спирализоваться, а затем гомологичные хромосомы соединяются по всей их длине. Идет так называемая конъюгация гомологичных хромосом. В результате образуются биваленты, каждый из которых состоит из двух гомологичных хромосом, т. е. из четырех хроматид. Число бивалентов гаплоидно. В конце профазы I начинается отталкивание гомологов и становятся различимы фигуры, напоминающие греческую букву χ (кси), так называемые хиазмы. Это свидетельствует о том, что в биваленте хромосомы могут обмениваться гомологичными участками. Этот процесс называется *кроссинговером*. В конце профазы биваленты располагаются по периферии ядра. Центриоли расходятся к полюсам клетки.

Разрушается ядерная мембрана. Исчезают ядрышки. Формируется веретено деления. К его нитям прикрепляются биваленты и начинают двигаться к экватору клетки.

Метафаза I

Биваленты располагаются в экваториальной плоскости клетки, образуя метафазную пластинку.

Анафаза I

К противоположным полюсам клетки расходятся гомологичные хромосомы, состоящие из двух хроматид, прикрепленных к одной центромере. Отцовская и материнская цен-

тромеры каждого бивалента расходятся к противоположным полюсам.

Телофаза I

Образуется ядерная мембрана. Восстанавливается структура ядра. Хромосомы остаются конденсированными.

За телофазой I может идти цитокинез. В этом случае образуются две клетки, содержащие гаплоидный набор хромосом (n) и диплоидное количество ДНК ($2c$).

После короткой интерфазы II, или интеркинеза, наблюдается второе деление мейоза. От обычной интерфазы интеркинез отличается тем, что в нем хромосомы не удваиваются.

Профаза II

В ней хорошо различимы хромосомы. При этом они часто выявляются в виде креста, потому что сестринские хроматиды, отталкиваясь друг от друга, удерживаются еще не поделившейся центромерой. Центриоли расходятся. Разрушается ядерная мембрана. Формируется веретено деления. Хромосомы прикрепляются к его нитям центромерными участками.

Метафаза II

По экватору веретена деления выстраиваются хромосомы.

Анафаза II

Дочерние хроматиды (сестринские хромосомы) расходятся к разным полюсам.

Телофаза II

Образуются гаплоидные ядра. Хромосомы деконденсируются. Затем идет цитокинез (рис. 8.1).

Биологическое значение мейоза состоит в том, что идет редукция (сокращение) числа хромосом в клетке: $2n \rightarrow n$. При последующем оплодотворении (т. е. слиянии двух гамет) восстанавливается диплоидный набор хромосом и, следовательно, поддерживается постоянство числа хромосом вида из поколения в поколение. Кроме того, при мейозе происходит перегруппировка (рекомбинация) родительских наборов хромосом, так как материнские и отцовские хромосомы расходятся по гаметам произвольно. В мейозе также может происходить кроссинговер, т. е. рекомбинация (обмен) участков гомологичных хромосом. Эти процессы лежат в основе

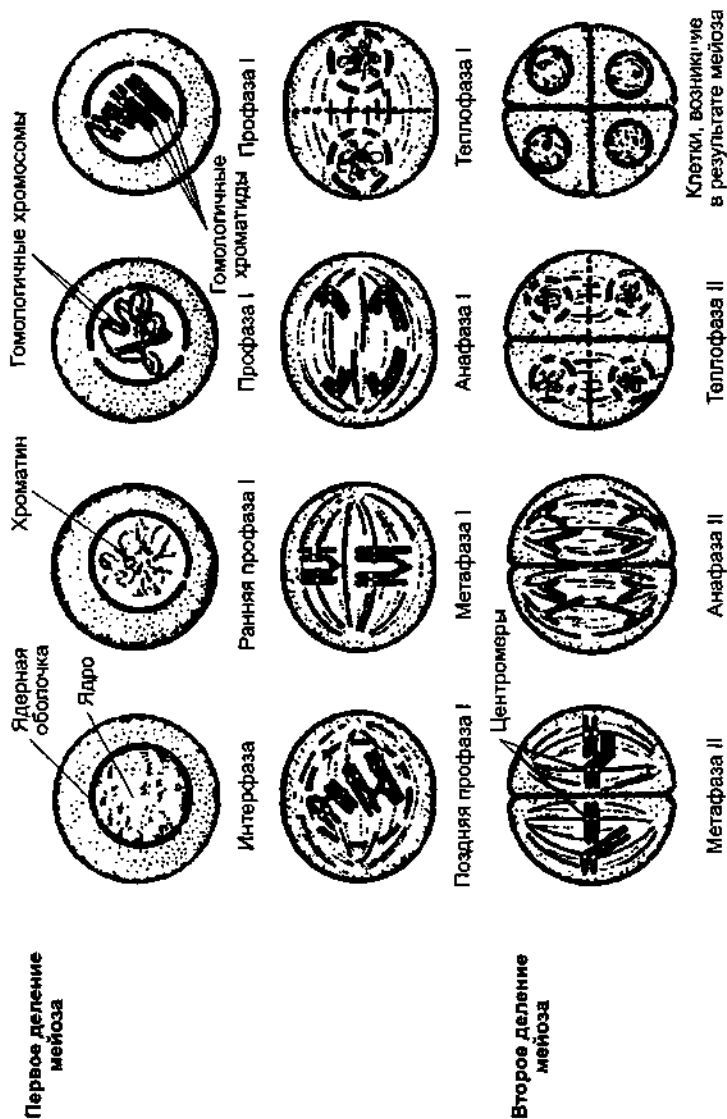


Рис. 8.1. Схема мейоза

комбинативной изменчивости. Таким образом, в отличие от митоза, мейоз прогрессивен. Он приводит к образованию новых комбинаций генов.

Таблица 2

Сравнение митоза и мейоза

Стадия	Митоз	Мейоз
Интерфаза	Синтез ДНК. Удвоение хромосом	Синтез ДНК. Удвоение хромосом
Профаза I	Компактизация хромосом	Компактизация хромосом. Конъюгация гомологичных хромосом — образование бивалентов; возможен кроссинговер
Метафаза I	Расположение хромосом в плоскости экватора	Расположение бивалентов в плоскости экватора
Анафаза I	Расхождение сестринских хроматид к полюсам	Расхождение гомологичных хромосом к полюсам. Независимое расхождение хромосом, входящих в разные биваленты
Телофаза I	Формирование двух идентичных диплоидных ядер в клетке	Формирование в клетке двух гаплоидных ядер, которые могут различаться генотипически
Профаза II		Компактизация хромосом
Метафаза II		Расположение хромосом в плоскости экватора
Анафаза II		Расхождение сестринских хроматид к полюсам
Телофаза II		Формирование четырех гаплоидных ядер, которые могут различаться генотипически

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение мейоза.
2. Какие два деления различают в процессе мейоза?
3. Что происходит в профазе первого деления мейоза?
4. Что представляют собой биваленты?
5. О чем свидетельствует наличие хиазм?
6. Дайте определение кроссинговера.
7. Назовите отличия метафазы I мейоза от метафазы митоза.
8. В чем принципиальное отличие анафазы I мейоза от анафазы митоза?
9. Диплоидные или гаплоидные клетки образуются после первого деления мейоза?
0. В чем принципиальное отличие интерфазы II мейоза от обычной интерфазы?
1. В чем состоит биологическое значение мейоза?
2. Почему мейоз прогрессивен?

ГЛАВА 9. БЕСПОЛОЕ И ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

Размножение, или репродукция, — одно из основных свойств, характеризующих жизнь. Под размножением понимается способность организмов производить себе подобных. Явление размножения тесно связано с одной из черт, характеризующих жизнь, — дискретностью. Целостный организм состоит из дискретных единиц — клеток. Жизнь почти всех клеток короче жизни особи, поэтому существование каждой особи поддерживается размножением клеток. Каждый вид организмов также дискретен, т. е. состоит из отдельных особей. Следовательно, размножение — необходимое условие существования вида и преемственности последовательных генераций (поколений) внутри вида.

В основе классификации форм размножения (рис. 9.1) лежит тип деления клеток: митотическое (бесполое) и мейотическое (половое) размножение.

Формы размножения можно представить в виде следующей схемы:

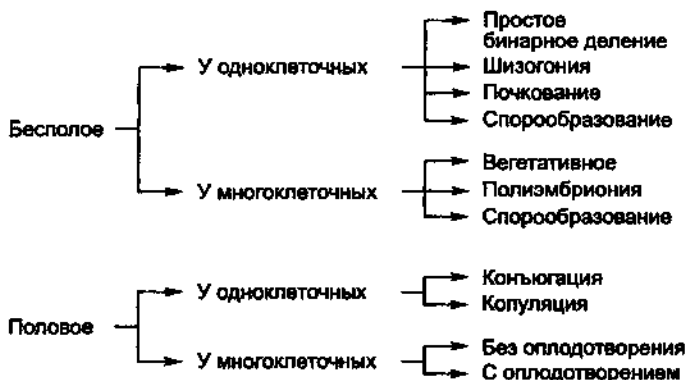


Рис. 9.1. Классификация форм размножения

Бесполое размножение

У одноклеточных эукариот это деление, в основе которого лежит митоз; у прокариот — деление нуклеоида, а у многоклеточных организмов — вегетативное размножение, т. е. размножение частями тела или группой соматических (тканевых) клеток.

Бесполое размножение одноклеточных организмов

1. Простое бинарное деление характерно для одноклеточных (амебы, жгутиковые простейшие и водоросли и др.). Происходит митотическое деление ядра, затем цитокинез. При этом дочерние клетки получают равное количество информации. Органоиды обычно распределяются равномерно. После деления дочерние особи растут и, достигнув величины материнского организма, вновь делятся.
2. Шизогония, или множественное деление, характеризуется тем, что при этом происходит многократное деление ядра без цитокинеза, а затем вся цитоплазма разделяется на частички, обособляющиеся вокруг ядер. Из одной клетки сразу образуется много дочерних (например, у малярийного плазмодия — возбудителя малярии).
3. Почкование заключается в том, что на материнской клетке образуется небольшой бугорок, содержащий дочернее ядро. Почка растет, достигает размеров материнской особи и затем отделяется от нее. Эта форма размножения встречается у бактерий, дрожжевых грибов, а из одноклеточных животных — у сосущих инфузорий.
4. Спорообразование встречается у животных, относящихся к царству Простейших, классу Споровиков, и у одноклеточных водорослей. Служащая для размножения спора состоит из клетки, покрытой оболочкой, защищающей от неблагоприятных условий внешней среды. Споры бактерий для размножения не служат, а лишь способствуют переживанию неблагоприятных условий.

Бесполое размножение многоклеточных организмов

1. *Вегетативное размножение.* При вегетативном размножении растений новый организм образуется из части мате-

ринского растения (размножение отводками, отростками, делением куста и т. п.).

При вегетативном размножении у многоклеточных животных новый организм образуется из группы клеток, отделяющейся от материнского организма. Такой механизм встречается лишь у наиболее примитивных из многоклеточных организмов: губок, некоторых кишечнополостных, плоских и кольчатых червей.

У губок и гидры за счет размножения группы клеток на теле образуются выпячивания (почки). В почку входят клетки экто- и энтодермы. У гидры почка постепенно увеличивается, на ней формируются щупальца, и она отделяется от материнской особи.

Ресничные и кольчатые черви делятся перетяжками на несколько частей, в каждой из которых восстанавливаются недостающие органы.

У некоторых кишечнополостных встречается размножение стробиляцией. При этом полиплоидный организм интенсивно растет, а затем поперечными перетяжками делится на дочерние особи. В это время полип напоминает стопку тарелок. Образовавшиеся особи — медузы отрываются и начинают самостоятельную жизнь.

2. *Полиэмбриония* — особая форма вегетативного размножения. В этом случае эмбрион (зародыш) делится на несколько частей, каждая из которых развивается в самостоятельную особь. Полиэмбриония распространена у оседающих, ведущих в личиночном состоянии паразитический образ жизни, а из млекопитающих — у броненосцев. К полиэмбрионии относится и образование однойцевых близнецов у человека и других млекопитающих.
3. *Спорообразование* присуще всем споровым растениям — водорослям, мхам, папоротникообразным, а также грибам и лишайникам.

Половое размножение

Оно характеризуется наличием полового процесса, который обычно заключается в слиянии двух клеток — гамет, имею-

щих гаплоидный набор хромосом (т. е. по одной из каждой пары гомологичных хромосом). Формированию гамет предшествует мейоз.

Половой процесс у одноклеточных организмов

Конъюгация — своеобразная форма полового процесса, существующая у инфузорий. Характерной их чертой является наличие двух ядер: большого — макронуклеуса и малого — микронуклеуса. При конъюгации инфузории сближаются попарно, между ними образуется протоплазматический мостик. Макронуклеусы растворяются, а микронуклеусы делятся каждый на стационарное и мигрирующее ядра, содержащие гаплоидный набор хромосом. Мигрирующие ядра переходят в цитоплазму партнера и там сливаются со стационарными ядрами. Затем из образовавшегося диплоидного ядра (синкариона) формируются обычные макро- и микронуклеусы. После конъюгации инфузории расходятся, но при этом наследственная информация в каждой особи изменяется.

При конъюгации у бактерий через протоплазматический мостик часть нити ДНК переходит из одной клетки в другую и там встраивается в нуклеоид, замещая гомологичный участок.

Таким образом, конъюгация, хотя и не приводит к увеличению числа особей, вызывает появление организмов с новыми комбинациями признаков и свойств. Это характерно для полового процесса.

Копуляция — половой процесс у одноклеточных организмов, при котором две особи приобретают половые различия, т. е. превращаются в гаметы и полностью сливаются, образуя зиготу. В процессе эволюции нарастает степень различия гамет.

На первом эволюционном этапе полового размножения гаметы внешне не отличаются друг от друга, т. е. имеет место изогамия (раковинная корненожка полистомелла, жгутконосец полистома). Изогаметы подвижны.

Дальнейшее усложнение связано с дифференцированием гамет на мелкие и крупные клетки, т. е. появляется анизога-

мня (некоторые колониальные жгутиконосцы и хламидомонады). Гаметы также подвижны.

Наконец, у вольвокса (род вольвоксовых водорослей) большая гамета становится неподвижной. Она во много раз крупнее мелких подвижных гамет. Такая форма анизогамии получила название овогамии.

Половое размножение у многоклеточных организмов

При половом размножении у многоклеточных животных имеет место только овогамия.

Наиболее распространено половое размножение, при котором происходит оплодотворение, т. е. слияние двух гамет. Развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки носит название апомиксиса (у растений) и партеногенеза (у животных). Но в любом случае половому размножению предшествует формирование гамет.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое репродукция?
2. Как вы понимаете слово «дискретность»?
3. В чем состоит биологический смысл размножения?
4. Назовите формы размножения одноклеточных организмов.
5. Назовите формы размножения многоклеточных организмов, существующие в природе.
6. По какому принципу выделяют половое и бесполое размножение?
7. Для каких организмов характерно простое бинарное деление? Как оно происходит?
8. Дайте определение шизогонии.
9. Что происходит при почковании одноклеточных организмов?
10. В чем отличие спор одноклеточных водорослей и бактерий?
11. Что представляет собой вегетативное размножение растений и многоклеточных животных?

12. Дайте определение полиэмбрионии.
13. У каких многоклеточных организмов встречается спорообразование?
14. Какие виды полового процесса у одноклеточных организмов вы знаете?
15. Почему конъюгация у инфузорий и бактерий называется не половым размножением, а половым процессом?
16. Опишите, как происходит конъюгация у инфузорий.
17. Что происходит при конъюгации у бактерий?
18. Что такое копуляция у одноклеточных организмов?
19. Перечислите варианты различия гамет.
20. Что такое апомиксис и партеногенез?

ГЛАВА 10. РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГАМЕТ У МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Процесс формирования гамет известен под общим названием гаметогенеза. Он протекает несколько по-разному при созревании мужских гамет (сперматозоидов) и женских (яйцеклеток), а также у животных и растений.

Гаметогенез у многоклеточных животных

Развитие гамет у многоклеточных животных происходит в половых железах — гонадах. Развитие мужских гамет (сперматогенез) идет в семенниках, а женских (овогенез) — в яичниках.

Если мужские и женские гаметы развиваются в одной особи, то такой организм называется гермафродитным. Гермафродитизм встречается у многих беспозвоночных животных (моллюсков, плоских и кольчатых червей). Как патологическое (ненормальное) состояние он может встречаться и у других животных и человека.

При естественном гермафродитизме мужские и женские гонады могут функционировать одновременно на протяжении всей жизни данной особи (сосальщики, ленточные и кольчатые черви). В таких случаях организмы, как правило, имеют ряд приспособлений, препятствующих самооплодотворению.

У некоторых моллюсков половая железа продуцирует то яйцеклетки, то сперматозоиды. Это зависит от возраста особи и условий ее существования.

Гаметы развиваются из первичных половых клеток, обособляющихся на ранних стадиях развития зародыша.

Сперматогенез и строение мужских гамет

Сперматогенез проходит в особых железах — семенниках. Семенник состоит из многочисленных канальцев, образован-

ных несколькими слоями клеток. Они представляют собой последовательные стадии развития сперматозоидов.

Наружный слой (зона размножения) составляют сперматогонии — округлые клетки с относительно большим ядром и значительным количеством цитоплазмы. Они делятся путем митоза, благодаря чему увеличивается их количество и сам семенник. Период интенсивного деления сперматогониев называется *периодом размножения*. После наступления половой зрелости некоторые сперматогонии перемещаются в следующую зону — зону роста, расположенную ближе к просвету канальца. Клетки увеличиваются в размерах за счет возрастания количества цитоплазмы и превращаются в первичные сперматоциты (*период роста*). Третий период развития мужских гамет называется *периодом созревания*. В это время происходят два быстро наступающих одно вслед за другим деления мейоза. После первого образуются два вторичных сперматоцита, а после второго — четыре сперматиды, имеющие овальную форму и значительно меньшие размеры. Сперматиды перемещаются в зону, ближайшую к просвету канальца, где из них формируются сперматозоиды.

Сперматозоиды обладают способностью к движению, что в известной степени обеспечивает возможность встречи гамет.

Типичный сперматозоид имеет головку, шейку и хвост. На переднем конце головки расположена акросома, состоящая из видоизмененного аппарата Гольджи. Основную массу головки составляет ядро. В шейке находятся центриоль и спиральная нить, образованная митохондриями. Протоплазма головки имеет не коллоидное, а жидкокристаллическое состояние. Этим достигается устойчивость сперматозоидов к неблагоприятным условиям среды, например к действию ионизирующей радиации. Хромосомы в ядре находятся в сверхспирализованном состоянии (рис. 10.1).

Размеры сперматозоидов всегда микроскопические (у человека 52–70 мкм). Все они несут на поверхности отрицательный заряд, что предотвращает их склеивание. Число образующихся сперматозоидов очень велико. При одном половом акте у человека их выделяется до 200 млн.

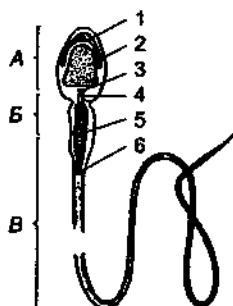


Рис. 10.1. Схема строения сперматозоида млекопитающего

А — головка, Б — шейка, В — хвостик; 1 — акросома, 2 — ядро,
3 — проксимальная центриоль, 4 — дистальная центриоль,
5 — митохондрии, 6 — осевая нить хвостика

Овогенез и строение женских гамет

Овогенез проходит в особых железах — яичниках. Фазы его сопоставимы с фазами сперматогенеза, т. е. также имеются периоды размножения, роста и созревания.

Во время периода размножения интенсивно делятся митозом овогонии — мелкие клетки с относительно большим ядром и малым количеством цитоплазмы. У млекопитающих и человека этот период заканчивается еще до рождения. К этому времени формируются первичные овоциты, сохраняющиеся без изменения долгие годы. С наступлением половой зрелости периодически отдельные овоциты вступают в период роста. Клетки увеличиваются, в них накапливается желток, жир, пигменты.

В цитоплазме, органоидах и мембранах происходят сложные преобразования. Каждый овоцит окружается мелкими фолликулярными клетками, обеспечивающими его питание. Затем образуется зрелый фолликул (Граафов пузырек), подходящий к поверхности яичника. Стенка его разрывается, и первичный овоцит попадает в брюшную полость и далее в маточную трубу. Здесь очень быстро проходит период созревания. Одно за другим следуют два деления мейоза. Но цитоплазма при этом распределяется неравномерно. После первого деления образуется один крупный вторичный ово-

цит, содержащий почти всю цитоплазму, и одна маленькая клетка — первичный полоцит (редукционное тельце).

При втором делении цитоплазма вновь распределяется неравномерно. Образуется один крупный вторичный овоцит, из которого затем формируется яйцеклетка, и вторичный полоцит. Первичный полоцит также делится на два вторичных полоцита. Таким образом, из одного первичного овоцита образуется одна яйцеклетка и три вторичных полоцита, которые затем рассасываются. Такое неравномерное распределение цитоплазмы и обеспечивает яйцеклетке получение значительного количества питательных веществ, которые затем потребляются при развитии зародыша (рис. 10.2).

У женщин первичные овоциты формируются еще до рождения и сохраняются всю жизнь. Лишь постепенно некоторые из них начинают переходить к созреванию и дают яйцеклетки (за период половой зрелости созревают около 400 яйцеклеток). Это значит, что различные неблагоприятные факторы, действию которых подвергается в течение жизни женский организм, могут сказаться на их дальнейшем развитии. Ядовитые вещества (в том числе никотин и алкоголь) могут проникнуть в овоциты и вызвать в дальнейшем нарушение нормального развития будущего потомства.

Яйцеклетки неподвижны, имеют шарообразную или вытянутую форму. Они содержат все типичные клеточные органоиды, но строение их отличается от строения соматических клеток. Они обычно значительно крупнее; внутриклеточная структура и состав цитоплазмы в них специфичны для каждого вида животных, чем обеспечиваются видовые (а нередко и индивидуальные) особенности развития. В яйцеклетках содержится ряд веществ, необходимых для формирования зародыша. В первую очередь это питательный материал — желток (рис. 10.3).

В зависимости от количества желтка и характера его распределения различают яйцеклетки (яйца) трех основных типов: изолецитальные, телолецитальные и центролецитальные.

Изолецитальные яйца содержат немного желтка, и он распределен равномерно по всей клетке. Такие яйца встречаются у иглокожих, низших хордовых и млекопитающих.

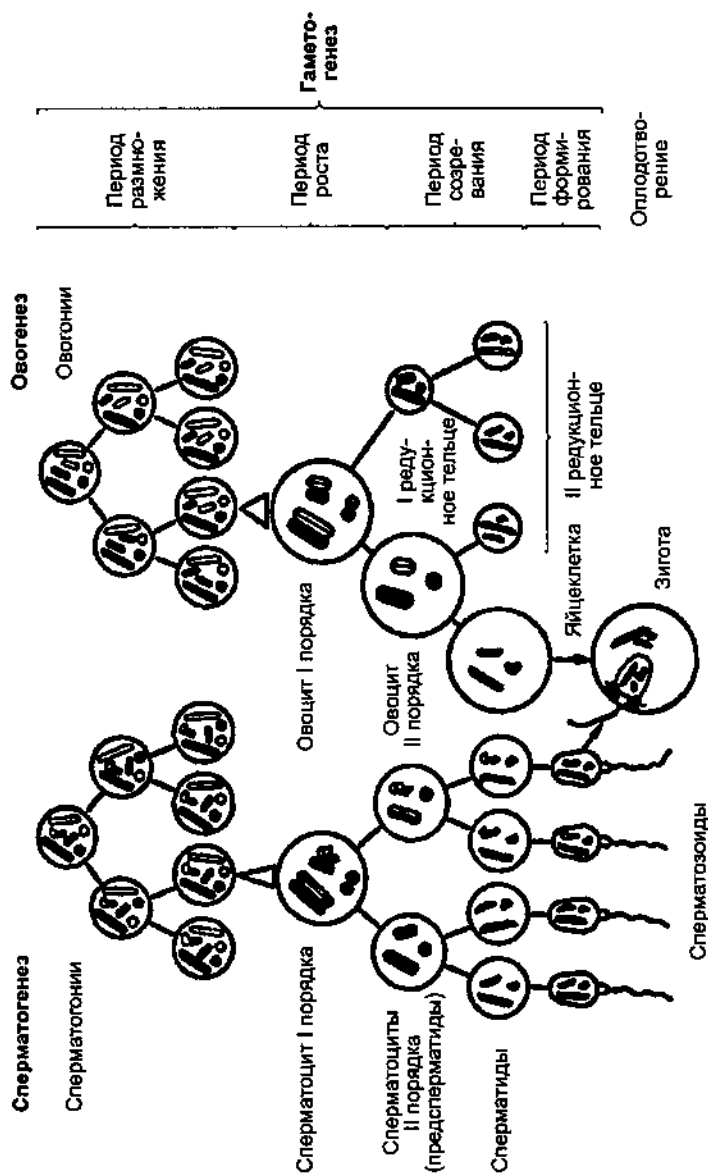


Рис. 10.2. Схемы сперматогенеза и овогенеза

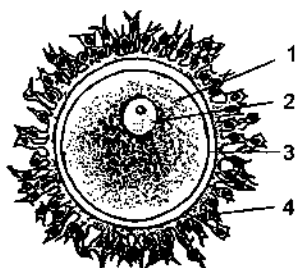


Рис. 10.3. Строение яйцеклетки млекопитающего

1 — цитоплазма, 2 — ядро, 3 — оболочка, 4 — фолликулярные клетки

Телолейтальные яйца характерны для моллюсков, рыб, земноводных, пресмыкающихся и птиц. Они содержат большое количество желтка, сосредоточенного на одном из полюсов — вегетативном. Противоположный полюс, содержащий ядро и цитоплазму без желтка, называют анимальным.

В центролейтальных яйцах желток находится в центре клетки, а цитоплазма расположена на периферии (яйца насекомых).

Яйцеклетка покрыта оболочками, которые выполняют защитные функции, обеспечивают необходимый тип обмена веществ, а у плацентарных млекопитающих служат для внедрения зародыша в стенку матки.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение гаметогенеза.
2. Где происходит развитие гамет у многоклеточных животных?
3. Что такое гермафродитизм?
4. У каких организмов в норме встречается гермафродитизм?
5. Какие периоды различают в сперматогенезе? Какие процессы происходят во время каждого из них?
6. Назовите принципиальное отличие сперматогониев и сперматоцитов от сперматозоидов?
7. Как организован сперматозоид?
8. Чем достигается устойчивость сперматозоидов к неблагоприятным условиям среды?

9. Как происходит овогенез?
10. Какую функцию выполняют полоциты?
11. Правильно ли говорить, что в яичниках находятся яйцеклетки?
12. Перечислите отличия овогенеза от сперматогенеза.
13. Как организована яйцеклетка?
14. Назовите типы яйцеклеток.
15. Как можно объяснить то, что у рыб и земноводных яйца телолецитальные, а у млекопитающих — изолецитальные?

Гаметогенез и двойное оплодотворение у покрытосеменных растений

У высших растений, за исключением мхов, большая часть жизненного цикла, так же как и у животных, представлена диплоидной фазой — стадией спорофита. На этом этапе в результате мейоза образуются гаплоидные клетки — микроспоры и мегаспоры, дающие начало мужскому (пыльца) и женскому (зародышевый мешок) гаметофитам, которые гаплоидны. В свою очередь, они формируют мужские и женские половые клетки (неподвижные спермии и яйцеклетки). Особые органы, в которых развиваются мужские и женские гаметы (т. е. антеридии и архегонии), отсутствуют.

Микроспорогенез

Микроспорогенез — процесс образования микроспор. Он совершается в гнездах пыльников тычинок — микроспорангиях. Там имеются диплоидные материнские клетки, которые делятся мейозом. В результате из каждой материнской клетки получаются четыре гаплоидные микроспоры. Каждая из них содержит плотную цитоплазму и крупное ядро. Микроспоры обычно еще внутри пыльника прорастают. При этом идет митотическое деление. В результате образуются маленькая репродуктивная клетка и большая вегетативная. Репродуктивная, или сперматогенная, является первой клеткой

мужского гаметофита. Из нее впоследствии развиваются два спермия. Мужской гаметофит называют пыльцой или пыльцевым зерном.

Снаружи пыльцевое зерно покрыто двойной оболочкой, имеющей несколько проростковых пор, прикрытых «пробочками». Пробочки состоят из веществ, способных растворяться в сахаристых растворах, выделяемых рыльцем. Дальнейшее прорастание пыльцы идет на рыльце пестика.

Мегаспорогенез

Мегаспорогенез — процесс образования мегаспор. Он осуществляется в семязачатках, развивающихся в завязи пестика. Самая существенная часть семязачатка — ядро (или нуцеллус), т. е. центральная многоклеточная часть, которая и является собственно мегаспорангием.

Одна из клеток нуцеллуса (материнская клетка мегаспорангия) начинает разрастаться. Она приступает к мейозу, образуя четыре гаплоидные клетки — мегаспоры. В дальнейшем три из них отмирают, сохраняется только одна. Из нее развивается (прорастает) женский гаметофит — зародышевый мешок. Мегаспора всегда гаплоидна и одноядерна.

Мегаспора сильно разрастается, и ее ядро претерпевает три последовательных митотических деления, в результате чего образуются восемь гаплоидных ядер, по четыре у каждого из полюсов. Три ядра у каждого полюса обособляются в клетки. На полюсе, близком к пыльцевходу, обособляются женская гамета — яйцеклетка и две клетки-спутницы (синергиды). В совокупности они формируют яйцевой аппарат. Три клетки на противоположном конце называются антиподами. Два оставшихся свободных ядра (полярные ядра) перемещаются к центру зародышевого мешка и сливаются, давая одну центральную клетку, так называемое вторичное диплоидное ядро зародышевого мешка.

Двойное оплодотворение

Двойное оплодотворение у покрытосеменных растений было открыто русским ученым С. Г. Навашиным в 1898 году.

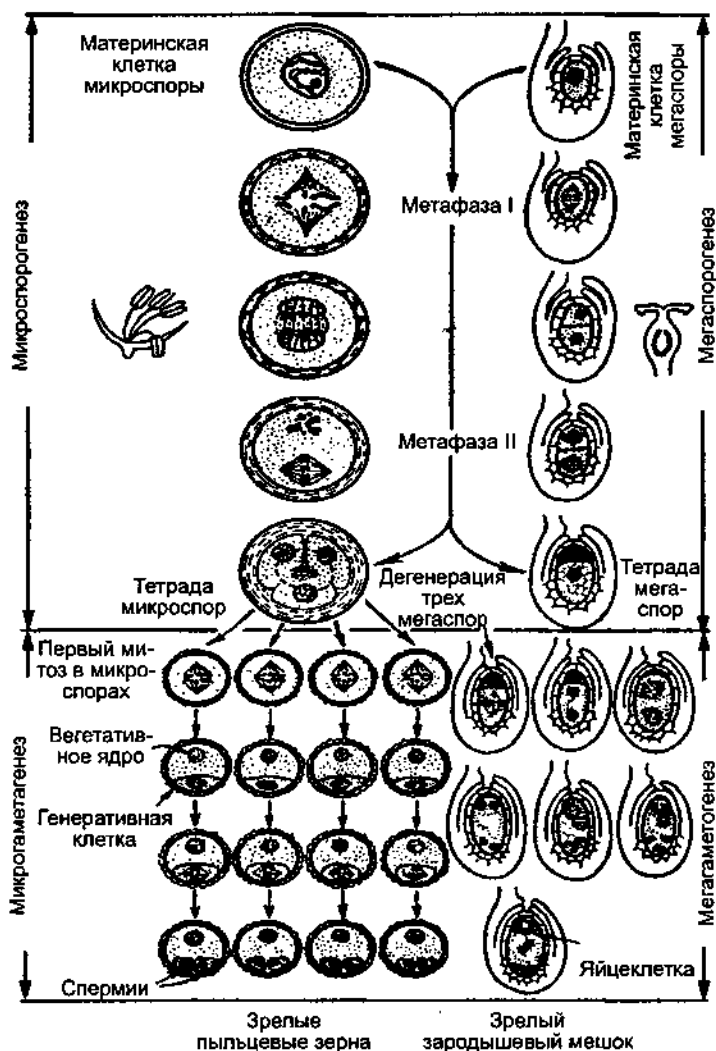


Рис. 10.4. Двойное оплодотворение у цветковых растений. Сравнительная схема развития мужских и женских половых клеток у цветковых растений

При попадании пыльцевого зерна на рыльце пестика оно прорастает. Вегетативная клетка образует пыльцевую трубку, в которую переходит содержимое пыльцы. Репродуктивная клетка делится митозом (иногда еще до попадания на рыльце) и образует два гаплоидных спермия. Пыльцевая трубка через пыльцевход проникает в семязачаток и далее в зародышевый мешок. Она достигает одной из синергид, проникает в нее и там разрывается. Спермии освобождаются. Один из них (оплодотворяющая клетка) сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу ($2n$) — диплоид, начало спорофазы. Второй спермий сливается со вторичным диплоидным ядром, т. е. центральной диплоидной клеткой зародышевого мешка. В результате образуется триплоидная клетка. Клетки-синергиды и антиподы рассасываются. Так происходит двойное оплодотворение. В результате из зиготы образуется зародыш семени (диплоидный), из триплоидной клетки — эндосперм семени ($3n$), из семязачатка — семя, из покрова семязачатка — кожура семени, а из завязи — плод (рис. 10.4, 10.5).

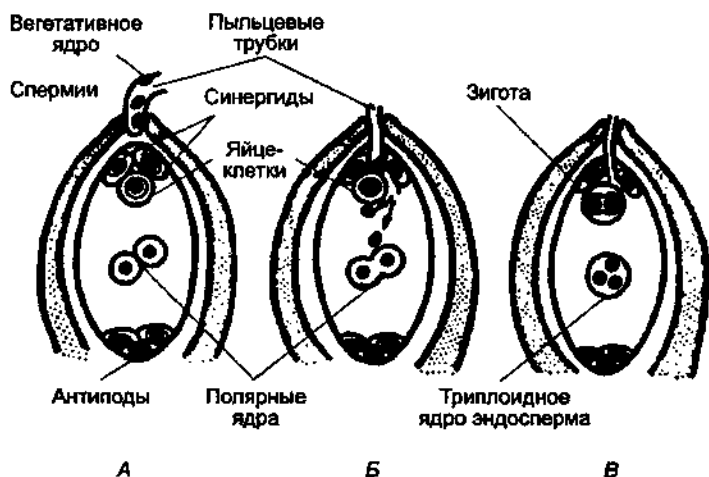


Рис. 10.5. Три стадии двойного оплодотворения у цветковых растений

Вопросы и задания для самопроверки

1. Чем отличаются спорофит и гаметофит у растений?
2. Можно ли говорить, что половые клетки образует спорофит?
3. Как происходит микроспорогенез у покрытосеменных растений?
4. Как называют мужской гаметофит?
5. Опишите строение пыльца.
6. Где проходит мегаспорогенез у цветковых растений?
Что представляет собой нуцеллус?
8. Чем представлен женский гаметофит? Опишите его строение.
9. В чем можно найти сходство гаметогенеза у растений и животных?
10. Как происходит двойное оплодотворение? Почему оно получило такое название?
11. Что образуется в результате двойного оплодотворения?

ГЛАВА 11. ОСЕМЕНЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ

Ряд процессов, обуславливающих встречу мужских и женских гамет у животных, называется *осеменением*. Различают осеменение внутреннее и наружное. Наружное встречается у многих животных, живущих в воде. В этом случае яйца и сперматозоиды выделяются в окружающую среду, где и происходит их слияние. При этом нет необходимости во встрече партнеров, но необходимо большое количество гамет, так как большая их часть гибнет от неблагоприятных условий среды (солевого состава, поедания хищниками, выбрасывания на сушу и т. п.). Внутреннее осеменение характерно для обитателей суши, где отсутствуют условия для сохранения и встречи гамет во внешней среде. При этой форме осеменения сперматозоиды во время полового акта вводятся в половые пути самки.

Оплодотворение — соединение двух гамет, в результате чего образуется оплодотворенное яйцо, или зигота, — начальная стадия развития нового организма.

Оплодотворение влечет за собой два важных следствия: активацию яйца, т. е. побуждение к развитию, и образование диплоидного ядра зиготы в результате слияния гаплоидных ядер половых клеток, несущих генетическую информацию двух родительских организмов.

Встрече гамет способствует то, что яйцеклетка выделяет в окружающую среду химические вещества — гамоны, активирующие сперматозоиды.

В оболочке яйцеклетки некоторых животных существует крошечное отверстие — микропиле, через которое проникает сперматозоид. У большинства видов оно отсутствует, а проникновение сперматозоида осуществляется благодаря акросомной реакции. Расположенная на переднем конце сперматозоида акросомная область окружена мембраной. При контакте с яйцом оболочка акросомы разрушается. Из нее выбрасывается акросомная нить и выделяются ферменты, растворяющие оболочку яйцеклетки и фолликулярные клет-

ки, окружающие яйцо. Акросомная нить проникает через растворенную зону яйцевых оболочек и сливается с мембраной яйцеклетки. В этом месте из цитоплазмы яйцеклетки образуется воспринимающий бугорок. Он захватывает ядро, центриоли и митохондрии сперматозоида и увлекает их в глубь яйца. Плазматическая мембрана сперматозоида встраивается в поверхностную мембрану яйца.

Проникновение сперматозоида в яйцеклетку изменяет ее обмен веществ. Повышается проницаемость клеточной мембраны, усиливается поглощение из внешней среды фосфора и калия, выделяется кальций, увеличивается обмен углеводов, активируется синтез белка. У ряда животных возрастает потребность в кислороде. Увеличивается вязкость цитоплазмы. На поверхности отслаивается оболочка оплодотворения. Между ней и поверхностью яйца образуется свободное пространство, заполненное жидкостью. Под ним образуется оболочка, которая обеспечивает скрепление клеток, возникающих в результате дробления оплодотворенного яйца. После образования оболочки оплодотворения другие сперматозоиды уже не могут проникнуть в яйцеклетку.

Важнейшим моментом в процессе оплодотворения является слияние ядер. Ядро сперматозоида в цитоплазме яйца набухает и достигает величины ядра яйцеклетки. Ядра перемещаются навстречу друг другу и сливаются. В результате восстанавливается диплоидный набор хромосом, после чего клетка приступает к дроблению.

В яйцеклетку, как правило, проникает один сперматозоид (моноспермия). Однако у насекомых, рыб, птиц и некоторых других животных их может попасть несколько. Это явление получило название полиспермии. Но при этом с ядром яйцеклетки сливается ядро только одного сперматозоида. Ядра других подвергаются разрушению. Однако для оплодотворения необходимо большое число сперматозоидов. Это связано с тем, что вместе со сперматозоидами выделяются и ферменты, необходимые для проникновения сперматозоидов в яйцеклетку. Если сперматозоидов выделяется мало, то ферментов оказывается недостаточно, и оплодотворение не наступает.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое осеменение? Назовите виды осеменения.
2. Для каких организмов характерно внешнее, а для каких — внутреннее осеменение? Почему?
3. В чем, по-вашему, состоит недостаток внешнего осеменения?
4. Что такое оплодотворение? Какие следствия влечет оно за собой?
5. Что способствует встрече гамет?
6. Опишите процесс проникновения сперматозоида в ядро.
7. Что происходит с яйцеклеткой после проникновения в нее сперматозоида?
8. Какой момент можно назвать важнейшим в процессе оплодотворения? В чем его смысл?
9. Что произойдет, если в клетку проникает не один, а несколько сперматозоидов? Как называется такой процесс?
10. Что произойдет, если выделяется мало сперматозоидов? Почему?

ГЛАВА 12. ПАРТЕНОГЕНЕЗ

Особую форму полового размножения представляет собой партеногенез, т. е. развитие организмов из неоплодотворенных яйцеклеток. Эта форма размножения была обнаружена в середине XVIII века швейцарским натуралистом Ш. Бонне. У растений этот процесс носит название апомиксиса.

В природе естественный партеногенез встречается у ряда растений (одуванчик, ястребинка), червей, насекомых, ракообразных. Он может быть гаплоидным и диплоидным. При гаплоидном (или генеративном) партеногенезе новый организм развивается из гаплоидной яйцеклетки. Получающиеся при этом особи могут быть только мужскими, только женскими или теми и другими. Это зависит от хромосомного определения пола. Например, у пчел, паразитических ос, клещей самцы появляются в результате партеногенеза. У дафний самки диплоидны, а самцы гаплоидны. В благоприятных условиях у дафнии не происходит мейоза, яйцеклетки диплоидны. Они развиваются без оплодотворения и дают начало самкам. Это пример диплоидного, или соматического, партеногенеза. У скальных ящериц перед мейозом происходит митотическое увеличение числа хромосом в клетках половых желез. Далее клетки проходят нормальный цикл мейоза, и в результате образуются диплоидные яйцеклетки, которые без оплодотворения дают начало новому поколению, состоящему только из самок.

У некоторых животных любое яйцо способно развиваться как без оплодотворения, так и вследствие его. Это так называемый факультативный партеногенез. Он встречается у пчел, муравьев, коловраток, у которых из оплодотворенных яиц развиваются самки, а из неоплодотворенных — самцы. У этих животных партеногенез возник как приспособление для регуляции численного соотношения полов.

У многих видов партеногенез носит циклический характер. У тлей, дафний, коловраток в летнее время существуют лишь самки, размножающиеся партеногенетически, а осенью партеногенез сменяется размножением с оплодотворением. Циклический партеногенез исторически развивался у видов

животных, которые погибали в большом количестве. Широко распространен партеногенез у личиночных стадий сосальщиков и других паразитов, что обеспечивает их интенсивное размножение и выживание, несмотря на массовую гибель на различных этапах жизненного цикла.

При облигатном, т. е. обязательном, партеногенезе яйца всегда развиваются без оплодотворения (например, у кавказской скальной ящерицы). Это характерно для животных, у которых затруднена встреча особей разного пола.

Установлено существование естественного партеногенеза у птиц. У одной из пород индеек многие яйца развиваются партеногенетически, причем из них появляются только самцы.

Кроме естественного (природного), существует и искусственный партеногенез. В этом случае активация яйцеклетки может быть вызвана не касанием сперматозоидов, а различными другими воздействиями: механическими, химическими, электрическими, тепловыми и т. п. Московскому биологу Б. Л. Астаурову (1904–1974) удалось разработать промышленный способ получения партеногенетического потомства у тутового шелкопряда.

В настоящее время показана возможность активизации неоплодотворенных яиц млекопитающих (кролика и даже человека).

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение партеногенеза. Есть ли разница между партеногенезом и апомиксисом?
2. Что представляет собой генеративный партеногенез?
3. Что происходит в случае соматического партеногенеза у дафний? А у скальных ящериц?
4. У каких видов встречается факультативный партеногенез? С чем это связано?
5. У каких видов партеногенез носит циклический характер? С чем это связано?
6. Назовите случаи, в которых может встречаться облигатный партеногенез.
7. Чем можно вызвать искусственный партеногенез?

ГЛАВА 13. БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Половое размножение является источником изменчивости, обуславливающей широкие возможности приспособления организмов к среде обитания. В этом преимущество полового размножения перед вегетативным и спорообразованием, при котором новый организм почти целиком повторяет особенности родительского. Если при половом размножении возникают неудачные комбинации признаков, то такие организмы гибнут в результате естественного отбора. Выживают же организмы, имеющие наиболее благоприятные комбинации наследственных свойств, что ведет к прогрессивной эволюции. Благодаря этой биологической роли половое размножение нашло широкое распространение и занимает ведущее положение в природе, несмотря на определенные трудности его осуществления.

Вопросы и задания для самопроверки

1. В чем биологический смысл полового размножения?
2. Укажите преимущества полового размножения перед бесполом.
3. Почему при выведении новых сортов растений используют половое размножение, а при разведении сорта — вегетативное?

ГЛАВА 14. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Полный цикл развития каждой особи, в основе которого лежит реализация наследственной информации на всех стадиях существования в определенных условиях внешней среды, называется онтогенезом. Он начинается образованием зиготы (при половом размножении) и заканчивается смертью.

В онтогенезе выделяют два основных периода — эмбриональный и постэмбриональный.

Эмбриональный период

Эмбриональный период, или эмбриогенез, начинается с образования зиготы и делится на стадии зиготы, дробления, бластулы, гастрюлы (образования зародышевых листиков), гисто- и органогенеза. Заканчивается он рождением или выходом из яйцевых или зародышевых оболочек.

Стадия зиготы

Зигота, образуемая в результате слияния женской и мужской гамет, представляет собой одноклеточную стадию развития многоклеточного организма. В зиготе удается проследить значительные перемещения цитоплазмы, в результате чего определяются участки, из которых в дальнейшем развиваются те или иные органы и ткани. У ряда видов животных уже в зиготе осуществляется интенсивный синтез белка, для которого на начальных стадиях служит и-РНК, синтезированная еще во время овогенеза, но одновременно синтезируется и новая и-РНК.

Дробление

Начальный этап развития оплодотворенного яйца носит название дробления. Характер его обусловлен типом яйцеклетки. В изолецитальных, бедных желтком яйцах наблюдается равномерное дробление, в результате которого образуется 2, 4, 8, 16 и т. д. бластомеров. В результате последовательных

дроблений формируются группы клеток, тесно прилегающих друг к другу. У некоторых животных такой зародыш напоминает ягоду шелковицы или малины. Он получил название морулы.

В теллецитальных яйцах, богатых желтком, дробление может быть полным (равномерным и неравномерным) и неполным. Бластомеры вегетативного полюса из-за обилия желтка всегда отстают в темпе дробления от бластомеров анимального полюса. Полное, но неравномерное дробление характерно для амфибий. У рыб, птиц и некоторых других животных дробится лишь часть яйца, расположенная на анимальном полюсе. Происходит неполное, частичное дробление. Часть желтка остается вне бластомеров, которые располагаются на желтке в виде диска.

У млекопитающих желтка в яйцах мало, поэтому происходит полное дробление, но неравномерное. В различных бластомерах оно идет с разным ритмом, можно наблюдать стадии 2, 3, 6, 7, 9 и т. д. бластомеров (рис. 14.1).



Рис. 14.1. Типы дробления яиц

А — полное равномерное, Б — полное неравномерное,
В — неполное (частичное)

В процессе дробления число бластомеров увеличивается, но они не вырастают до размеров исходной клетки, а с каждым дроблением становятся мельче. Это объясняется тем, что митотические циклы дробящейся зиготы не имеют типичной интерфазы: пресинтетический период отсутствует, а синтетический начинается еще в телофазе предшествующего митоза. Во время дробления митозы быстро следуют один за другим, и к концу периода весь зародыш незначительно крупнее зиготы. В зиготе и бластомерах сравнительно мелкие ядра и сравнительно большое количество цитоплазмы. Дробление заканчивается образованием бластулы.

Стадия бластулы

В клетках бластулы устанавливается типичное для каждого вида животных ядерно-цитоплазматическое соотношение, и, начиная с бластулы, клетки зародыша принято называть не бластомерами, а эмбриональными клетками. В силу накопления продуктов жизнедеятельности бластомеров между ними появляется полость, называемая бластоцель, или первичная полость. При полном равномерном дроблении (как у ланцетника) бластула имеет вид пузырька со стенкой в один слой клеток, который назван бластодермой. Стадию бластулы проходят зародыши всех типов животных (рис. 14.2).

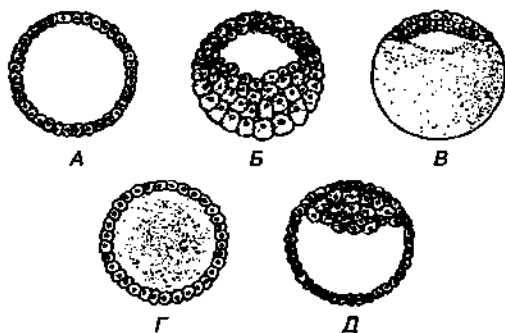


Рис. 14.2. Различные типы бластул:

А — целобластула, Б — амфибластула, В — дискобластула,
Г — перибластула, Д — бластоциста

Гастроуляция

У всех многоклеточных животных за стадией бластулы следует стадия гастротулы, которая представляет собой сложный процесс перемещения эмбрионального материала с образованием двух или трех слоев тела зародыша, называемых зародышевыми листками. В процессе гастротуляции различают два этапа:

- образование экто- и энтодермы (двуслойный зародыш);
- образование мезодермы (трехслойный зародыш).

Образование экто- и энтодермы

У животных с изолецитальным типом яиц гастрюляция идет путем *инвагинации* (впячивания). Вегетативный полюс бластулы впячивается внутрь, противоположные полюса бластодермы почти смыкаются. Бластоцель исчезает полностью или почти полностью, и из шара возникает двуслойный зародыш. Внешний слой клеток носит название эктодермы (наружного листка), а внутренний — энтодермы (внутреннего листка). Образующаяся полость называется гастроцелем или первичной кишкой, а вход в нее — бластопором или первичным ртом. У первичноротых (большинство типов беспозвоночных) бластопор превращается в окончательный рот, а у вторичноротых (иглокожие и хордовые) из него формируется анальное отверстие либо он зарастает, а рот образуется на противоположном конце тела.

Гастрюляция происходит не только путем инвагинации. Другими ее способами являются *деляминация* (расслоение), *эпиболия* (обрастание) и *иммиграция* (проникновение внутрь).

Образование гастрюлы путем *иммиграции* характерно для кишечнополостных. При этом клетки бластодермы активно перемещаются в бластоцель. *Эпиболия* встречается у животных, имеющих телолецитальные яйца. При этом мелкие клетки анимального полюса делятся и покрывают снаружи крупные, богатые желтком клетки вегетативного полюса, которые и становятся внутренним слоем. При *деляминации* клетки зародыша делятся параллельно его поверхности, образуя наружный и внутренний зародышевые листки (рис. 14.3).

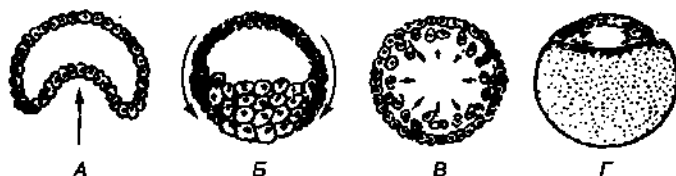


Рис. 14.3. Схема различных механизмов гастрюляции:

А — инвагинация, Б — эпиболия, В — иммиграция, Г — деляминация

Чаще всего имеет место смешанный тип гастрюляции, когда одновременно происходит и выпячивание, и обрастание, и миграция. Так протекает, например, гастрюляция у земноводных.

На стадии двух зародышевых листков заканчивается развитие губок и кишечнополостных. У всех организмов, относящихся к типам, стоящим на более высоких ступенях эволюции, развивается третий зародышевый листок.

Образование мезодермы

Третий зародышевый листок (средний) называется *мезодермой*. Он образуется между наружным и внутренним листками.

Различаются два основных способа образования мезодермы — телобластический и энтероцельный. *Телобластический* встречается у многих беспозвоночных. Вблизи blastopore с двух сторон первичной кишки образуется по одной крупной клетке — телобласту. От них отделяются мелкие клетки, и образуется мезодерма.

Энтероцельный способ характерен для хордовых. В этом случае с двух сторон первичной кишки образуются выпячивания (карманы). Они полностью отшнуровываются от первичной кишки и разрастаются между экто- и энтодермой, образуя мезодерму (рис. 14.4).



Рис. 14.4. Схема образования мезодермы:

А — у первичноротых, Б — у вторичноротых; 1 — эктодерма, 2 — мезенхима, 3 — энтодерма, 4 — телобласт (А) и мезодерма (Б)

Гисто- и органогенез

Гистогенез — процесс образования тканей, *органогенез* — формирование органов.

Дифференцированный на три зародышевых листка зародыш дает начало всем тканям и органам. Из эктодермы развиваются ткани нервной системы, очень рано обособляющейся. У хордовых первоначально она имеет форму нервной пластинки (стадия нейрулы). Эта пластинка растет интенсивнее остальных участков эктодермы и затем прогибается, образуя желобок. Края желобка смыкаются, возникает нервная трубка, которая тянется от переднего конца к заднему. На переднем конце трубки затем формируется головной мозг. Кроме того, из эктодермы развивается наружный покров кожи — эпидермис и его производные (ногти, волосы, сальные и потовые железы, эмаль зубов, воспринимающие клетки органов слуха, обоняния, зрения и т. п.).

Из энтодермы развиваются эпителиальные ткани, выстилающие органы дыхательной, частично мочеполовой и пищеварительной систем, в том числе печень и поджелудочную железу.

Из мезодермы развивается скелетная мускулатура, органы выделения, а также костная, хрящевая и соединительная ткани, образующие вокруг хорды осевой скелет. Мезодерма дает также начало соединительной ткани внутренних органов, кровеносным сосудам, сердцу. Железы внутренней секреции имеют различное происхождение: эпифиз и гипофиз развиваются из закладок нервной системы, другие — из эктодермы. Надпочечники и половые железы являются производными мезодермы.

Органогенез завершается в основном к концу эмбрионального периода развития. Однако дифференцировка и усложнение органов продолжают и в постэмбриональном периоде.

Эмбриональное развитие организмов протекает по-разному у разных типов животных, но во всех случаях необходимая связь зародыша со средой обеспечивается специальными внезародышевыми органами, функционирующими временно и называемыми провизорными.

Для всех животных, яйца которых богаты желтком (рыбы, рептилии, птицы), характерен такой провизорный орган, как желточный мешок. В его стенки врастают кровеносные сосуды. Клетки стенки желточного мешка выделяют ферменты,

расщепляющие питательные вещества желтка. Это также первый кроветворный орган зародыша. У млекопитающих редуцированный желточный мешок входит в состав плаценты. Назначение провизорных органов — обеспечение жизненных функций зародыша в разнообразных условиях среды.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение онтогенеза. Какие основные периоды в нем выделяют?
2. С чего начинается и чем заканчивается эмбриональный период?
3. Что представляет собой зигота?
4. В чем биологический смысл неоднородности цитоплазмы зиготы?
5. Почему следующий за зиготой этап эмбриогенеза называют не делением, а дроблением?
6. Назовите виды дробления. От чего зависит вид дробления?
7. Перечислите отличия эмбриональных клеток от бластомеров.
8. Что представляет собой бластула? За счет чего она образуется?
9. Какие этапы различают в процессе гастрюляции?
10. Опишите формирование двухслойного зародыша путем инвагинации. У каких животных оно происходит?
11. Как организован двухслойный зародыш?
12. Во что превращается бластопор у первично- и вторичноротых животных?
13. Как происходят процессы деляминации, эпиболии, иммиграции?
14. Назовите способы образования мезодермы.
15. Какие ткани образуются из эктодермы?
16. Какие ткани образуются из энтодермы?
17. В образовании каких тканей принимает участие мезодерма?
18. Что такое провизорные органы?

Взаимное влияние частей развивающегося зародыша

Установлено, что первые этапы дифференциации определяются цитоплазмой зиготы. Вещества, накопленные при образовании яйцеклетки, располагаются в ее цитоплазме неравномерно. При дроблении дочерние клетки получают более или менее различные участки цитоплазмы материнской клетки. Таким образом, бластомеры, имея одинаковые хромосомные наборы, оказываются неравноценными по составу цитоплазмы. Эти первичные различия в составе цитоплазмы определяют начальные этапы клеточной дифференцировки. Однако начинается она не сразу. Например, у земноводных и иглокожих каждый из первых двух изолированных бластомеров может развиваться в самостоятельный организм. Следовательно, на этой стадии они равнонаследственны (тотипотентны). Было установлено, что у тритона тотипотентность сохраняется до стадии 16 бластомеров, у кроликов — до стадии 4 бластомеров. О существовании подобной тотипотентности в бластомерах человека говорят случаи рождения двух, четырех и даже семи однойяйцевых близнецов.

При дальнейшем развитии зародышевые клетки, начиная со стадии бластулы, эти свойства теряют. Начинается дифференцировка, но клетки при этом полностью сохраняют генетическую информацию.

Взаимодействие частей развивающегося организма. Эмбриональная индукция

Изолированные бластомеры способны дать полноценный организм. Но если один из бластомеров убить, не изолировав при этом от другого, то полноценный организм не развивается. Причина заключается в том, что погибший бластомер оказывает влияние на живой и препятствует нормальному развитию.

По мере развития зародыша усиливаются связи между клетками и возрастает их влияние друг на друга. Это убедительно доказывают опыты по пересадке частей зародыша. Например, работами Г. Шлемана еще в начале XX века было показано, что при нормальном развитии тритона спинная

эктодерма гастрюлы превращается в зачаток нервной трубки, но если ее пересадить на брюшную сторону зародыша, то развивается кожа живота. Следовательно, на стадии ранней гастрюлы судьба зачатков еще не определена. Однако если у зародыша на стадии поздней гастрюлы взять участок эктодермы, который должен развиваться в нервную трубку, и пересадить в эктодерму брюшной стороны другого зародыша на той же стадии развития, то в месте пересадки начинает развиваться сначала нервная трубка, а затем и весь комплекс осевых органов. Г. Шпеман назвал это явление эмбриональной индукцией, во время которой пересаженный участок играет роль организатора, направляющего развитие окружающих клеток. Таких организационных центров в зародыше существует несколько.

На развитие зародыша влияют и условия внешней среды, например достаточное снабжение кислородом для моллюсков, рыб, амфибий. У млекопитающих эмбриональное развитие находится в полной зависимости от материнского организма. Попавшие из крови матери в зародыш многие лекарственные препараты, токсины паразитов, никотин, алкоголь приводят к снижению жизнеспособности эмбриона и рождению детей с различными заболеваниями и уродствами.

Экспериментальное изучение развития животных привело к представлению о так называемых критических периодах развития. Этим термином обозначают периоды, когда зародыш наиболее чувствителен к повреждению разнообразными факторами. Так, в развитии рыб выделено три таких периода: в начале или середине дробления, в начале гастрюляции и при формировании осевых органов. Все они совпадают с переходом от данного периода развития к другому, с изменениями условий существования зародыша. В отношении развития человека большое значение имеют следующие критические периоды: 6–7 сутки после зачатия, конец второй недели беременности и роды.

Целостность организма

Организм развивается как целостная система в единстве с условиями среды. В его развитии можно выделить три группы

факторов, определяющих развитие зародыша: генетические факторы, взаимодействие частей зародыша и воздействие внешних по отношению к зародышу факторов.

Генетические факторы запрограммированы в ядре. В любой клетке работает только часть генома.

Взаимодействие частей зародыша начинается с того, что возникают различные виды клеток за счет неоднородности цитоплазмы в яйцеклетке. От этого зависит первичная дифференцировка. Дальнейшее усложнение и формирование частей тела достигается благодаря взаимодействию между клетками. На определенных стадиях развития клетки зародыша приобретают способность реагировать на индуцирующее влияние других клеток образованием определенных структур (эмбриональная индукция). Таким образом, онтогенез на этом этапе развития направляется взаимодействием между частями организма.

Внешними для зародыша могут быть различные факторы физической и химической природы, такие как изменение температуры, поступление кислорода, действие лучистой энергии, лекарственных веществ, токсинов паразитических организмов, никотина, алкоголя и др.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Чем определяются первые этапы дифференцировки?
2. Как доказать, что несколько первых бластомеров тотипотентны?
3. Что такое эмбриональная индукция? Как доказывается ее наличие?
4. Что, кроме организационных центров, может влиять на развитие зародыша?
5. Что называют критическими периодами развития?
6. Какие критические периоды развития существуют для рыб? А для человека?
7. Какие факторы в совокупности определяют развитие зародыша?

Постэмбриональное развитие. Старение и смерть

Постэмбриональное развитие

Большие различия онтогенеза наблюдаются в постэмбриональном периоде развития. Существуют непрямой и прямой типы онтогенеза. Непрямое развитие встречается в личиночной форме, а прямое — в неличиночной и внутриутробной.

Непрямое развитие называется развитием с метаморфозом. В этом случае зародышевый период развития заканчивается рождением личинки, которая иногда совершенно не похожа на взрослый организм. В таком случае говорят о полном превращении (бабочки, мухи, комары, стрекозы). У насекомых с неполным превращением происходит постепенное изменение личинки, сходной со взрослым организмом, сопровождающееся увеличением в размере (кузнечик).

Часто у личинок развиваются специальные личиночные (провизорные) органы, исчезающие в процессе развития.

Личинки ведут активный образ жизни, сами добывают пищу. Как правило, условия жизни личинки и взрослой особи сильно отличаются.

Неличиночный тип развития имеет место у пресмыкающихся, рыб, птиц, а также беспозвоночных, яйца которых богаты желтком, т. е. питательным материалом, достаточным для завершения онтогенеза. Питание, дыхание и выделение у этих зародышей также осуществляется развивающимися у них провизорными органами.

Внутриутробный тип развития характерен для высших млекопитающих и человека. Яйцеклетка при этом типе развития почти не содержит питательного материала. Все жизненные функции зародыша осуществляются через материнский организм. В связи с этим из тканей матери и зародыша образуются сложные провизорные органы, в первую очередь плацента.

Старение и смерть организмов

Продолжительность жизни является видовым признаком. В разное время у разных видов начинаются закономерные

возрастные изменения, снижающие адаптационные возможности организма и повышающие вероятность смерти.

Процесс старения затрагивает все уровни организации живого. На молекулярном уровне происходит накопление изменений в молекулах ДНК, меняется синтез РНК и белков, затрагивается энергетический обмен и т. д. На клеточном уровне уменьшается митотическая активность клеток, нарушается транспорт веществ через мембраны, а следовательно, изменяется и функционирование клеточных органоидов. На уровне целого организма ослабляется функция всех систем (нервной, эндокринной, сосудистой и др.).

Существует несколько гипотез о механизмах старения. Согласно одним, старение — запрограммированный процесс, в результате которого активность генома снижается с возрастом. Другие предполагают, что старение происходит вследствие накопления повреждений генетического аппарата клетки в ходе онтогенеза.

Старение организмов неизбежно приводит к прекращению жизнедеятельности организма — его смерти. У многоклеточных организмов смерть приводит к возникновению мертвого тела. У одноклеточных индивидуальная жизнь особи, как правило, прекращается в результате ее деления и образования двух новых.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Перечислите основные типы онтогенеза.
2. Что происходит при непрямом развитии? У каких организмов оно встречается? Что такое полное и неполное превращение?
3. В чем вы видите биологический смысл того, что личинка может сильно отличаться от взрослой особи?
4. Является ли закономерным процесс старения?
5. Что происходит в процессе старения на разных уровнях организации живого?
6. Какие существуют гипотезы, объясняющие механизмы старения?
7. Различается ли понятие смерти у многоклеточных и одноклеточных организмов?

Часть III

ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ

ГЛАВА 15. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ГЕНЕТИКИ. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ГИБРИДОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Генетика изучает два неразрывных свойства живых организмов — наследственность и изменчивость.

Наследственность — свойство организмов повторять в ряду поколений сходные признаки и обеспечивать специфический характер индивидуального развития в определенных условиях среды.

Изменчивость — свойство организмов изменять наследственные задатки, а также по-разному проявлять их в процессе развития организма при взаимодействии с внешней средой.

Процесс передачи наследственной информации от одного поколения к другому называется наследованием. Оно может изменяться в зависимости от способа размножения — бесполого или полового.

Совокупность наследственных задатков организма (генов) называется генотипом. *Генотип* представляет собой систему взаимодействующих генов, которые проявляются фенотипически (в виде внешних признаков) в зависимости от условий существования.

Наследственные задатки определяют элементарные признаки организма — фены. Совокупность всех признаков организма носит название *фенотипа*.

Генетика изучает закономерности наследования признаков. Главный элемент генетического анализа — гибридологический метод, или метод скрещивания. Он был разработан

австрийским естествоиспытателем Г. Менделем в 1865 г. Основные принципы его следующие:

1. Скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному виду.
2. Скрещиваемые организмы должны четко различаться по отдельным признакам.
3. Изучаемые признаки должны быть постоянны, т. е. воспроизводиться из поколения в поколение при скрещивании в пределах родительской формы.
4. Необходимы характеристика и количественный учет всех классов расщепления, если оно наблюдается у гибридов первого и последующих поколений.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение наследственности.
2. Что такое наследование?
3. Что такое изменчивость?
4. Что представляет собой генотип?
5. Почему говорят, что генотип определяет фенотип?
6. Что является главным элементом генетического анализа?
7. Перечислите основные принципы гибридологического метода.

ГЛАВА 16. ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ

Моногибридное скрещивание. Правило чистоты гамет

Первый и второй законы Менделя. Правило чистоты гамет

Первый и второй законы Менделя были выведены для скрещивания организмов, различающихся по одному признаку. Такое скрещивание называется *моногибридным*.

Мендель работал с самоопыляющимся растением — горохом садовым. Убедившись в постоянстве исследуемых признаков при самоопылении, он скрестил растения, различающиеся по отдельным признакам, получил от них семена и высеял их. Таким образом он вырастил *гибриды первого поколения*, обозначаемые F_1 . Эти растения оказались единообразными по каждому из признаков (форма семян, окраска семенной кожуры, окраска семядолей и т. д.). В F_1 было зарегистрировано лишь одно из пары альтернативных проявлений каждого признака, названное *доминантным*. На этом основании был сформулирован *первый закон Менделя* — *закон единообразия гибридов первого поколения*, а также правило доминирования: при скрещивании организмов, различающихся вариантами одного признака, в первом поколении проявляется лишь один из пары альтернативных признаков, называемый доминантным.

Гибриды F_1 подвергались самоопылению, и образовавшиеся семена были вновь посеяны. Так было получено второе поколение гибридов, или F_2 . Среди гибридов F_2 обнаружилось расщепление по каждому из признаков, т. е. у части гибридов F_2 вновь появились признаки, не обнаруженные у гибридов F_1 . Эти признаки были названы рецессивными. Соотношение потомков с доминантным и рецессивным проявлением признака оказалось очень близким к $3/4 : 1/4$. Это соотношение *выражает второй закон Менделя* — *закон расщепления*.

Если обозначить задатки доминантного признака как A , а альтернативного ему рецессивного как a , то весь ход проделанного опыта можно представить в виде схемы (рис. 16.1).

Каждая из родительских форм содержала задатки только одного типа, т. е. родительские формы были гомозиготны по данному признаку и, соответственно, образовали гаметы либо A , либо a .

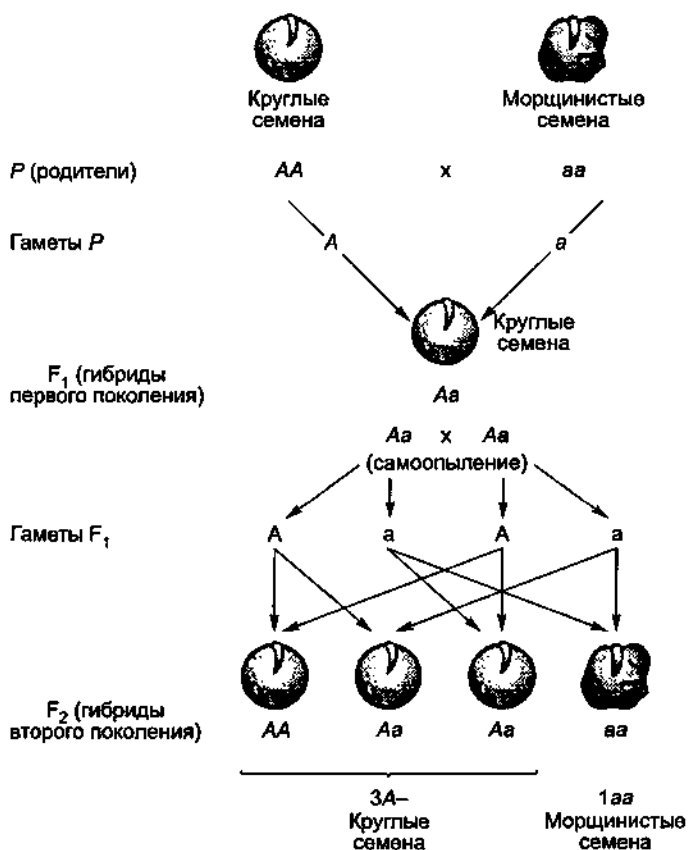


Рис. 16.1. Наследование задатков в моногибридном скрещивании

Гомозиготным называется организм, произошедший от слияния гамет, несущих единообразные наследственные задатки.

Гибриды F_1 образуются в результате слияния гамет с задатками альтернативных признаков, т. е. гибриды F_1 гетерозиготны. *Гетерозиготными* называются организмы, произошедшие от слияния гамет, несущих различные наследственные задатки.

Полученное в F_2 соотношение 3 : 1 — это расщепление по фенотипу, т. е. по исследуемому признаку. Но группа растений с доминантным признаком неоднородна. Часть из них (Aa) при дальнейшем самоопылении расщепляется в F_3 , а другая (AA) не расщепляется. Эти два фенотипа растений количественно соотносятся как $2Aa : 1AA$ и, как принято говорить, различаются по генотипу, т. е. по наследственным задаткам (генам).

Таким образом, в случае *полного доминирования* расщепление по генотипу $1AA : 2Aa : 1aa$ не совпадает с расщеплением по фенотипу — $3A : 1a$. Прочерк означает, что генотипы AA и Aa имеют одинаковое фенотипическое проявление, объединены и записываются в виде $A-$ (*фенотипический радикал*).

Исходя из сказанного, *второй закон Менделя* можно сформулировать следующим образом: при скрещивании двух гетерозигот в потомстве наблюдается расщепление по фенотипу 3 : 1.

Расщепление по генотипу и фенотипу может совпадать, когда признак проявляет *неполное доминирование*, т. е. наблюдается его промежуточное выражение у гетерозигот по сравнению с обеими родительскими формами. Например при наследовании красной и белой окраски цветков ночной красавицы гетерозиготные растения имеют розовые цветки. В F_2 наблюдается расщепление в соотношении $1AA$ (красные) : $2Aa$ (розовые) : $1aa$ (белые). Таким образом, в отличие от полного доминирования, при доминировании неполном расщепление по фенотипу совпадает с расщеплением по генотипу.

В настоящее время вместо менделевского термина «задаток» принят термин «ген», а для реального состояния гена (A или a) — термин «аллель».

Аллельными генами, или *аллелями*, называются гены, расположенные на одних и тех же участках гомологичных хромосом и отвечающие за проявление одного и того же признака.

Биологический механизм, обеспечивающий расщепление признаков в потомстве гетерозиготного гибрида, — мейоз, который обуславливает закономерное расхождение гомологичных хромосом (отцовской и материнской) с находящимися в них аллелями при образовании гамет. Это обеспечивает, в свою очередь, образование гетерозиготой Aa гамет A и a в равных количествах (так называемое *правило чистоты гамет*).

Правило чистоты гамет гласит, что каждая из гомологичных хромосом, расходящихся в мейозе в разные гаметы, содержит только один аллель гена.

Расщепление происходит при образовании гамет, а анализ его проводится на диплоидных организмах.

Между этими двумя моментами протекают длительные и сложные процессы развития организма, на которые действует множество независимых друг от друга условий. Благодаря этому проявление закона расщепления носит вероятностный, или статистический, характер.

Нарушения самих мейотических делений также могут вызвать отклонение от закономерного появления гамет в соотношении $1 : 1$ и, как следствие этого, изменение фенотипических классов в расщеплении.

Одна из наиболее обычных причин, которая может вызвать отклонения от менделевских количественных закономерностей расщепления, — неодинаковая жизнеспособность зигот разных генотипов. Так, среди норок встречаются особи с серебристо-соболиным окрасом меха. Такие норки при скрещивании между собой всегда дают потомство, расщепляющееся в соотношении 2 серебристо-соболиные к одной коричневой. Расщепление в потомстве свидетельствует о гетерозиготности серебристо-соболиной окраски. Скрещивание серебристо-соболиных норок с коричневыми всегда дает расщепление 1 серебристо-соболиная : 1 коричневая.

Из этих двух типов скрещивания вытекает, что серебристо-соболиная окраска доминантна и всегда гетерозиготна. Оказалось, что эмбрионы, гомозиготные по доминантному аллелю серебристо-соболиной окраски, погибают, т. е.

аллель A , доминантный по отношению к коричневой окраске, одновременно имеет рецессивный летальный (смертельный) эффект при нахождении в гомозиготе.

Анализирующее и возвратное скрещивания

Для проверки законов Менделя, выведенных для моногибридного скрещивания, можно использовать так называемое *анализирующее скрещивание*, при котором форма с доминантным признаком скрещивается с гомозиготной по признаку рецессивному. При этом возможны два варианта. Если форма с доминантным признаком была гомозиготна, то в потомстве наблюдается единообразие (согласно первому закону Менделя). Если же форма с доминантным признаком была гетерозиготна, то в потомстве число особей с доминантным и рецессивным признаками оказывается в соотношении 1 : 1.

Р (родители)	Aa	×	aa
	↙ ↘		↓
Гаметы	A a		a
F_1	Aa		aa

Иногда гибриды F_1 скрещивают с одной и другой родительской формой. Такое скрещивание называется *возвратным*.

Доминирование и другие взаимодействия аллельных генов (аллелей)

Аллели одного гена взаимодействуют между собой. Явления полного и неполного доминирования рассматривались выше. Кроме того, известны случаи отсутствия доминантно-рецессивных отношений или, точнее, случаи кодоминирования. Типичный пример такого взаимодействия аллелей — наследование антигенных групп крови человека: A , B , AB , O . Они определяются одним геном I , для которого известны три типа аллелей: I^A , I^B и i^0 . При гомозиготности $I^A I^A$ или гетерозиготности $I^A i^0$ кровь имеет группу A (или II). При гомозиготности $I^B I^B$ или гетерозиготности $I^B i^0$ — группу B (III). При гомози-

группы i^0i^0 — группа крови 0 (I). Это все известные случаи полного доминирования. Если же человек гетерозиготен $I^A I^B$, то его эритроциты несут оба поверхностных антигена — A и B, и кровь имеет группу AB (IV). В этом случае имеет место кодминирование.

Пример наследования групп крови иллюстрирует и проявление так называемого *множественного аллелизма*: ген I может быть представлен тремя аллелями, которые в зиготах комбинируются только парами.

Наконец, в некоторых случаях при взаимодействии доминантного и рецессивного аллелей в гетерозиготе признак проявляется сильнее, чем даже в гомозиготе по доминанте. Это явление получило название *сверхдоминирования*. Так, были получены гибриды томатов, преимущество которых по продуктивности было связано с гетерозиготностью всего по одному гену, причем в случае рецессивной гомозиготы этот ген летален, т. е. ведет к гибели организма.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какое скрещивание называется моногибридным?
2. Какой признак называется доминантным?
3. Какой признак называется рецессивным?
4. Сформулируйте первый закон Менделя.
5. Какие организмы называются гомозиготными? А гетерозиготными?
6. Чем отличается расщепление по генотипу от расщепления по фенотипу?
7. В каком случае расщепление по генотипу совпадает с расщеплением по фенотипу? Почему?
8. Дайте современную формулировку второго закона Менделя.
9. Какие гены называются аллельными или аллелями?
10. Какой биологический механизм обеспечивает правило чистоты гамет? Сформулируйте это правило.
11. Чем могут объясняться отклонения в расщеплении 3 : 1?

12. Что такое анализирующее скрещивание? Почему оно так названо?
13. Какое скрещивание называют возвратным?
14. Дайте определение кодоминирования. Приведите пример.
15. Что такое множественный аллелизм?
16. Что такое сверхдоминирование?

Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

Родительские формы, взятые в скрещивание, могут различаться по нескольким признакам (фенам) и, соответственно, по нескольким генам. Такие случаи также были рассмотрены в работе Менделя.

Скрещивание, при котором родительские формы различаются по аллелям двух генов, носит название дигибридного. Гибриды, гетерозиготные по двум генам, называют дигетерозиготными. Точно так же рассматриваются три-, тетра- и полигетерозиготы.

Классический пример анализа дигибридного скрещивания дал Г. Мендель, скрестивший две формы гороха, различающиеся одновременно по форме и окраске семян (семядолей). Материнское растение образовывало круглые желтые семена, а отцовское — морщинистые зеленые. Согласно правилу доминирования и закону единообразия гибридов первого поколения, все гибридные семена были круглыми желтыми. Растения, выращенные из этих семян, подверглись самоопылению и дали гибридные семена второго поколения. При этом наблюдались все возможные сочетания исследуемых признаков. Это явление отражает сущность *третьего закона Менделя — закона независимого наследования признаков, или независимого комбинирования генов.*

Закон формулируется следующим образом: при скрещивании организмов, различающихся по нескольким признакам, в потомстве эти признаки наследуются независимо друг от друга.

Дигибридное скрещивание можно записать в виде схемы:

<i>P</i>	♂ <i>AABB</i> круглые желтые	×	♀ <i>aavv</i> морщин. зеленые
Гаметы	<i>AB</i>		<i>av</i>
<i>F</i> ₁	<i>AaBv</i> круглые желтые		
	<i>AaBv</i>	×	<i>AaBv</i>
Гаметы	<i>AB, Av, aB, av</i>		<i>AB, Av, aB, av.</i>

Чтобы получить соотношение генотипических и фенотипических классов в *F*₂, удобно воспользоваться решеткой Пеннета.

Гаметы ♂ Гаметы ♀	AB	Aa	aB	aa
AB	AABB	AABa	AaBB	AaBa
Aa	AABa	AAaa	AaBa	Aaaa
aB	AaBB	AaBa	aaBB	aaBa
aa	AaBa	Aaaa	aaBa	aaaa

Отсюда расщепление по генотипу составит:

$$1AABB : 2AABv : 1AAvv : 4AaBv : 2AaBB : 2Aavv : 2aaBv : 1aaBv : 1aavv.$$

Записав расщепление с использованием фенотипических радикалов, получаем:

$$9A-B- : 3A-av : 3aaB- : 1aavv$$

круглые
морщин.
круглые
морщин.
желтые
желтые
зеленые
зеленые

Такой подход основан на предположении, что все четыре типа гамет образуются у дигетерозиготных гибридов *F*₁ с равной вероятностью. Проверить это предположение можно при анализирующем скрещивании:

$$F_1 \quad AaBv \quad \times \quad aavv$$

$$1AaBv : 1Aavv : 1aaBv : aavv.$$

Действительно, в одном из опытов Менделя были получены следующие соотношения семян: 31 круглое желтое ($AaB\theta$), 26 круглых зеленых ($Aa\theta\theta$), 27 морщинистых желтых ($aaB\theta$) и 26 морщинистых зеленых ($aa\theta\theta$).

Рассуждая аналогично, можно представить расщепление при тригибридном скрещивании и далее в любом полигибридном.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какое скрещивание называется дигибридным? Полигибридным?
2. Что такое дигетерозиготные гибриды?
3. Сформулируйте третий закон Менделя.
4. Как составляется решетка Пеннета?
5. Какое расщепление по фенотипу получается при скрещивании двух дигетерозигот? Совпадает ли оно с расщеплением по генотипу?
6. Какое расщепление по фенотипу наблюдается при скрещивании дигетерозиготы с дигомозиготой по рецессиву, т. е. в анализирующем скрещивании? Совпадает ли оно с расщеплением по генотипу?

ГЛАВА 17. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Из явления доминирования вытекает, что в гетерозиготе аллели одного гена взаимодействуют друг с другом.

В то же время анализ дигибридного скрещивания свидетельствует о том, что расщепление $9 : 3 : 3 : 1$ может осуществляться только при соблюдении ряда условий, и прежде всего при независимом наследовании признаков. Непременным условием является отсутствие взаимодействия между аллелями разных генов. Действительно, аллели желтой и зеленой окраски проявляются одинаковым образом в горошинах гладких и морщинистых, т. е. независимо от аллелей формы семян. Происходит это потому, что аллели желтого и зеленого цвета семян, с одной стороны, и морщинистой и гладкой формы — с другой, обуславливают разные свойства — окраски и формы.

Однако у любого организма каждое его свойство (окраска шерсти кролика, длина колоса ржи и т. п.) определяется многими генами. В этом случае аллели разных генов взаимодействуют друг с другом. При этом в потомстве дигетерозиготы могут наблюдаться необычные отношения фенотипических классов — $9 : 3 : 4$; $9 : 7$; $13 : 3$; $12 : 3 : 1$; $15 : 1$ и т. п. в зависимости от характера взаимодействия генов. Генетический анализ показывает, что эти необычные расщепления по фенотипу представляют собой видоизменение общей формулы $9 : 3 : 3 : 1$.

Различают три основных типа взаимодействия неаллельных генов: комплементарность, эпистаз и полимерию.

Комплементарность

1. Фенотипическое расщепление $9 : 3 : 3 : 1$.

Оно выявляется в том случае, если доминантные аллели не имеют самостоятельного фенотипического проявления. Только будучи вместе ($A-B-$), они обуславливают проявление варианта признака (например, красную окраску глаз у дрозофилы). Каждый из рецессивных аллелей имеет свое фенотипическое проявление (aa — ярко-крас-

ные глаза; vv — коричневые глаза). При взаимодействии же рецессивных аллелей ($aavv$) окраска не проявляется вообще (глаза белые).

2. Фенотипическое расщепление 9 : 7.

Оно встречается в том случае, если рецессивные аллели и по отдельности не имеют самостоятельного фенотипического проявления. Например, у тутового шелкопряда окраска кокона определяется наличием в генотипе одновременно двух доминантных аллелей A и B , а белая зависит от рецессивных аллелей a и b :

$$\underbrace{9A-B-}_{\text{желтые коконы}} : \underbrace{3A-vv : 3aaB- : 1aavv}_{\text{белые коконы}}$$

3. Фенотипическое расщепление 9 : 3 : 4.

В этом случае и доминантные, и рецессивные аллели обладают самостоятельным фенотипическим проявлением. Например, у льна аллель A определяет окрашенный венчик, a — неокрашенный (белый), B — голубой, b — розовый. Тогда:

$$\underbrace{9A-B-}_{\text{голубые}} : \underbrace{3A-bb}_{\text{розовые}} : \underbrace{3aaB- : 1aabb}_{\text{белые}}$$

Эпистаз

При другом типе взаимодействия — эпистазе — проходит подавление действия одного гена другим, ему не аллельным. Гены-подавители называются *ингибиторами*, или *супрессорами*. Если ингибитор доминантен, то и эпистаз называется доминантным. При рецессивном ингибиторе эпистаз рецессивный. Явление комплементарности тоже можно рассматривать как рецессивный эпистаз. Действительно, в уже разобранном примере с окраской венчика у льна рецессивный аллель не позволяет проявиться ни голубой, ни розовой окраске ($a > B$; $a > b$), т. е. подавляет их.

В случае же доминантного эпистаза могут быть два типа фенотипического расщепления: 12 : 3 : 1 и 13 : 3.

1. Расщепление 12 : 3 : 1.

У тыквы окраска плода может быть желтой (A) и зеленой (a). Эта окраска может подавляться доминантным ингибитором (I), в результате чего появляются белые плоды:

$$\frac{9I-A-}{\text{белые}} : \frac{3I-aa}{\text{желтые}} : \frac{3iiA-}{\text{зеленые}} : \frac{1iiaa}{\text{белые}}$$

2. Расщепление 13 : 3.

В том случае, если рецессивный подавляемый аллель имеет тот же фенотипический эффект, что и доминантный ингибитор ($I = a$), расщепление соответствует 13 : 3. Например, у кукурузы окраска зерна может быть пурпурной (A) и белой (a), причем пигмент может подавляться доминантным ингибитором I :

$$\frac{9I-A-}{\text{белые}} : \frac{3I-aa}{\text{белые}} : \frac{1iiaa}{\text{белые}} : \frac{3iiA-}{\text{пурпурные}}$$

Полимерия

Есть еще один тип взаимодействия неаллельных генов — полимерия, или однозначное действие генов. Чтобы подчеркнуть однозначность, одинаковость действия генов, их обозначают одними и теми же символами, добавляя лишь разные цифры: A_1, A_2 и т. п. Существует два вида полимерии: некумулятивная и кумулятивная.

1. Некумулятивная полимерия.

В этом случае характер проявления признака не меняется в зависимости от числа доминантных генов в генотипе. Так, у кур оперенность ног определяется доминантными аллелями разных генов — A_1 и A_2 :

$$\frac{9A_1-A_2-}{\text{оперенные}} : \frac{3A_1-a_2a_2}{\text{неоперенные}} : \frac{3a_1a_1A_2-}{\text{неоперенные}} : \frac{a_1a_1a_2a_2}{\text{неоперенные}}$$

При этом имеет место расщепление 15 : 1.

2. Кумулятивная полимерия.

При кумулятивной полимерии степень выражения признака зависит от числа доминантных генов. По этому типу наследуются все количественные признаки, которые мож-

но измерить и подсчитать. Так наследуется, например, окраска колосковой чешуи у овса.

1 черная	4 темно-серых	6 серых	4 светло-серых	1 белая
$A_1A_1A_2A_2$	$2A_1a_1A_2A_2$	$1A_1A_1a_2a_2$	$2A_1a_1a_2a_2$	$a_1a_1a_2a_2$
	$2A_1A_1A_2a_2$	$1a_1a_1A_2A_2$	$2a_1a_1A_2a_2$	
		$4A_1a_1A_2a_2$		

Таким образом, в случае кумулятивной полимерии не выщепляются резко отличающиеся друг от друга качественно различные классы, но наблюдаются постепенные переходы в выражении признака. Накопление доминантных генов в генотипе ведет к накоплению того или иного свойства (в случае с овсом — темного пигмента).

Все разнообразные случаи взаимодействия генов (комплементарность, эпистаз и полимерия) являются видоизменением классической менделевской формулы дигибридного расщепления $9 : 3 : 3 : 1$.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какое условие является необходимым для соблюдения менделевского расщепления $9 : 3 : 3 : 1$?
2. Объясните существование необычных фенотипических классов в потомстве дигетерозиготы.
3. Назовите типы взаимодействия неаллельных генов.
4. В каком случае проявляется фенотипическое расщепление $9 : 3 : 3 : 1$?
5. В каком случае проявляется фенотипическое расщепление $9 : 7$?
6. В каком случае наблюдается фенотипическое расщепление $9 : 3 : 4$?
7. Дайте определение эпистаза.
8. Как называется ген-подавитель?
9. Перечислите виды эпистаза.
10. Почему комплементарное взаимодействие генов можно рассматривать как вариант рецессивного эпистаза?

11. Назовите варианты расщепления при доминантном эпистазе. Как их можно объяснить?
12. Что такое явление полимерии при взаимодействии неаллельных генов? Какие ее виды вы знаете?
13. В чем принципиальное отличие кумулятивной полимерии от некумулятивной?
14. Какие признаки наследуются по типу кумулятивной полимерии?

ГЛАВА 18. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Еще в 1902–1903 гг. американский цитолог У. Сеттон и немецкий цитолог и эмбриолог Т. Бовери отметили параллелизм в поведении генов и хромосом. Это послужило обоснованием для создания хромосомной гипотезы, а позднее — теории наследственности.

Основные доказательства хромосомной теории наследственности были получены в экспериментах американского биолога Т.-Х. Моргана и его сотрудников в начале XX столетия.

В настоящее время хромосомная теория наследственности общепринята и ее основные положения можно сформулировать следующим образом:

1. Гены находятся в хромосомах. Каждая хромосома представляет собой группу сцепления генов. Число групп сцепления у каждого вида равно гаплоидному числу хромосом.
2. Каждый ген занимает в хромосоме определенное место. Гены в хромосомах расположены линейно.
3. Между гомологичными хромосомами может происходить обмен аллельными генами (в процессе кроссинговера).
4. Расстояние между генами в хромосоме пропорционально проценту кроссинговера между ними (чем больше расстояние, тем выше возможность кроссинговера).
5. Гены, тесно сцепленные (расположенные достаточно близко) между собой, наследуются всегда вместе по моногибридному типу.

Примером таких генов могут служить гены С, Д, К, обеспечивающие резус-фактор, или гены гемофилии и дальтонизма в половой X-хромосоме (если они есть, то наследуются всегда вместе).

Расчет процента кроссинговера между генами и определение расстояния между ними рассмотрены в разделе «Нару-

шение закона независимого наследования признаков. Сцепление и кроссинговер».

Вопросы и задания для самопроверки

1. Чьи работы легли в основу хромосомной теории наследственности?
2. Что такое группа сцепления? Сколько групп сцепления имеется в клетке?
3. Назовите условие, необходимое для того, чтобы кроссинговер мог произойти.
4. Как наследуются тесно сцепленные гены? Приведите примеры.

ГЛАВА 19. НАРУШЕНИЕ ЗАКОНА НЕЗАВИСИМОГО НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ. СЦЕПЛЕНИЕ И КРОССИНГОВЕР

Согласно хромосомной теории наследственности, закон независимого расхождения признаков Г. Менделя отражает независимое расхождение негомологичных хромосом в анафазе I мейоза. Однако число признаков, по которым обнаруживаются различия, значительно больше числа хромосом гаплоидного набора. Это означает, что каждая хромосома содержит несколько генов. Если такое предположение справедливо, то должны встречаться случаи, когда аллели разных генов будут наследоваться совместно. При этом невозможна их рекомбинация в мейозе. Это явление получило название *сцепления генов*. Однако сцепление это, как правило, неполное. Причиной тому кроссинговер, который может происходить в профазе I мейоза между аллельными участками гомологических хромосом.

Например, в опытах Т.-Х. Моргана на дрозофиле были получены следующие результаты: при скрещивании мух с черной окраской тела и недоразвитыми крыльями и мух с нормальной серой окраской тела и нормальными крыльями ($aa\bar{v}\bar{v} \times AABV$) были получены дигетерозиготы по обоим признакам ($AaB\bar{v}$ — с серой окраской тела и нормальными крыльями). При анализирующем скрещивании дигетерозиготных самок с дигомозиготными по рецессиву самцами вместо ожидаемого расщепления 1 : 1 (50% нормальных по обоим признакам и 50% черных с зачаточными крыльями) были получены 41,5% особей, нормальных по обоим признакам, 41,5% черных с зачаточными крыльями, 8,5% черных с нормальными крыльями и 8,5% серых с зачаточными крыльями. Таким образом, родительские сочетания aa и AB образовались в 83% (41,5% + 41,5%) случаев, а новые — рекомбинантные сочетания aB и $A\bar{v}$ — в 17% (8,5% + 8,5%) случаев. Это говорит

о том, что в профазе I мейоза прошел кроссинговер с вероятностью 17%.

Частота кроссинговера может быть различной и отражает расстояние между генами в хромосоме. Генетическое расстояние, на котором кроссинговер происходит с вероятностью 1%, представляет собой сантиморган — единицу измерения расстояния между генами, названную в честь Т.-Х. Моргана.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Чем доказывается, что каждая хромосома содержит несколько генов?
2. Что такое сцепление генов?
3. Назовите причину неполного сцепления генов.
4. Что отражает частота кроссинговера?
5. В чем измеряется расстояние между генами?

ГЛАВА 20. ХРОМОСОМНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

У всех животных и двудомных растений наблюдается примерно равное количество организмов мужского и женского пола, т. е. соотношение полов равно 1 : 1.

Это соотношение похоже на расщепление в моногибридном анализирующем скрещивании, когда одна из родительских форм является гетерозиготной (Aa), а вторая — гомозиготной по рецессиву (aa). Было сделано предположение, что один из полов является гомозиготным (например, женский), а другой — гетерозиготным (мужской), или наоборот.

Цитологические исследования показали, что у животных особи мужского и женского полов различаются по хромосомным наборам. Например, у самки дрозофилы все хромосомы парные, а у самцов две хромосомы из восьми различаются, причем одна из этих двух хромосом такая же, как у самки, а другая присуща только самцу.

Хромосомы, по которым различаются организмы мужского и женского пола, называются половыми хромосомами. Те из них, которые одинаковы у особей мужского и женского полов и являются парными у одного из них, получили название X -хромосом. Непарная половая хромосома, имеющаяся у организмов одного пола и отсутствующая у организмов другого пола, была названа Y -хромосомой. Те же хромосомы, по которым мужской и женский пол не различаются, называются аутосомами.

Следовательно, у любого вида особи обоих полов имеют одинаковые аутосомы и одну из X -хромосом. Различаются же они тем, что у одного пола две X -хромосомы, а у другого — одна X - и одна Y -хромосома. Естественно, что особи разных полов производят при этом разные гаметы. У одних гаметы содержат только X -хромосомы, а у других — или X -, или Y -хромосому. Пол, образующий одинаковые гаметы в отношении половых хромосом, называют гомогаметным, а тот, который производит гаметы двух видов, — гетерогаметным.

Гомогаметный женский пол (XX) и гетерогаметный мужской (XY) встречаются у двукрылых насекомых, млекопитающих (в том числе и у человека), некоторых рыб, а из растений, например, у дремы. У птиц, чешуекрылых насекомых, некоторых рыб, наоборот, женский пол гетерогаметен, а мужской — гомогаметен. Яйцеклетки таких животных бывают двух типов — с X- и Y-хромосомами, а сперматозоиды все одинаковые — с X-хромосомой.

Если гены находятся в половых хромосомах, то наследование признаков, определяемых этими генами, будет зависеть от поведения хромосом в мейозе при образовании гамет и от особенностей этих хромосом. Оказалось, что у многих организмов Y-хромосома, в отличие от X-хромосомы, наследственно инертна, так как не содержит генов. Поэтому гены, находящиеся в X-хромосоме, аллелей в Y-хромосоме, как правило, не содержат. В результате даже рецессивные гены, находясь в X-хромосоме и не имея аллеля в Y-хромосоме, проявляются так, как это обычно бывает у гомозиготы.

Признаки, определяемые генами, находящимися в X-хромосоме, называются признаками, сцепленными с полом. Наследование таких признаков было открыто и изучено на дрозофиле Т.-Х. Морганом.

Наследование признаков, сцепленных с полом, можно рассмотреть на примере наследования красной и белой окраски глаз у дрозофилы.

Обозначим аллель красной окраски A , а белой — a . При скрещивании красноглазой самки с белоглазым самцом в F_1 все мухи — красноглазые (независимо от пола). Следовательно, аллель красной окраски доминантен. В F_2 происходит расщепление в отношении 3 красноглазых мухи к 1 белоглазой. Однако самки при этом все красноглазые, а среди самцов половина красноглазых, а половина белоглазых. Как можно объяснить такое отклонение от менделевского расщепления?

Так как исходная самка имеет две X-хромосомы и является гомозиготной по доминантному аллелю красной окраски глаз ($X^A X^A$), она каждому из своих потомков передает вместе с одной из X-хромосом этот аллель. Благодаря этому в F_1 и самки, и самцы красноглазые. Исходный самец имеет половые хромосомы XY и только один рецессивный аллель белой

окраски глаз (X^aY). Такой самец свою X -хромосому передает дочерям, которые являются, таким образом, гетерозиготными ($X^A X^a$) и красноглазыми. «Пустую» же Y -хромосому он передает сыновьям. В результате они получают генотип $X^A Y$ и являются красноглазыми.

В F_2 половина самок получают от отца и матери (гибридов F_1) по одной X -хромосоме с доминантным аллелем A и являются гомозиготными ($X^A X^A$). Вторая половина самок гетерозиготна ($X^A X^a$), так как получает от отца хромосомы с аллелем A , а от матери — с аллелем a . Что касается самцов, то половина получает от матери доминантный аллель, приобретает генотип $X^A Y$ и, следовательно, имеет красную окраску глаз. Вторая же половина получает от матери рецессивный аллель, приобретает генотип $X^a Y$ и имеет белый цвет глаз. Вот почему в F_2 этого скрещивания наблюдается отклонение от второго закона Менделя, которое можно не заметить, если проводить анализ F_2 без учета пола мух. Но оно обнаруживается, если проводить одновременный анализ и окраски глаз, и пола мух (2 красноглазые самки : 1 красноглазый самец : 1 белоглазый самец).

Хромосомный механизм определения пола животных широко распространен в природе. Различают несколько типов хромосомного определения пола в зависимости от того, какой пол гомо-, а какой — гетерогаметен.

Например, у дрозофилы гомогаметный пол — самки, а гетерогаметный — самцы. Y -хромосома при этом не определяет пола, но в ней находятся гены плодовитости самцов (фертильности). Самцы X^0 (где 0 — отсутствие Y -хромосомы) стерильны. У человека также гетерогаметен мужской пол, однако в этом случае Y -хромосома несет функцию, определяющую пол. В отсутствие Y -хромосомы у человека не развиваются признаки мужского пола. Y -хромосома человека практически не несет генов. Исключение — ген, определяющий интенсивный рост волос на крае ушной раковины.

Механизм определения пола у многих организмов значительно сложнее и определяется не только половыми хромосомами, но и другими факторами. Примером может служить определение пола после оплодотворения у некоторых низших животных. Так, у морского червя бонеллия самцы и самки

имеют одинаковый генотип. Если только что вылупившихся из яиц молодых червей изолировать и выращивать отдельно, то все они развиваются в самок. Если же вылупившихся животных выпустить вблизи взрослой самки, то некоторые из них проникают в хоботок взрослой особи и развиваются в микроскопических самцов, которые затем мигрируют в половые органы самки. Здесь они живут в качестве паразитов, выполняя единственную функцию — оплодотворение яйцеклеток.

У части животных (пчел, муравьев, ос) существует особый способ определения пола. У этих животных нет половых хромосом. Самки развиваются из оплодотворенных яиц и диплоидны, а самцы — из неоплодотворенных яиц и гаплоидны. При сперматогенезе число хромосом не редуцируется.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Назовите отличия хромосомных наборов у самцов и самок млекопитающих.
2. В каком случае пол является гомозиготным, а в каком — гетерозиготным?
3. Как определить половые хромосомы и аутосомы?
4. Почему гомозиготный пол называют гомогаметным, а гетерозиготный — гетерогаметным?
5. У каких организмов гомогаметен женский пол, а у каких — мужской?
6. Почему некоторые наследственные болезни, определяемые рецессивными аллелями генов (например, гемофилия), проявляются только у особей мужского пола при его гетерогаметности?
7. Как называют признаки, определяемые генами, находящимися в X-хромосоме?
8. Опишите опыты Т.-Х. Моргана по скрещиванию дрозофил с разной окраской глаз. Объясните полученные результаты.
9. Всегда ли пол определяется половыми хромосомами? Назовите варианты определения пола.

ГЛАВА 21. РОЛЬ ГЕНОТИПА И УСЛОВИЙ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ В ФОРМИРОВАНИИ ФЕНОТИПА. МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Генотип есть система взаимодействующих генов, которые проявляются при этом фенотипически, в зависимости не только от их взаимодействия между собой, но и от условий внешней среды.

Внешние воздействия могут вызвать у особи или группы особей изменения, которые бывают для них вредными, безразличными или полезными, т. е. приспособительными.

Изменение различных проявлений наследственных задатков в процессе развития организмов при взаимодействии с внешней средой называется *модификационной или ненаследственной изменчивостью*. В ее основе лежит норма реакции — пределы, в которых в зависимости от условий среды изменяются фенотипические проявления генотипа.

Существует множество примеров модификаций, вызываемых различными факторами среды. Один из примеров (определение пола у червя бонелия) рассмотрен в предыдущем разделе.

Примула, несущая доминантный аллель Р, образует розовые цветки при 15–20 °С, а при 30–35 °С цветки оказываются белыми. У гомозиготы по рецессивному аллелю (рр) цветки будут белыми при тех и других температурах.

Яркий пример модификационного изменения у животных — окраска шерсти гималайского кролика. Обычно при 20 °С у этой породы шерсть белая, за исключением черных ушей, лап и пятна вокруг носа. При 30 °С такие кролики вырастают сплошь белыми. Если же гималайскому кролику выбривают участок спины и охлаждают его, то в этой области вырастает черная шерсть.

У дрозофилы известна мутация, отличающаяся аномалиями в развитии брюшка, но только если личинок выращивать на переувлажненном корме. На сухом корме развиваются нормальные мухи.

Эти примеры показывают, что определенные типы модификации возникают только у организмов определенного генотипа (не может быть модификации длины шерсти у рыб, так как у них нет соответствующих генов). Следовательно, способность к модификациям наследуется и характеризует генетически заданную норму реакции. Возможность модификации определяется генотипом и реализуется при соответствующих изменениях внешней среды.

Широта нормы реакции (т. е. пределы, в которых может изменяться фенотип при неизменном генотипе) различна для разных признаков. Есть признаки, имеющие однозначную норму реакции, т. е. определенному генотипу соответствует только один фенотип. К числу таких признаков относятся группы крови у человека и животных. Большинство же количественных признаков (величина колоса, длина листа, удои, окраска шерсти и т. п.) имеют широкую, но не беспредельную норму реакции.

Для каждого растения в одном поле, каждого микроорганизма в одной пробирке, для каждого животного в одном стаде существует свой комплекс условий. Поэтому у них будет варьировать степень выраженности одноименных признаков. Так, длина средней доли листьев земляники одного сорта может варьировать от 3,9 см до 11,8 см. И то, что у какого-то конкретного растения лист имеет длину 7,8 см, явление достаточно случайное. Его можно объяснить тем, что это обусловлено взаимодействием генотипа с определенным комплексом условий, в которых росло именно это растение, а не соседнее. Следовательно, при изучении закономерностей модификационной изменчивости задача сводится к изучению закономерностей в массе случайных явлений. А это можно сделать, используя методы математической статистики.

При исследовании модификационной изменчивости используют построение графического изображения вариационных рядов, например (рис. 21.1).

Можно видеть, что число особей с крайними значениями признака (3 см и 6,4 см) очень мало. Наибольшее число особей имеет среднее или близкое к среднему значение признака. Такое распределение близко к кривой нормального распределения (рис. 21.2).

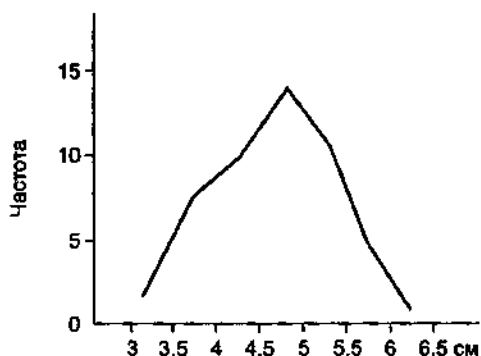


Рис. 21.1. Графическое изображение вариационного ряда по длине средней доли листьев земляники

Знание нормы реакции организма, знание пределов его модификационной изменчивости имеет большое значение при создании новых форм растений, животных и микроорганизмов, полезных человеку. Особенно важно это для сельского хозяйства, цель которого — повышение продуктивности растений и животных не только путем внедрения новых селекционных форм — пород и сортов, но и максимальное использование возможностей каждой породы или сорта. Знание закономерностей модификационной изменчивости необходимо и для медицины, усилия которой направлены в настоящее время не на изменение генетических возможностей человека, а на поддержание и развитие человеческого организма в пределах нормы реакции.

На основании вышесказанного можно сделать следующие выводы:

1. Реализация наследственной информации находится в прямой зависимости от среды. Организмов вне среды не существует. Поскольку организмы являются открытыми системами, находящимися в единстве с условиями среды, то и реализация наследственной информации происходит под контролем среды.
2. Один и тот же генотип способен дать различные фенотипы, что определяется условиями, в которых реализуется генотип в процессе онтогенеза.

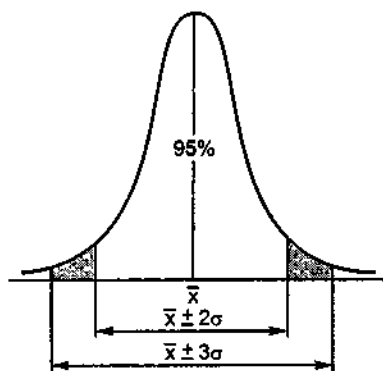


Рис. 21.2. Кривая нормального распределения

3. В организме могут развиваться лишь те признаки, которые обусловлены генотипом. Фенотипическая изменчивость происходит в пределах нормы реакции по каждому конкретному признаку.
4. Условия среды могут влиять на степень выраженности наследственного признака или на число особей, проявляющих этот признак.

Вопросы и задания для самопроверки

1. От чего зависит фенотипическое проявление генотипа?
2. Всегда ли внешние воздействия вызывают у особей приспособительные изменения?
3. Дайте определение модификационной изменчивости. Почему она называется ненаследственной?
4. Что такое норма реакции?
5. Назовите необходимое и обязательное условие для проявления модификационной изменчивости по какому-либо признаку.
6. Что такое широта нормы реакции? Для каких признаков (качественных или количественных) может быть использовано это понятие?
7. Почему при изучении модификационной изменчивости приходится использовать методы математической статистики?

8. В каких областях человеческой деятельности важно знание нормы реакции организма?
9. Объясните, почему именно среда влияет на реализацию генетической информации.
10. Что определяет возможность генотипа давать разные фенотипы?
11. На что, кроме степени выраженности признака, могут влиять условия среды?

ГЛАВА 22. НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Генетический материал в процессе передачи из поколения в поколение не остается неизменным. Организмы способны изменять наследственные задатки и по-разному проявлять их в зависимости от условий внешней среды. Это свойство организмов носит название изменчивости. Различают изменчивость ненаследственную, или модификационную (она была рассмотрена в предыдущем разделе), и наследственную. Если модификационная изменчивость — способность организмов изменяться в пределах нормы реакции, заданной генотипом, то наследственная изменчивость определяется способностью организма изменять сам генетический материал.

Наследственную изменчивость подразделяют на комбинативную и мутационную. *Комбинативная изменчивость* представляет собой результат рекомбинации генов в процессе кроссинговера и рекомбинации хромосом при образовании гамет и зиготы. Она выражается в появлении разнообразных организмов-потомков, получивших новые комбинации генов, уже существовавших у родительских форм.

Мутационная изменчивость — это возникновение новых вариантов генетического материала, прежде всего новых аллелей.

Мутационная теория. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова

Мутационная теория составляет одну из основ генетики. Ее положения были разработаны голландским ботаником Х. Де Фризом (1901–1903 гг.):

1. Мутации возникают внезапно как дискретные (резкие, отдельные) изменения признаков.

2. Новые формы устойчивы.
3. В отличие от ненаследственных изменений мутации не образуют непрерывных рядов. Они представляют собой качественные изменения.
4. Мутации проявляются по-разному и могут быть как полезными, так и вредными.
5. Вероятность обнаружения мутаций зависит от числа исследованных особей.
6. Сходные мутации могут возникать неоднократно.

Крупнейшим обобщением работ по изучению изменчивости стал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова, который он сформулировал в 1920 г. Согласно этому закону близким видам и родам организмов свойственны сходные ряды наследственной изменчивости. Чем таксономически ближе рассматриваемые организмы, тем большее сходство наблюдается в ряду (спектре) их изменчивости. Справедливость этого закона Н. И. Вавилов проиллюстрировал на огромном ботаническом материале.

Закон Н. И. Вавилова находит подтверждение в изучении изменчивости животных и микроорганизмов. Очевидно, что этот закон стоит в ряду научных достижений, приведших к современным представлениям об универсальности многих биологических структур и функций.

Закон Н. И. Вавилова имеет большое значение для селекционной практики, так как прогнозирует поиск определенных форм культурных растений и животных. Зная характер изменчивости одного или нескольких близких видов, можно целенаправленно искать формы, еще не известные у данного организма, но уже открытые у его таксономических родственников.

Классификация мутаций

Мутации — это наследуемые изменения генетического материала. Существует несколько принципов классификации мутаций:

1. *По характеру изменения генома.*
 - 1) геномные мутации — изменение числа хромосом;
 - 2) хромосомные мутации, или хромосомные перестройки, — изменение структуры хромосом;
 - 3) генные мутации — изменения генов.
2. *По проявлению в гетерозиготе.*
 - 1) доминантные мутации;
 - 2) рецессивные мутации.
3. *В зависимости от причин, вызывающих мутации.*
 - 1) спонтанные, возникающие без видимой причины, т. е. без воздействия со стороны экспериментатора;
 - 2) индуцированные (искусственно вызванные) мутации.
4. *По отношению к возможности исследования.*
 - 1) генеративные, происходящие в половых клетках;
 - 2) соматические, происходящие в соматических клетках.

Спонтанные и индуцированные мутации

В настоящее время общепринято считать, что причинами, вызывающими появление спонтанных мутаций, являются ошибки в работе ферментов матричного синтеза ДНК.

Индуцированные мутации возникают под воздействием различных мутирующих агентов (мутагенов). К ним относятся рентгеновские лучи, ионизирующая радиация и различные химические вещества, например хлороформ, йод, аммиак, уксусная кислота, аналоги азотистых оснований, входящих в состав ДНК, производные мочевины, низшие спирты (метанол, этанол и пр.), никотин и многие другие.

Генные, хромосомные и геномные мутации

Генные мутации

Генные мутации связаны с изменением чередования пар нуклеотидов в ДНК и называются еще точковыми или точечными мутациями. При этом может происходить замена пар нуклеотидов, вставка лишней пары нуклеотидов или выпадение пары нуклеотидов. Они могут происходить спонтанно (как ошибки при репликации или при восстановлении ДНК после повреждения-репарации), а также под влиянием мутагенов.

Хромосомные мутации

Их называют также хромосомными перестройками. Они представляют собой перемещения генетического материала, приводящие к изменению структуры хромосом в пределах кариотипа (хромосомного набора). В такие перестройки могут быть вовлечены участки одной хромосомы или разных (негомологичных) хромосом.

Внутрихромосомные перестройки подразделяют на концевые нехватки (удаление концевой части хромосомы); выпадение части хромосомы, не захватывающее ее конец; умножение части хромосомы; изменение чередования генов в хромосоме вследствие поворота участка хромосомы на 180° .

Межхромосомные перестройки включают перемещение части одной хромосомы в другую, не гомологичную ей.

Мутации, связанные с выпадением какого-то срединного участка хромосомы, как правило, летальны в гомозиготе, что указывает на выпадение каких-то жизненно важных генов.

Концевые нехватки известны у многих организмов, включая человека. Тяжелое наследственное заболевание «синдром кошачьего крика», названное так по характеру звуков, издаваемых больными младенцами, обусловлено гетерозиготностью по концевой нехватке в 5-й хромосоме. Этот синдром сопровождается умственной отсталостью. Обычно дети с таким синдромом рано умирают.

Умножение части хромосомы подразделяют на дупликации (двукратное повторение одного и того же участка хромосомы) и амплификации (многократное повторение какого-либо участка). Они обычно не оказывают такого отрицательного влияния на жизнеспособность, как выпадение участка хромосомы. Напротив, многократные повторы (амплификации) обнаружены в культурах клеток млекопитающих, устойчивых к ряду повреждающих агентов: ионам тяжелых металлов, колхицину и др.

Изменение положения участка хромосомы (инверсия) — широко распространенный путь эволюционного преобразования генетического материала. Например, человек и шимпанзе отличаются по числу хромосом: у человека $2n = 46$, а у шимпанзе $2n = 48$. Хромосома 2 человека содержит большую часть материала, гомологичного дополнительной паре

хромосом шимпанзе. Кроме того, различия касаются четырех хромосом, в которых произошли инверсии.

При обмене участками негомологичных хромосом изменяется характер сцепления генов. Это может приводить к изоляции новых форм и способствовать дивергенции (расхождению) в пределах вида.

Геномные мутации

Геномные мутации являются изменениями генома — гаплоидного набора хромосом с локализованными в них генами. Если изменения пропорциональны (кратны) гаплоидному набору, то говорят о полиплоидии. Если изменяется число экземпляров только одной или некоторых хромосом набора, то говорят об анеуплоидии.

Полиплоидия широко распространена в природе. Известны полиплоидные эукариотические микроорганизмы — грибы и водоросли, часто встречаются полиплоиды среди цветковых растений (но не голосеменных). Макронуклеусы большинства простейших полиплоидны. Полиплоидия всего организма у животных редка, хотя у них часто встречается полиплоидия некоторых дифференцированных тканей, например печени у млекопитающих, а также тканей кишечника, слюнных желез, мальпигиевых сосудов ряда насекомых.

Частота встречаемости полиплоидных форм зависит от географической широты местности. Для многих родов растений установлена приуроченность полиплоидных видов к крайним северным и экваториальным широтам, а также к высокогорным местностям.

Эти факты принято связывать с лучшей адаптированностью полиплоидов к холодным условиям и резкой смене дневных и ночных температур.

Анеуплоидия, или гетероплоидная плоидия, возникает вследствие изменения числа хромосом, не кратного гаплоидному набору.

Наличие лишней хромосомы (трисомия) у животных и человека обуславливает подавление развития и летальность. Например, лишняя X-хромосома, или 21-я хромосома, у человека вызывает тяжелые аномалии развития (см. раздел «Генетика человека»).

У диплоидных высших растений моносомия (т. е. отсутствие одной хромосомы) обычно летальна. Известна моносомия и у животных. Например, у дрозофилы особи только с одной хромосомой 4 жизнеспособны, однако такие мухи имеют меньшие размеры, чем обычно, менее плодовиты и имеют ряд морфологических отклонений от дикого типа. Моносомия по 2-й или 3-й хромосоме у дрозофилы летальна. Видимо, 4-я хромосома не несет жизненно важных генов.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение изменчивости.
2. Назовите принципиальное отличие ненаследственной изменчивости от наследственной.
3. Перечислите виды наследственной изменчивости.
4. Что такое комбинативная изменчивость? Какие причины ее вызывают?
5. Назовите основные положения мутационной теории.
6. Дайте формулировку закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова.
7. Почему закон гомологических рядов имеет огромное значение для селекции?
8. Дайте определение мутации.
9. Как классифицируют мутации по характеру изменения генома?
10. Как классифицируют мутации по проявлению в гетерозиготе?
11. Как классифицируют мутации в зависимости от причин, их вызывающих?
12. Чем отличаются генеративные мутации от соматических?
13. Какие причины вызывают спонтанные мутации?
14. Что такое мутагены? Какие мутагены вам известны?
15. С чем связано появление генных (точковых) мутаций?
16. Какие виды хромосомных мутаций вам известны? Охарактеризуйте каждую из них.
17. Назовите виды геномных мутаций.
18. Охарактеризуйте полиплоидию. Где и когда она встречается в природе?
19. Почему, с вашей точки зрения, анеуплоидия чаще всего летальна или вызывает тяжелые аномалии развития?

ГЛАВА 23. ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА

Генетика человека сформировалась с учетом следующих особенностей, создающих трудности при изучении его наследственности и изменчивости:

1. Невозможность направленных скрещиваний для генетического анализа.
2. Невозможность экспериментального получения мутации.
3. Позднее половое созревание.
4. Малочисленность потомства.
5. Невозможность обеспечения одинаковых и строго контролируемых условий для развития потомков от разных браков.
6. Сравнительно большое ($2n = 46$) число плохо различающихся (внешне похожих) хромосом.

Методы генетики человека

Генеалогический метод (составление родословных)

Если есть родословные, то можно, используя суммарные данные по нескольким семьям, определить тип наследования (доминантный, рецессивный, сцепленный с полом) признака.

Так, например, доминантный признак «габсбургская губа» (толстая выпяченная нижняя губа) прослеживается в династии Габсбургов начиная с XV века.

Использование генеалогического метода позволило установить характер наследования гемофилии А, или так называемой королевской гемофилии. Она наследуется как рецессивный аллель в X-хромосоме, т. е. обнаруживает сцепление с полом. Известно, что носительницей (гетерозиготой) гемофилии А была английская королева Виктория. Один из ее сыновей был гемофиликом, а две дочери оказались гетерозиготными носительницами этой болезни. В дальнейшем благодаря бракам между представителями царствующих фамилий Европы этот рецессивный, сцепленный с полом аллель распространился среди правителей Германии, России, Испа-

нии. Мужчины поражаются этой болезнью чаще, так как имеют всего одну X-хромосому. Однако известны случаи гемофилии и у женщин.

Близнецовый метод

Он используется для выяснения степени наследственной обусловленности исследуемых признаков.

Близнецовый метод основан на трех положениях:

- однояйцевые близнецы имеют идентичные генотипы, а разнаяйцевые — различные;
- среда, в которой развиваются близнецы и под действием которой появляются различия признаков у однояйцевых близнецов, может быть одинаковой и неодинаковой для одной и той же пары;
- все свойства организма определяются взаимодействием только двух факторов — генотипа и среды.

Этот метод дает ценные результаты при изучении морфологических и физиологических признаков. Например, если один из однояйцевых близнецов заболел скарлатиной, то возможность заболевания другого в тех же условиях составит 84% (для разнаяйцевых — 47%). Заболевание шизофренией встречается у обоих однояйцевых близнецов в 80% случаев, а у разнаяйцевых — в 13%. Цвет волос у однояйцевых близнецов совпадает в 97% случаев, а у разнаяйцевых — в 23%.

Цитогенетический метод

При этом методе обычно используют культуру лейкоцитов периферической крови.

Цитологический контроль применяют при диагностике ряда наследственных заболеваний, которые связаны с изменением числа хромосом и различными хромосомными перестройками.

Популяционный метод

Он дает информацию о степени гетерозиготности человеческих популяций, выявляет различия частот аллелей между популяциями. Так, хорошо изучено распространение аллелей

системы групп крови АВО. Различную концентрацию конкретных аллелей гена *I* связывают с известными данными о чувствительности разных генотипов к инфекционным болезням.

Например, в Китае и Японии нулевая группа крови встречается всего в 28,6–30,1%, а в Австралии и Южной Америке этот процент значительно выше (аборигены Австралии — 60,7%). Предполагается, что снижение концентрации аллеля i^0 (0 группа) было связано с распространением чумы, так как ее возбудитель обладает свойством антигена 0.

В популяциях человека, так же как и в популяциях других организмов, в гетерозиготном состоянии содержится значительное число рецессивных аллелей, приводящих к развитию различных наследственных заболеваний. Если браки заключаются между близкими родственниками, частота получения таких рецессивных гомозигот значительно повышается. Это должно предостерегать от заключения близкородственных браков.

Методы дерматоглифики, моделирования и биохимические методы

Кроме описанных выше четырех основных методов изучения наследственности у человека существуют еще и другие. К ним относятся, например, методы дерматоглифики, биохимические методы, методы моделирования.

Дерматоглифика — это изучение рельефа кожи на пальцах, ладонях, подошвенных поверхностях ног. В отличие от других частей тела, здесь имеются эпидермальные выступы — гребни, которые образуют сложные узоры. Эти узоры строго индивидуальны. Их закладка происходит между 10-й и 19-й неделями внутриутробного развития. Формирование узоров зависит от характера ветвления нервных волокон. Полное формирование деталей строения тактильных узоров заканчивается к шести месяцам. Дерматоглифические исследования имеют важное значение в определении зиготности близнецов, в диагностике некоторых наследственных заболеваний, в судебной медицине. На формирование дерматоглифических узоров могут оказывать влияние некоторые повреждающие факторы на ранних стадиях эмбрионального

развития. Так, при внутриутробном действии вируса коревой краснухи у ребенка наблюдаются некоторые отклонения в узорах, сходные с таковыми при болезни Дауна. Метод дерматоглифики применяется в качестве дополнительного для подтверждения диагноза хромосомных синдромов у людей с измененным числом хромосом.

Биохимические методы используются для диагностики болезней обмена веществ, причиной которых является изменение активности определенных ферментов. С помощью биохимических методов открыто около 500 молекулярных болезней, являющихся следствием проявления мутантных генов.

Теоретическую основу биологического моделирования в генетике человека дает закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, открытый Н. И. Вавиловым, согласно которому генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости. Исходя из этого закона, можно предвидеть, что в пределах класса млекопитающих можно обнаружить многие мутации, вызывающие такие же изменения фенотипических признаков, как и у человека. Для моделирования определенных наследственных аномалий у человека подбирают и изучают мутантные линии животных, имеющих сходные нарушения. Например, гемофилия встречается у собак и обусловлена, как и у человека, рецессивными генами, локализованными в X-хромосоме. У хомяков и крыс обнаружены мутации, проявляющиеся как гемофилия, сахарный диабет, мышечная дистрофия и некоторые другие. Мутантные линии животных, естественно, не являются точным воспроизведением наследственных болезней человека. Но даже частичное моделирование позволяет в ряде случаев обнаружить механизмы первичного отклонения от нормы.

Медицинская генетика

Условно наследственные болезни можно подразделить на три большие группы: болезни обмена веществ, молекулярные болезни, вызываемые генными мутациями, и хромосомные болезни.

Болезни обмена веществ и молекулярные болезни

Болезни обмена веществ человека с позиции генетики стали изучаться уже в начале нашего века. К ним относятся, например, болезни, связанные с генными мутациями, блокирующими обмен аминокислоты фенилаланина. Это альбинизм (отсутствие кожных пигментов, седина, дефекты зрения); фенилкетонурия (при наличии в пище фенилаланина развивается резко выраженное слабоумие); тирозиноз (задержка нервно-психического развития); алкаптонурия (проявляется в среднем возрасте в виде деформирующих артритов конечностей и позвоночника).

Граница между болезнями обмена веществ и молекулярными болезнями условна. Подробно изучено большое число так называемых гемоглобинопатий, т. е. болезней, возникающих из-за нарушения структуры гемоглобина. Их известно более 100, например различные виды талассемии и серповидноклеточной анемии.

Хромосомные болезни

Эти болезни связаны с изменением числа или структуры хромосом. Характерным отличием большинства хромосомных болезней от болезней, вызываемых генными мутациями, является то, что они не наследуются, а повторно возникают. Хромосомные и геномные мутации возникают при гаметогенезе родителей, а также непосредственно в зиготе или на ранних стадиях дробления.

У человека известны все типы хромосомных и геномных мутаций, включая полиплоидию. Однако такие полиплоиды либо рождаются мертвыми, либо живут всего несколько дней.

Моносомия X-хромосомы является причиной синдрома Шерешевского—Тернера ($X0$). Характерные признаки при этом заболевании — низкорослость, короткая шея, отсутствие большинства вторичных половых женских признаков.

Женщины-трисомиики (XXX) нормальны в умственном и физическом отношении, плодовиты и не обнаруживают отклонений в половом развитии. С увеличением числа X-хро-

мосом наблюдаются отклонения в умственном развитии, нарушение формы черепа, системы половых органов.

Различные комбинации X- и Y-хромосом при полисомии (кроме XXУ) объединяют под общим названием синдром Клайнфельтера. У таких больных наблюдается недоразвитие мужских половых признаков. Больные обычно высокорослы, с женским типом скелета и с проявлением некоторых женских половых признаков.

Из числа аутосомных болезней наиболее подробно изучена трисомия по 21-й хромосоме, или синдром Дауна. У больных широкая переносица, широкое расстояние между веками, раскосые глаза с характерной складкой века. Больные обнаруживают умственную отсталость. Самая опасная черта болезни Дауна — ее высокая частота (1 : 700). Вероятность рождения ребенка с синдромом Дауна увеличивается с возрастом матери.

В настоящее время для многих наследственных заболеваний стала возможна диагностика дородовая. При этом исследуются клетки плода, взятые из амниотической жидкости. Большое значение для медицинской генетики имеет определение гетерозиготности родителей. Оба они, сами не страдая от болезни, могут оказаться носителями рецессивной мутации, способной вызвать заболевание ребенка. Для того чтобы помочь людям сориентироваться в вероятности появления в семье больного ребенка, существует медико-генетическое консультирование.

Проблемы генетической безопасности

Среда, в которой живет человек, в настоящее время очень загрязнена. Нарушено экологическое равновесие на больших территориях. Это угрожает биосфере в целом и человеку как части биосферы. Такие выбрасываемые в окружающую среду вещества, как, например, радиоактивные отходы, пестициды, тяжелые металлы, а также некоторые лекарства, пищевые добавки, косметические средства, в определенных условиях могут являться мутагенами. Это может привести к увеличению частоты мутаций, а следовательно, и наследственных заболеваний.

Вопросы и задания для самопроверки

1. В чем состоят особенности генетики человека?
2. Какие методы используются в генетике человека?
3. В каких случаях можно использовать генеалогический метод?
4. На чем основан близнецовый метод?
5. Для диагностики каких заболеваний используют цитогенетический метод?
6. Какую информацию предоставляет исследователям популяционный метод?
7. В чем состоит дерматоглифический метод?
8. Для диагностики каких болезней используют биохимический метод?
9. Что лежит в основе биологического моделирования?
10. Назовите группы наследственных болезней.
11. Приведите примеры болезней обмена веществ человека.
12. Приведите примеры молекулярных болезней.
13. С какими изменениями в геноме связаны хромосомные болезни?
14. Встречаются ли случаи полиплоидии у человека?
15. Причиной какого заболевания является моносомия X-хромосомы?
16. Что происходит при увеличении у женщин числа X-хромосом?
17. Что такое синдром Клайнфельтера? Что его вызывает?
18. Что вызывает болезнь Дауна?
19. Как проводится дородовая диагностика?
20. Почему необходимо медико-генетическое консультирование?
21. Каким образом загрязнение окружающей среды может привести к увеличению числа наследственных заболеваний?

ГЛАВА 24. СЕЛЕКЦИЯ

Селекция — это наука, изучающая биологические основы и методы создания и улучшения пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов. Селекция объединяет подходы, характерные для эволюционной биологии и генетики, и разрабатывает конкретные приемы и рекомендации, которые находят практическое применение в частной селекции отдельных видов.

Цели селекции обусловлены уровнем агротехники и зоотехники. Например в условиях дефицита пресной воды уже выведены сорта ячменя, дающие хорошие урожаи при орошении морской водой; получены породы кур с высокой продуктивностью даже в условиях скученности животных на птицефабриках. Очень важно создание пород и сортов, устойчивых к экологическим стрессам: почвенной засухе, заморозкам, повышенному уровню шумов и т. п.

Поскольку свойства живых организмов определяются их генотипом и подвержены наследственной (генотипической) и модификационной изменчивости, развитие селекции должно основываться на законах генетики как науки о наследственности и изменчивости.

Основными методами селекции являются искусственный отбор, скрещивание и использование мутационного процесса.

Искусственный отбор

В популяции, не испытывающей влияния отбора, возможны лишь очень медленные изменения за счет мутационного процесса или случайных изменений частот встречаемости аллелей. Значение искусственного отбора по достоинству оценил Ч. Дарвин. Собственно, успехи селекционеров, владевших приемами отбора, и толкнули Ч. Дарвина на идею естественного отбора. Сходство между эволюционным процессом и селекцией дало Н. И. Вавилову основание назвать селекцию эволюцией, направляемой человеком.

Наряду со сходством естественного и искусственного отбора между ними есть и существенные различия.

1. Искусственный отбор проводят при определенных условиях, выбранных селекционером. Например отбор по устойчивости растений к болезнетворным микроорганизмам может вестись в теплице при определенной температуре, влажности, освещенности.
2. Искусственный отбор экспериментатор ведет совсем не обязательно в сторону адаптивного проявления признака. Так, выведены породы курдючных овец с сильно развитой жировой клетчаткой в задней части тела. В естественных условиях такие овцы выжить бы не смогли.
3. Искусственный отбор идет в условиях строго контролируемых скрещиваний небольшого числа особей. Естественный отбор, напротив, происходит преимущественно за счет случайных скрещиваний.
4. Время селекционера ограничено, ограничена популяция, с которой он работает. Поэтому искусственный отбор нельзя вести сразу по всем признакам. Приходится отбирать, например, животных, лучших по определенным признакам, но средних по всем остальным.

В селекции принято различать два основных типа отбора: массовый и индивидуальный.

Массовый отбор проводится по внешним, фенотипическим характеристикам в направлении, выбранном селекционером. Этот отбор эффективен в отношении признаков, контролируемых одним или немногими генами, т. е. для качественных признаков. Так, при отборе кур по яйценоскости дочери лучших и худших матерей несли в среднем примерно одинаковое количество яиц в месяц. В то же время дочери матерей, несших более крупные яйца, также несли более крупные, а дочери матерей, несших мелкие яйца, наследовали этот признак. Объяснение заключается в том, что коэффициент наследуемости массы яиц выше, чем для яйценоскости. Коэффициент наследуемости в практической селекции определяют, вычисляя различия между парами родителей по какому-либо признаку и их потомством. Коэффициент наследуемости равен отношению числа особей с данным признаком в потомстве к числу таких особей среди родительских

пар. У куриц для яйценоскости коэффициент наследуемости равен 0,4, а для массы яйца — 0,8.

Индивидуальный отбор основан на оценке генотипа растения или животного, используемого в селекционном процессе. Для этого необходимо получить потомство отбираемого организма и оценить его показатели. При индивидуальном отборе популяцию делят на семьи или изучают потомство от самоопыления отдельных растений. Это метод инбридинга. У животных ведут инбридинг посредством близкородственных скрещиваний. При этом повышается уровень гомозиготности особей, проявляются рецессивные аллели. Поскольку они обычно имеют отрицательный эффект, то инбридинг влечет за собой ослабление особей. На последующих этапах отбора используют тех особей, которые дали наибольшее число потомков с высокими показателями. Учитываются также данные родословных и сведения о продуктивности братьев и сестер и их потомков.

Обычно полученное в каждой семье потомство делят на две части. Половину каждого потомства проверяют по выбранному показателю и таким образом выявляют наилучшую семью. Далее оставшуюся часть потомства лучшей семьи размножают, получают следующее поколение и всю процедуру повторяют вновь.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое селекция?
2. Чем обуславливаются цели селекции?
3. Почему развитие селекции должно базироваться на законах генетики?
4. Назовите основные методы селекции.
5. Чем отличается искусственный отбор от естественного?
6. Что лежит в основе массового отбора? Ответ проиллюстрируйте примерами.
7. Что такое коэффициент наследуемости?
8. Что лежит в основе индивидуального отбора? Как проводят индивидуальный отбор?

Типы скрещиваний в селекции. Гетерозис

Отбор в селекции сочетается с различными способами разведения растений и животных. Отбор достаточно эффективен только в сочетании с определенными типами скрещиваний. Все разнообразие скрещиваний сводится к инбридингу и аутбридингу. *Инбридинг* — это близкородственное скрещивание, а *аутбридинг* — неродственное скрещивание. Разновидность аутбридинга — *кроссбридинг*, или межпородное скрещивание.

Инбридинг применяют для разложения популяции на гомозиготные линии, что легче всего достигается у растений-самоопылителей. Для организмов с перекрестным размножением необходимы близкородственные скрещивания: брат — сестра, отец — дочь, мать — сын, двоюродные братья и сестры и т. д. Последствия инбридинга иллюстрирует рис. 24.1, на котором показано изменение соотношения гомо- и гетерозигот в потомстве исходной гетерозиготной формы при принудительном самооплодотворении или при скрещивании особей только одинаковых генотипов. Видно, что в популяции очень скоро большинство особей становятся гомозиготными по генам, контролирующим данный признак. Поскольку в большинстве случаев рецессивные аллели, находящиеся в гетерозиготном состоянии в популяции, оказывают отрицательное влияние на организм, то следствием инбридинга будет постепенное вырождение, или инбредная депрессия, обусловленная переводом рецессивных аллелей в гомозиготное состояние. Одновременно инбридинг приводит к выравниванию линий, делая их гомозиготными по большинству признаков. Итак, инбридинг разлагает популяцию на множество индивидуальных, отличных друг от друга линий, гомозиготных по большинству генов.

К противоположному эффекту приводит аутбридинг, или неродственное скрещивание. Чаще всего это понятие применяют по отношению к скрещиванию особей из разных популяций. Аутбридинг повышает уровень гетерозиготности потомства и гетерозиготности популяции. При аутбридинге часто возникает такое явление, как гетерозис.

Гетерозис — гибридная мощность, проявляющаяся в превосхождении гибрида над обеими родительскими формами.

	Aa					
I_1	AA	Aa				aa
I_2		AA	Aa	aa		
I_3			AA	Aa	aa	
I_4				Aa		
I_5						
I_6						

Рис. 24.1. Изменение частот генотипов при инбридинге в популяции, основанной гетерозиготной формой Aa
 I_1, I_2 и т. д. — поколения инбридинга

Гетерозис широко используется в селекции растений и животных, но механизм гибридной мощности до сих пор до конца не ясен. Его связывают обычно с резким повышением гетерозиготности. Характерная черта гетерозиса — его постепенное затухание в ряду поколений. Так, урожайность зерна гетерозисных гибридов кукурузы в F_2 в среднем снижается на 35%, а в F_3 — на 50% по сравнению с урожайностью в F_1 . Многочисленные попытки «закрепления» гетерозиса пока не привели к существенным результатам, за исключением тех случаев, когда материал можно размножить вегетативно.

Гетерозис может касаться не всех признаков растения или животного. Различают:

- **репродуктивный** гетерозис, который выражается в лучшем развитии органов размножения, приводит к повышению урожайности плодов и семян;
- **соматический** гетерозис, приводящий к мощному развитию вегетативной массы;
- **приспособительный**, или **адаптивный**, гетерозис, который выражается в общем повышении жизнеспособности.

Теории гетерозиса подразделяют на следующие основные группы: теория доминирования, теория сверхдоминирования и теория компенсаторных комплексов.

Теория доминирования объясняет гетерозис подбором у гибрида благоприятных доминантных аллелей разных генов, утраченных при инбридинге. Если скрещиваемые линии гомозиготны по рецессивным аллелям разных генов, то гиб-

риды окажутся полигетерозиготами, в которых доминантные аллели будут взаимодействовать по комплементарному типу.

Теория сверхдоминирования связывает гибридную мощность с преимуществом гетерозиготного состояния ($AA < Aa > aa$). При этом эффект сверхдоминирования в гетерозиготе может наблюдаться даже в том случае, когда рецессивный аллель в гомозиготе летален или приводит к снижению жизнеспособности. Преимущество гетерозиготности хорошо демонстрирует пример повышения устойчивости гибридов льна к ржавчине. Этот признак контролируют несколько генов, каждый с серией аллелей. При этом в конкретном гене разные аллели определяют устойчивость к разным расам паразита. Гетерозигота по гену устойчивости оказывается невосприимчивой к обоим расам ржавчины, иммунитет к которым определяют аллели, находящиеся в гетерозиготе. Кроме того, многие гены могут взаимодействовать по типу межаллельной комплементации.

Теория компенсаторных комплексов объясняет явление гетерозиса подбором комплекса генов и их аллелей при получении инбредных линий. Компенсаторный комплекс генов снижает отрицательные эффекты высокого уровня гомозиготности, а при гибридизации дает тот самый эффект в выражении признаков, который и обуславливает гетерозис.

При создании новых сортов растений широко применяют эффект автополиплоидии. Он заключается в увеличении размеров клеток и всего растения вследствие умножения числа наборов хромосом. При этом учитывают, что лучшие результаты получаются у видов с небольшим числом хромосом, у перекрестноопыляющихся растений и у растений, используемых для получения не семян, а массы вегетативных органов.

Созданы тетраплоидные сорта ржи, гречихи, свеклы и других растений.

Ценные результаты дает использование в селекции метода отдаленной гибридизации. Он широко применяется при получении новых форм плодовых растений, которые можно размножать вегетативно. Способы получения форм, дополненных или замещенных по отдельным хромосомам, позво-

ляют объединять и перекомбинировать ценные качества растений разных видов. В результате гибридизации пшеницы и ржи получен целый ряд форм, объединенных общим названием «тритикале». Все они обладают хорошей урожайностью, зимостойкостью и устойчивостью ко многим болезням пшеницы. На основе гибридизации пшеницы и пырея получены пшенично-пырейные гибриды, устойчивые к полеганию и обладающие высокой урожайностью.

Использование мутационного процесса в селекции

Естественные мутанты находят применение преимущественно в селекции растений. Так, на основе мутанта желтого люпина, лишенного алкалоидов, получен ряд сортов сладкого люпина, который выращивают на корм скоту. Люпин, содержащий алкалоиды, животные не едят.

С открытием мутационного эффекта радиации и химических веществ развернулись работы по получению индуцированных мутантов. Получены индуцированные рентгеновскими лучами мутанты ячменя с повышенной урожайностью зерна и устойчивостью к полеганию. Индуцированные γ -лучами перестройки хромосом успешно использованы в селекции шелкопряда. Известно, что самцы шелкопряда образуют коконы на 25–30% более продуктивные, чем коконы самок. Как известно, у шелкопряда гетерогаметный пол — женский (XY), а гомогаметный — мужской (XX). В 10-й хромосоме у шелкопряда локализован ген, доминантный аллель которого обуславливает темную окраску яиц, а рецессивный — белую. Благодаря индуцированной перестройке доминантный аллель темной окраски яиц был перенесен на Y-хромосому и передавался непосредственно от матерей дочерям. В результате этого уже на стадии оплодотворенных яиц появилась возможность отбирать только будущие мужские особи.

Особенно успешно индуцированный мутагенез применяют при селекции микроорганизмов.

В последние десятилетия при селекции стали успешно использовать методы генной инженерии.

Генная инженерия

Генная инженерия — это совокупность методов, позволяющих переносить генетическую информацию из одного организма в другой. Перенос генов, осуществляемый искусственно, дает возможность преодолевать межвидовые барьеры и передавать отдельные наследственные признаки одних организмов другим.

Генная инженерия используется, например, для получения бактериальных клеток, содержащих «человеческие» гены. Так, с 1980 г. из кишечной палочки получают гормон роста человека — соматотропин. Ген, кодирующий эту полипептидную цепь (191 аминокислота), искусственно пересажен в клетку кишечной палочки. С 1982 г. таким же способом получают и инсулин — гормон поджелудочной железы, регулирующий уровень сахара в клетках и крови.

Наиболее распространенным методом генной инженерии является метод получения плазмид, содержащих чужеродный ген. Плазмиды представляют собой короткие кольцевые фрагменты ДНК, находящиеся в бактериальной клетке помимо основного нуклеоида. Плазмиды могут передаваться из одной бактериальной клетки в другую. Для получения искусственно сконструированной (рекомбинантной) плазмиды ДНК одной из плазмид расщепляется особым ферментом — рестриктазой. Выделенный с помощью другой рестриктазы «человеческий» ген вводится в бактериальную клетку и там сшивается с разрезанной плазмидой. В результате получается рекомбинантная кольцевая плазида, содержащая введенный ген. Такую плазмиду вновь вводят в клетку кишечной палочки, после чего она начинает вырабатывать белок, характерный для человеческого организма.

В настоящее время принципиально решена проблема переноса генов между различными видами животных. Так, получены мыши, содержащие ген гормона роста крысы и человека. Осуществляется межвидовой и межродовой перенос генов, кодирующих хозяйственно ценные белки у растений.

Рассмотренные генетические методы и закономерности показывают, что селекция представляет собой область наибо-

лее полного практического применения результатов, получаемых генетикой. Все традиционные разделы генетики — гибридизация, мутационный процесс, хромосомные перестройки и полиплоидия, генетика популяций и т. д. — находят применение в селекции. Развивающиеся в последнее время методы генной и клеточной инженерии обещают в ближайшее время обогатить генетические основы селекции новыми подходами, главное содержание которых — сокращение сроков получения исходного материала для селекции и направленность в изменении генов и хромосом.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение инбридинга. Для чего его применяют?
2. Что получается в результате инбридинга?
3. Что такое аутбридинг и кроссбридинг?
4. Дайте определение гетерозиса. Что является его характерной чертой?
5. Перечислите виды гетерозиса.
6. Как объясняет гетерозис теория доминирования?
7. Как объясняет гетерозис теория сверхдоминирования?
8. Как объясняет гетерозис теория компенсаторных комплексов?
9. Как используются в селекции методы получения полиплоидов и метод отдаленной гибридизации?
10. Как используется в селекции мутационный процесс?
11. Что такое генная инженерия? Как ее используют в селекции?

Часть IV

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Интерес к теории эволюции, несмотря на развитие все новых и новых областей биологического знания, не сокращается, а постоянно растет. Это объясняется тем, что уровень разработанности теории эволюции имеет непосредственное значение для осмысления и восприятия любых достижений современного естествознания, рационального использования природных ресурсов, формирования мировоззрения общества, понимания человеком своего места в природе.

Представление о реальности эволюции утвердилось лишь после открытия Ч. Дарвином во второй половине XIX века механизма эволюционного процесса, которым оказался естественный отбор. Современное эволюционное учение, ядром которого является теория естественного отбора, основано на объективно установленных материальных явлениях: существовании наследственной изменчивости особей; процессах микроэволюции, реально идущих в популяциях, и т. д. Весь эволюционный процесс объясняется деятельностью материальных факторов без привлечения каких-либо иных сил. Даже Католическая церковь вынуждена признать естественным происхождение человека как биологического существа. В энциклике «Происхождение человека» (1950) Римский Папа Пий XII вынужден был провозгласить: «Учение Церкви не запрещает эволюционному учению быть предметом исследований специалистов до тех пор, пока они производят исследования о происхождении человеческого тела из уже существующей живой материи, несмотря на то что католическая вера обязывает нас придерживаться взгляда, что души созданы непосредственно Богом». Это важно подчеркнуть, так как в наши дни особенно активно противостоит эволюционному учению представление о неизменности сотворенных Богом форм, подогреваемое религиозными догматиками. Именно эволюционное учение дает нам научную систему представлений об эволюции органического мира, стройное мировоззрение о развитии живой природы.

ГЛАВА 25. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ И СОВРЕМЕННОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ

Идея развития живой природы прослеживается в трудах древних материалистов Индии, Китая, Месопотамии, Египта, Греции. Еще в начале I тысячелетия до н. э. в Индии существовали философские школы, которые отстаивали идеи развития материального мира (в том числе и органического) из «праматерии». В еще более древних текстах Аюрвед утверждается, что человек произошел от обезьян, живших (при переводе на современное летоисчисление) около 18 млн лет назад на материке, объединявшем Индостан и Юго-Восточную Азию. По этим представлениям, примерно 4 млн лет назад предки современных людей перешли к коллективному добыванию пищи, а современный человек появился менее 1 млн лет назад.

В Китае уже в конце I тысячелетия до н. э. были распространены учения о возможности превращения в процессе эволюции одних живых существ в другие.

В странах Средиземноморья представление о живой природе как о развивающейся, эволюционирующей системе возникло еще в античные времена и восходит к общефилософской системе Гераклита Эфесского (V в до н. э.). С возникновением иудаизма, а позднее христианства как господствующей в западных странах религии диалектические представления древних были отвергнуты. В науке царил *креационизм* (лат. *creatio* — творю), т. е. концепция неизменности сотворенных Богом видов. Сторонниками креационизма были такие крупные ученые, как английский биолог Дж. Рей (1627–1705) и шведский естествоиспытатель К. Линней (1707–1778).

Но уже в XVII веке идеи эволюции начинают все отчетливее прослеживаться в трудах натуралистов и философов. Немецкий ученый Г.-В. Лейбниц (1646–1716) провозгласил принцип градации и предсказал существование переходных

форм между растениями и животными. Этот принцип в дальнейшем был развит в представлении о «лестнице существ» от минералов до человека, которая рассматривалась многими учеными как доказательство естественного превращения живой природы (*трансформизма*).

Идея эволюции заложена и в трудах энциклопедиста Д. Дидро (1713–1784), французского ученого П. Мопертюи (1698–1759), высказавшего гениальные догадки о корпускулярной природе наследственности, эволюционной роли уничтожения форм, не приспособленных к существованию, значении изоляции в развитии новых форм. Врач и натуралист Эразм Дарвин в Англии (1731–1802), естествоиспытатель Ж. Бюффон во Франции (1707–1788), М. В. Ломоносов (1711–1765), А. А. Каверзнев (1748–1793) в России и другие развивали представление о том, что виды животных и растений не были созданы Богом такими и в таком количестве, как это наблюдается сейчас, а возникали друг от друга. Обоснованием для таких идей служили, главным образом, два факта:

- наличие общих признаков у больших групп животных и растений, причем число таких признаков увеличивалось при переходе от классов к отрядам, от отрядов к семействам и т. д.;
- существование переходных форм между близкими видами.

Правда, эти факты не доказывали возникновения видов друг от друга, но наличие переходных форм между видами все же наталкивало на мысль о родстве между ними.

В конце XVIII века борьба между сторонниками креационизма и трансформизма обострилась. Сторонником креационизма был французский зоолог Ж. Кювье (1769–1832) — величайший авторитет того времени в области палеонтологии и сравнительной анатомии. Он отстаивал сходство ископаемых и ныне существующих животных, наличие четырех изначально неизменных типов организации всех животных, идею постоянства видов. Для объяснения смены фаун во времени Ж. Кювье развил представления о катастрофах на поверхности Земли в прошлом, уничтожавших живые существа. Развитие этих представлений французским палеонтологом А. д'Орбиньи (1802–1857) привело к формулировке «теории

катастроф», согласно которой после каждой из катастроф происходило повторное сотворение животных.

На противоположных позициях стоял соотечественник Ж. Кювье — Э. Жоффруа Сент-Илер (1772–1844). Он рассматривал единство организации животных как показатель общности происхождения, а наличие отличающихся от ископаемых современных форм — как доказательство изменения организмов под влиянием внешних и внутренних естественных причин.

Разногласия между Кювье и Сент-Илером по этим вопросам вылились в острую публичную дискуссию (1830), в которой победил Кювье.

В ходе многолетней полемики между креационистами и трансформистами в XVIII веке непризнанной оказалась теория эволюции жизни, предложенная учеником Бюффона Ж.-Б. Ламарком (1744–1829). В 1809 г. он издал свою знаменитую книгу «Философия зоологии», в которой изложил уже не трансформистскую идею изменяемости видов, а вполне законченную эволюционную теорию. От трансформистских представлений она отличалась тем, что, во-первых, представляла эволюцию как всеобщее явление живой природы, а во-вторых, и это главное, исследовала ее движущие силы.

Ламарк выделил два независимых направления эволюции: *градацию*, т. е. развитие от простого к сложному, и *изменение под воздействием окружающей среды*, создающее разнообразие видов на каждой ступени градации.

Усложнение организации происходит, согласно Ламарку, под действием внутренне присущего всем живым существам стремления к совершенствованию, заложенного в живой природе при сотворении мира. Сосуществование в настоящее время и низших, и высших форм жизни Ламарк объяснял ее постоянным самозарождением.

Изменение организмов под воздействием окружающей среды Ламарк объяснял при помощи двух законов:

- принципа упражнения и неупражнения органов;
- принципа наследования благоприобретенных признаков.

Первый закон отражает действительно существующие в природе факты, но не объясняет развитие очень большого

класса признаков, например органов пассивной защиты (панцирь черепахи, раковина моллюска, защитная окраска). Они не могут упражняться. Они или защищают, или нет.

Второй закон, несмотря на многочисленные эксперименты, до сих пор не подтвержден.

Как уже говорилось выше, теория Ламарка не была признана.

Единственный способ, которым можно было доказать эволюцию, поскольку виды на самом деле изменяются крайне медленно, — это вскрыть ее реально действующие движущие силы. Это удалось сделать английскому естествоиспытателю Чарльзу Дарвину (1809–1882). Он показал, что неопределенной наследственной изменчивости, борьбы за существование и происходящего в процессе борьбы за существование естественного отбора необходимо и достаточно для того, чтобы объяснить любые изменения организмов в процессе эволюции.

Дарвин не был первооткрывателем естественного отбора как явления природы. Англичане Э. Блит (1810–1873) и П. Мэттью (1790–1874) до Дарвина, Н. Уоллес (1823–1913) одновременно с ним пришли к мысли о выживании более приспособленных организмов. Мысль о всеобщности эволюции принадлежит Ламарку. Но Дарвин был первым биологом, вскрывшим реально существующие в природе движущие силы эволюции.

В результате эволюции возникает соответствие организмов и окружающей среды, прослеживающееся на всех уровнях организации, от молекулярного до популяционно-видового. Современная теория эволюции, в основе которой лежит теория Дарвина, отвечает на вопрос, как формируется адаптивная организация биологических систем.

В любых биологических работах следует учитывать, что каждое биологическое явление — от переноса веществ через клеточную мембрану до рефлекторной деятельности человека — есть результат процесса эволюции, который длится уже более 3,5 млрд лет. Но суть биологической эволюции не определяется длительностью ее процесса. Специфической чертой именно биологической эволюции, ее важной особенностью является передача новых свойств потомкам.

Биологическую эволюцию можно определить как необратимое и в известной мере направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом.

В современной биологии принято различать два уровня рассмотрения эволюционного процесса: микроэволюционный и макроэволюционный.

Микроэволюцией называют процесс адаптивного преобразования популяций: от возникновения наследственных изменений особей через формирование на основе этих изменений под действием естественного отбора новых адаптаций до возникновения нового вида.

Макроэволюцией называют эволюцию надвидовых таксонов (родов, семейств, отрядов и т. д.).

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение креационизма.
2. Дайте определение трансформизма.
3. Назовите автора «теории катастроф». Что это за теория?
4. Как Ламарк объяснял изменение организмов под воздействием окружающей среды?
5. Как определяют в настоящее время биологическую эволюцию?
6. Что такое микро- и макроэволюция?

ГЛАВА 26. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

Прежде чем рассматривать вопросы о борьбе за существование и естественном отборе как движущих силах эволюции, следует очень кратко остановиться на генетических основах эволюционного процесса. Для этого надо вспомнить такие известные понятия, как «норма реакции», «модификационная изменчивость» и «наследственная изменчивость».

Норма реакции и модификационная изменчивость

Норма реакции может быть определена как сложившиеся в ходе предшествовавшей эволюции адаптивные возможности организма. Это пределы, в которых может изменяться фенотип без изменения генотипа.

Эти пределы зависят от уровня организации исследуемого вида, от разнообразия условий среды, с которыми вид постоянно сталкивается, от возможностей генотипа и других факторов.

В пределах нормы реакции имеет место *модификационная (ненаследственная) изменчивость*, т. е. потомки наследуют норму реакции родительских особей. Ничего нового при этом не создается.

Новые признаки могут возникнуть только путем изменения самой нормы реакции, а оно происходит лишь на основе мутаций, т. е. благодаря *генотипической (наследственной) изменчивости*.

Генотипическая (наследственная) изменчивость как материал эволюции

Основным фактором генотипической изменчивости являются мутации. Все их можно разделить на две группы — *соматические* и *генеративные*. Первые могут закрепляться в поколениях только при бесполом размножении. При размножении половом для эволюционного процесса важны лишь

генеративные мутации, т. е. мутации клеток зародышевого пути, гамет и недоразвившейся зиготы.

Важнейшее представление генетики и теории эволюции — это представление о том, что мутации ненаправленны и случайны, т. е. мутация неадекватна вызвавшему ее фактору. Например алкалоид колхицин вызывает полиплоидию, которая не защищает организм от действия этого алкалоида; мутации, вызываемые ионизирующей радиацией, не способствуют выработке веществ-протекторов.

Мутации возникают либо под действием факторов среды, к которым организмы не смогли приспособиться в ходе предшествовавшей эволюции (радиация, химические мутагены и т. д.), либо по причинам, обусловленным сложностью организации генетического аппарата (тепловые колебания атомов в молекуле ДНК и т. п.).

К факторам, вызывающим индуцированный мутагенез, организмы могут приспособиться в ходе эволюции, и, следовательно, эти факторы вызывают мутации лишь у неприспособленных к ним видов (тараканы устойчивы к ионизирующей радиации; растение колхикум диплоидно, а не полиплоидно, т. е. оно устойчиво к содержащемуся в нем колхицину и т. д.). Но мутации даже в этих случаях неизбежны, как неизбежны помехи в любой системе передачи информации («ошибки генетического кода»).

Мутации обычно неадаптивны. Как правило, любой мутаген вызывает целый спектр изменений.

На мутационный процесс оказывает влияние и сам набор генов, содержащихся в генотипе, поэтому мутационная изменчивость всегда носит внутривидовой характер. Например, у дрозофилы не может возникнуть мутация, определяющая возникновение легких, так как у мух таких органов нет, нет и соответствующих генов.

Как правило, мутации в большей или меньшей степени снижают приспособленность организмов. Часто они оказываются летальными. Но интересно, что каждая мутация имеет, как и нормальный признак, свою норму реагирования.

Мутация данного конкретного гена — событие достаточно редкое (в среднем одно на миллион норм), но в генотипе число генов не менее 10^6 – 10^7 , а число особей в популяциях

дких видов от десятков до миллиардов. Следовательно, любая популяция как совокупность организмов испытывает постоянное давление мутационного процесса. Важно, что вновь возникающие мутации, как правило, рецессивны. Они не влияют на жизнеспособность несущих их особей, поэтому не исчезают, а передаются из поколения в поколение, и число их постоянно увеличивается за счет мутирования других генов, т. е. накапливается наследственная изменчивость.

Частоты генов, генотипов и фенотипов

Важнейшей характеристикой популяции являются частоты аллелей (генов), генотипов и фенотипов.

Число организмов в данной популяции, несущих определенный аллель, определяет частоту данного аллеля. В популяционной генетике частоту аллелей чаще всего выражают в десятичных дробях. Для выражения частоты аллелей употребляют следующие символы:

P — частота доминантного аллеля;

q — частота рецессивного аллеля.

Сумма всех аллелей в популяции равна 1, т. е. $P + q = 1$. Смысл этого уравнения в том, что, зная частоту одного аллеля, можно определить частоту другого. Например, частота рецессивного аллеля равна 25%, или 0,25, тогда $P = (1 - q)$, или $P = (1 - 0,25) = 0,75$.

Частоты отдельных аллелей в генофонде позволяют вычислять генетические изменения в данной популяции и определять частоту генотипов и, соответственно, фенотипов. Математическую зависимость между частотами аллелей генотипов в популяциях можно измерять с помощью уравнения Харди—Вайнберга: $(P + q)^2 = P^2 + 2Pq + q^2 = 1$, или $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$, что соответствует менделевскому расщеплению по генотипу 1 : 2 : 1.

В строгом смысле закон Харди—Вайнберга справедлив для идеальной популяции, которая имеет следующие характеристики:

- бесконечно большую величину;
- возможность осуществления свободного скрещивания (панмиксии) разнополых особей;

- отсутствие появления новых мутаций;
- отсутствие действия внешних факторов;
- отсутствие обмена генами с другими популяциями.

Только при этих условиях популяция находится в равновесии, т. е. частоты аллелей и генотипов в ней постоянны. Очевидно, что идеальные условия никогда не реализуются. Следовательно, при анализе природных популяций эта формула применима с определенными оговорками.

Зная частоту рецессивных гомозигот (aa), что легко определяется по фенотипам, можно найти частоту рецессивного аллеля, далее частоту доминантного аллеля и частоты всех генотипов в популяции.

Важным следствием закона Харди—Вайнберга является то, что рецессивные (редкие) аллели в популяциях присутствуют преимущественно в гетерозиготе. Гетерозиготные генотипы служат важным потенциальным источником генетической изменчивости.

Разнообразие генов данной популяции или вида, называемое генофондом, имеет огромное значение для эволюции, так как представляет собой материал для отбора.

Понятие «наследственная изменчивость» шире, чем просто «мутационная изменчивость», так как следует учитывать и комбинативную изменчивость (гетерозигота отличается от гомозигот), и варианты фенотипического выражения генов в зависимости от условий среды (норму реакции).

Например, можно рассмотреть высоту шлема у веслоногих рачков *Hyalodaphnia* в зависимости от сезона (рис. 26.1).

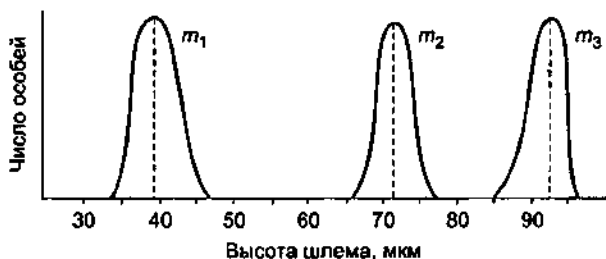


Рис. 26.1. Вариационные кривые высоты шлема веслоногих рачков *Hyalodaphnia* весной (m_1), летом (m_2) и осенью (m_3)

Чем лучше питание, тем больше вариационная кривая сдвигается вправо, — это изменения в пределах нормы реакции. Но в каждом конкретном случае (весна, лето, осень) высота шлема варьирует. Эти вариации при одинаковых условиях питания определяются генотипом данной особи.

Вариации, образующие кривую распределения признака, характеризуют генотипическое разнообразие особей в популяции, по которому идет естественный отбор.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Как вы понимаете генетические основы эволюционного процесса?
2. Дайте определение нормы реакции.
3. Что такое модификационная изменчивость? Почему ее называют ненаследственной?
4. Зависит ли модификационная изменчивость от генотипа?
5. Назовите основной фактор генотипической изменчивости.
6. Что может явиться причиной мутации?
7. Являются ли мутации адаптивными?
8. Почему говорят, что популяция испытывает постоянное давление мутационного процесса?
9. Объясните, почему вновь возникшие мутации, как правило, не проявляются в первом поколении.
10. Что описывает закон Харди—Вайнберга? Для какой популяции он применим?

ГЛАВА 27. ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА. ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ КАК ЭКОЛОГО- ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Единица эволюционного процесса должна отвечать следующим требованиям:

1. Обладать численностью, достаточной для продолжения рода в конкретных условиях среды.
2. Быть далее неделимой, иметь определенную самостоятельность в пространстве и выступать во времени и пространстве как некое единое целое.
3. Быть способной наследственно изменяться во времени, измеряемом биологическими поколениями.

Однако ни вид, ни особь не могут удовлетворять этим требованиям.

Виды неравномерно распределены в пространстве. Эта неравномерность может быть выражена в двух формах: в форме «островного распределения» групп особей или в форме «стусщений». Участки с относительно высокой встречаемостью особей данного вида чередуются с участками низкой плотности, т. е. вид дискретен (прерывист) и гетерогенен (в силу внутривидовой изменчивости). Поэтому вид не может быть элементарной эволюционной единицей.

Отдельная особь эволюционировать (в биологическом смысле) не может. Отдельные организмы смертны, и каждый представляет только одно биологическое поколение. Индивидуальные вариации, даже наследственные, могут не проявляться у каждой конкретной особи и в последующих поколениях в соответствии с доминантно-рецессивными взаимоотношениями аллелей. Следовательно, единицу эволюции на протяжении поколений составляет некая группа особей. Такой группой является *популяция*.

Современное определение популяции следующее: *популяция* — это совокупность индивидуумов (особей) определенного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющих определенное пространство, связанных происхождением (родством), скрещиванием (гибридизацией) и формирующих собственную экологическую нишу.

В случае с асексуальными (размножающимися неполовым путем) организмами некоторые характеристики популяции (в частности, скрещивание) могут исключаться.

Как эколого-генетическая система популяция может быть охарактеризована по многим параметрам. Рассмотрим некоторые из них.

Популяционный ареал

Популяция как часть вида обладает определенным ареалом. Особи вне его выходят из состава популяции. Ареал может расширяться, но для этого популяция должна освоить новое пространство. Величина ареала популяции в значительной мере зависит от степени подвижности особей. У растений она обычно определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению.

Численность особей в популяции

В связи с размерами ареала может значительно меняться число особей в популяциях. У насекомых и мелких растений открытых пространств она может достигать сотен миллионов особей. Но могут быть и малочисленные популяции.

С вопросами о численности популяции связана *проблема минимальной численности*, т. е. такой, ниже которой популяция неизбежно исчезает по разным эколого-генетическим причинам. Численность менее нескольких сотен особей ведет к исчезновению популяции. По этому параметру, в частности, определяется занесение видов в «Красные книги».

Динамика численности популяции

Размеры популяции подвержены постоянным колебаниям. Причины такой динамики сводятся к влиянию абиотических

(температура, влажность, освещенность и т. д.) и биотических (наличие пищи, болезни, присутствие хищников и т. д.) факторов.

Значительны сезонные колебания численности (например для мух, комаров в миллионы раз). Кроме сезонных колебаний, известны несезонные (периодические и непериодические) изменения численности особей в отдельных популяциях (хищник — жертва, урожай семян — грызуны, высота осенних паводков — численность мыши-землеройки).

Впервые на большое эволюционное значение колебаний численности особей в популяциях обратил внимание в 1905 г. русский ученый С. С. Четвериков (1880–1959). Он назвал их *волнами жизни*. Эти волны жизни играют роль одного из факторов эволюции, резко и ненаправленно изменяющего генетический состав популяции.

Возрастной состав популяции

Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои соотношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни, время достижения половой зрелости, интенсивность размножения — особенности, вырабатываемые в процессе эволюции как приспособления к определенным условиям.

Так, например, землеройки дают весной один-два приплода. Взрослые особи скоро умирают, и к осени вся популяция состоит из молодых неполовозрелых особей. К весне все перезимовавшие землеройки достигают половой зрелости, и цикл повторяется.

Совершенно другой возрастной состав популяции у белух. У них в стаде есть первая возрастная группа из детенышей этого года рождения; вторая — подростки детеныши прошлого года рождения; третья — половозрелые животные в возрасте двух-трех лет, но обычно не размножающиеся; четвертая — взрослые размножающиеся особи от четырех-пяти до шестнадцати-двадцати лет. При этом возможно скрещивание между взрослыми животными нескольких поколений.

Половой состав популяции

Первичное (теоретическое) соотношение полов в популяции 1 : 1. В силу неодинаковой жизнеспособности мужских и женских особей (эволюционно выработанный признак) оно заметно отличается от вторичного (характерно, например, при родах у млекопитающих) и тем более заметно — от третичного (характерно для взрослых особей).

Например, у человека вторичное распределение полов составляет 100 девочек на 106 мальчиков. К 16–18 годам оно выравнивается за счет повышенной мужской смертности. К 50 годам на 100 женщин приходится 85 мужчин, а к 80 годам — всего 50 мужчин на 100 женщин.

У насекомых есть популяции, состоящие практически из одних самок (самцы элиминируют в результате сложных генетических процессов).

У корнеплода ариземы японской решающим фактором во вторичном определении пола, а следовательно, и половом составе популяции является масса клубня. Самые крупные и хорошо развитые клубни дают растения с женскими цветками, а мелкие и слабые — с мужскими.

У червя бонелии личинка развивается в самку, если не сможет прикрепиться к взрослой самке. Если же прикрепится — развивается паразитирующий на самке самец (в десятки раз меньше ее по величине).

Генетическая гетерогенность популяции

Поскольку внутри вида популяции обмениваются особями и, соответственно, генетическим материалом, то популяции различаются количественным соотношением разных аллелей и частотами встречаемости того или иного фенотипа, т. е. статистически.

Выше уже говорилось, что популяция насыщена мутациями. Генетическая гетерогенность природных популяций — главнейшая их особенность. Она поддерживается мутационным процессом и скрещиваниями. Это позволяет популяции (и виду в целом) использовать для приспособления не только вновь возникающие наследственные изменения, но и те,

которые возникли очень давно и существуют в популяции в скрытом виде. Таким образом обеспечивается существование «мобилизационного резерва» наследственной изменчивости.

Генетическое единство популяции

Несмотря на гетерогенность составляющих популяцию особей, любая популяция представляет сложную генетическую систему, находящуюся в динамическом равновесии. При скрещивании особей внутри популяции происходит выщепление в потомстве многих мутаций, в том числе обычно понижающих жизнеспособность из-за гомозиготности особей. Основные генетические характеристики популяции — постоянная наследственная гетерогенность, внутреннее генетическое единство и динамическое равновесие отдельных генотипов (аллелей). Эти особенности определяют организацию популяции как элементарной эволюционной единицы.

Экологическое единство популяции

Важнейшей особенностью популяции оказывается формирование ею собственной экологической ниши. Из всего вышесказанного можно сделать вывод, что популяция является наименьшей самостоятельной эволюционной структурой. Она выступает всегда как экологическое, морфофизиологическое и, самое важное, генетическое единство. Особь в популяции есть объект действия главного эволюционного фактора — отбора. Качественным же эталом эволюционного процесса является видообразование.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение генофонда.
2. Каким требованиям должна отвечать единица эволюционного процесса?
3. Почему ни вид, ни особь не могут быть единицей эволюционного процесса?
4. Дайте определение популяции.
5. Назовите параметры, характеризующие популяцию.

6. Что такое популяционный ареал? Чем он определяется?
7. В чем заключается проблема минимальной численности?
8. Что такое волны жизни? Какую роль они играют в эволюции?
9. Приведите примеры соотношения возрастных групп в разных популяциях.
10. Приведите примеры различий полового состава популяций.
11. Как вы понимаете положение, что популяция генетически гетерогенна и в то же время генетически едина?

ГЛАВА 28. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

К элементарным факторам эволюции относят мутационный процесс, популяционные волны (волны жизни) и изоляцию. Движущей же и направляющей силой эволюции является естественный отбор.

Мутационный процесс

Это постоянно действующий элементарный эволюционный фактор, оказывающий давление на популяции.

Значительная часть особей в популяции (до нескольких десятков процентов) — носители вновь возникших мутаций. На каждый отдельный ген давление мутационного процесса обычно невелико, но при наличии большого числа генов в организме оно оказывает заметное действие на генетическую структуру популяции.

Значительная часть вновь возникающих мутаций биологически хуже исходной нормы. Они обезвреживаются путем перевода их в гетерозиготное состояние при половом процессе. Возникновение разнополовости — одно из крупнейших эволюционных приобретений на заре развития жизни.

Но небольшой процент возникающих мутаций может принести не вред, а пользу для особи. Причем мутации, вредные в одних условиях, могут оказаться (и оказываются) полезными в изменившихся условиях. Например, для одного вида дрозофилы нормальная температура существования составляет 20 °С. Одна из мутаций более жизнеспособна при 24–25 °С, т. е. при общем потеплении будут выживать мутантные особи.

Есть мутация дрозофилы, ведущая к недоразвитию крыльев. В ветреных районах (например, на террасах рядом с морем) численность мух с недоразвитыми крыльями в эксперименте возросла в популяции с 2,5 до 67%. Это объясняет появление бескрылых насекомых на океанических островах в результате естественного отбора.

Таким образом, мутационный процесс есть фактор-поставщик элементарного эволюционного материала.

Популяционные волны как элементарный эволюционный фактор

Действие волн жизни как эволюционного фактора предполагает неизбежное, случайное уничтожение особей, благодаря чему редкий ранее генотип может сделаться обычным и в дальнейшем может быть подхвачен естественным отбором.

Выделяют периодические колебания численности короткоживущих организмов — для большинства насекомых, однолетних растений, большинства грибов и микроорганизмов; непериодические колебания численности, зависящие в первую очередь от благоприятных для данного вида (популяции) отношений в пищевых цепях (обычно такие колебания затрагивают сразу несколько видов); вспышки численности видов в новых районах, где отсутствуют их естественные враги (например, введенные в Австралию кролики, канадская элодея, введенная в Евразию), а также резкие непериодические колебания численности, связанные с природными катастрофами (например, засушливыми годами, дождливым летом, сильными паводками, извержением вулкана и т. п.).

Эволюционное значение популяционных волн чрезвычайно велико. Допустим, в результате катастрофы от популяции остались немногие особи. В такой оставшейся популяции частоты встречаемости генов (аллелей) будут иными, чем в исходной. Если затем последует новый всплеск численности, то начало ему дает оставшаяся немногочисленная группа. Генотипический состав ее и определит новую генетическую структуру популяции. При этом некоторые мутации могут исчезнуть, а концентрация других случайно повысится.

При определенных условиях это случайное и кратковременное колебание численности может превратиться в элементарное эволюционное явление — изменение на протяжении ряда поколений генотипического состава популяции (например, выработка устойчивости к антибиотикам у болезнетворных организмов).

Популяционные волны, таким образом, служат поставщиком эволюционного материала.

Изоляция как элементарный эволюционный фактор

Изоляция — возникновение любых барьеров, ограничивающих свободное скрещивание. Различают пространственную и биологическую изоляцию.

Пространственная (усиливающаяся в связи с деятельностью человека). Есть два ее проявления: изоляция какими-либо барьерами (например, разные склоны ущелья, широкие водные преграды для наземных животных и т. п.) и изоляция, определяемая большей возможностью спаривания близко живущих особей, т. е. изоляция расстоянием.

Биологическая. Ее обеспечивают две группы механизмов: устраняющие скрещивание и изоляция после оплодотворения (гибель зигот, развитие полностью или частично стерильных гибридов, например мулов и лошаков, а также пониженная жизнеспособность гибридов).

Спариванию близких форм могут препятствовать различия во времени половой активности и созревания половых продуктов (например, «озимая» и «яровая» расы миноги и некоторых лососевых рыб имеют разное время нереста).

Большое значение имеют различия в поведении при спаривании. Например, у североамериканских светлячков различие между близкими видами и даже популяциями внутри вида определяется длительностью, частотой и интенсивностью вспышек.

Важный изолирующий механизм — возникновение морфофизиологических различий в органах размножения (цветок приспособляется к насекомым-опылителям; у близких видов некоторых насекомых и ряда групп грызунов различаются копулятивные органы).

Изоляция как эволюционный фактор не создает новых генотипов или внутривидовых форм. Значение ее в процессе эволюции состоит в том, что она закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференциации. Действие

изоляции, как и действие мутаций и популяционных волн, ненаправленно.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Назовите элементарные факторы эволюции.
2. Чем в эволюции является мутационный процесс?
3. В чем сущность изоляции как элементарного эволюционного фактора?
4. Какие виды изоляции вы знаете?

ГЛАВА 29. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР — ДВИЖУЩАЯ И НАПРАВЛЯЮЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ

Мутационный процесс, волны жизни и изоляция — это элементарные факторы эволюции, действующие ненаправленно. Но эволюция в целом — не хаотический, а направленный процесс, связанный с выработкой новых приспособлений, возникновением одних и вымиранием других видов, с осуществлением прогрессивного развития живой природы. Известен лишь один направленный эволюционный фактор — *естественный отбор*.

Предпосылки естественного отбора. Борьба за существование

Ч. Дарвин обосновал принцип естественного отбора исходя из двух основных предпосылок: характерной для всех живых существ гетерогенности особей и избыточной численности потомства при стационарной общей численности вида в целом.

Избыточная численность потомства, с одной стороны, повышает спектр появляющихся на свет наследственно разнообразных особей (материал для естественного отбора), а с другой — создает условия для борьбы за существование.

Борьбу за существование можно рассматривать как любые взаимоотношения особей с окружающими абиотическими и биотическими условиями, направленные на максимальное развитие и размножение.

Борьба за существование охватывает все формы активности особей, направленные на поддержание жизни и продолжение рода.

Борьба за существование может быть прямой, причем как межвидовой, так и внутривидовой. Может быть и опосредованной, например, особи одного вида соревнуются между со-

бой против действия неблагоприятных условий среды: голода, холода, засухи, засоленности и т. д.

Примеры борьбы за существование не сводятся к борьбе в прямом смысле этого слова. Даже внутривидовые отношения в разные периоды в зависимости от среды могут быть конкурентными, нейтральными или играть роль взаимопомощи.

До сих пор идут споры о роли борьбы за существование в эволюции.

Единственной объективной мерой борьбы за существование служит соотношение между числом родившихся особей и числом особей, достигших половой зрелости. А это, собственно, и есть естественный отбор. Таким образом, борьба за существование есть экологическая предпосылка естественного отбора.

Ч. Дарвин сделал вывод о неизбежности в природе процесса избирательного размножения одних и гибели других особей — наличия процесса естественного отбора. В живых остаются (а главное, оставляют больше потомства) лишь те особи, которые обладают определенными, благоприятными в данных условиях особенностями. Дарвин определил это явление как «переживание наиболее приспособленных».

В процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, сколько их дифференциальное размножение. Главное — вклад каждой особи в генофонд популяции. Без размножения он равен нулю.

Отсюда, *под естественным отбором* следует понимать *избирательное воспроизведение генотипов*.

Основные формы естественного отбора

Стабилизирующий

Это форма естественного отбора, направленная на поддержание и повышение устойчивости реализации в популяции среднего, ранее сложившегося значения признака или свойства.

Очень показательным является проделанный самой природой эксперимент: после снегопада и сильных ветров в Се-

верной Америке было найдено 136 оглушенных и полуживых домовых воробьев; 72 из них выжили, а 64 погибли. У погибших были очень длинные или очень короткие крылья.

Стабилизирующая форма отбора оберегает виды от существенных изменений. Она действует до тех пор, пока условия жизни, при которых данный признак или свойство выработаны, существенно не меняются, т. е. стабилизирующий отбор консервативен.

Движущий

Это форма естественного отбора, способствующая сдвигу среднего значения признака или свойства. Такой отбор способствует закреплению новой формы взамен старой, пришедшей в несоответствие с изменившимися условиями. Изменение признака при этом может происходить не только в сторону его усиления, но и, напротив, редукции (конечности у змей, пальцы у копытных, глаза у пещерных животных и т. п.).

Например, у исходной линии дрозофилы в экспериментах при температуре 0°C выживали только 28% четырехдневных личинок. После 30 поколений отбора температура 0°C превратилась для личинок в стимулирующий фактор. Анализ показал, что холодоустойчивость возникла не в результате распространения единичной мутации, а в результате действия движущего отбора в пределах гетерогенной популяции.

Дизруптивный

Это форма естественного отбора, существующая тогда, когда ни одна из групп генотипов не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории. В одних условиях отбирается одно качество признака, в других — другое.

Этот отбор направлен против особей со средним и промежуточным характером признаков и ведет к разрыву популяции на несколько групп (по данному признаку). Такой отбор называют поэтому разрывающим или расчленяющим.

Дизруптивный отбор благоприятствует более чем одному фенотипу и действует против средних, промежуточных

форм. В качестве примера можно рассмотреть окраску раковины у земляной улитки. На коричневых почвах раковины окрашены в коричневый или розовый цвет, на желтых — в желтый и т. д. (рис. 29.1).

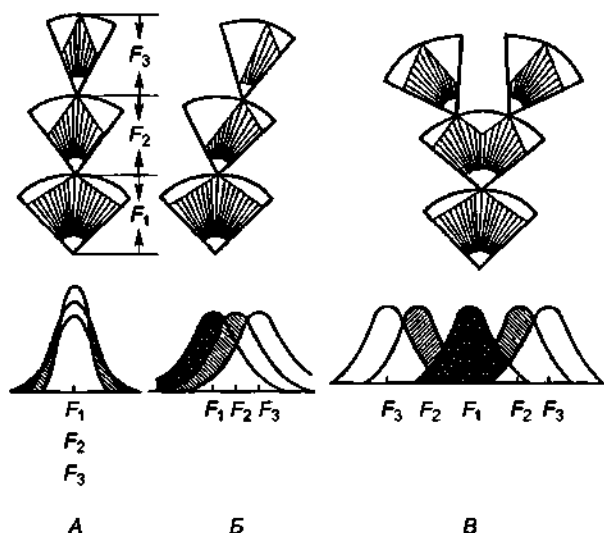


Рис. 29.1. Формы естественного отбора
 А — стабилизирующий, Б — движущий, В — дизруптивный;
 F_{1-3} — последовательные поколения особей

Другие формы естественного отбора

К настоящему времени выделено несколько десятков форм естественного отбора, связанных с отдельными специфическими сторонами действия единого, всеобщего (дарвиновского) естественного отбора. Например отбор по стратегии размножения (либо короткая продолжительность жизни, ранняя половая зрелость и огромное число потомков, либо длительная жизнь особи, поздняя половая зрелость и небольшое число потомков); отбор местообитаний, определяющий более полное использование пространства близкими симпатрическими видами; половой отбор, касающийся признаков особей

одного пола (половой диморфизм), и другие. Но все они являются частными случаями естественного отбора.

Результатом действия всеобщего естественного отбора является возникновение адаптации, причем адаптация всегда относительна (к конкретным условиям среды).

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что является, по Дарвину, предпосылками естественного отбора?
2. Что представляет собой борьба за существование? Назовите ее роль в эволюции.
3. Дайте определение естественного отбора.
4. Назовите основные формы естественного отбора.
5. В каких условиях действует стабилизирующий отбор?
6. Чему способствует движущий отбор?
7. Против чего направлен дизруптивный отбор?
8. Какие виды естественного отбора, кроме трех основных, вы знаете?

ГЛАВА 30. ВИД — ОСНОВНОЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Качественным этапом процесса эволюции является вид.

Вид — это совокупность особей, обладающих общими морфофизиологическими признаками и объединенных возможностью скрещивания друг с другом, формирующих систему популяций, которые образуют общий (сплошной или частично разорванный) ареал; в природных условиях виды обычно отделены друг от друга и представляют генетически устойчивые системы.

Любой вид представляет систему популяций, формирующих совокупность экологических ниш в соответствующих биогеоценозах. Эта система популяций обладает общей эволюционной судьбой.

Более кратко это можно сформулировать следующим образом: *видом* называется *совокупность особей, обладающих общими морфофизиологическими признаками, способных скрещиваться друг с другом, давая плодовитое потомство, формирующих систему популяций, образующих общий ареал.*

Критерии вида

К критериям вида относятся морфологические, физиолого-биохимические, географические, генетические.

Морфологические различия. Одни близкие виды заметно отличаются морфологически, другие мало, часто неуловимо. Примеров первого рода очень много, и приводить их нет необходимости. Интереснее многочисленные случаи глубокого морфологического сходства разных видов.

Например, известны виды-двойники, объединяемые прежде под названием «малярийный комар». Изучение показало, что существует не один, а шесть видов, внешне почти неразличимых. Известные пока различия касаются особенностей структуры яиц, числа и ветвистости щетинок у личинок.

Физиолого-биохимические различия. Эти различия между близкими видами обычно меньше, чем между видами, филогенетически более далекими. Так, например, по способ-

ности образовывать и накапливать алкалоиды различаются виды растений в пределах семейств пасленовых, сложноцветных, лилейных и орхидных. Синтез соланина характерен, к примеру, для семейства пасленовых, а синтез инсулина — только для хордовых животных.

Географические различия. Они основаны на относительной самостоятельности ареала каждого вида, например тундровая береза, кедровый стланчик, даурская лиственница и т. д.

Однако ни морфологические, ни физиолого-биохимические, ни географические различия не могут служить универсальными видовыми признаками. Главным критерием вида является его генетическое единство.

Генетическое единство. Основным критерий вида заключается в его генетическом единстве. Иногда по каким-то причинам границы между соседними видами оказываются нечеткими. Это связано с тем, что особи близких видов в определенных условиях могут в ряде случаев успешно скрещиваться и давать плодовитое потомство. Но и при этом оказывается, что, за исключением некой гибридной зоны между такими видами, нарушения строения обоих видов как самостоятельных генетических систем не происходит, т. е. виды оказываются не генетически закрытыми (как представляли еще в середине XX века), а генетически устойчивыми системами.

Образование вида — результат микроэволюции

Пока особи из разных популяций внутри вида хоть изредка могут скрещиваться в природе друг с другом и давать плодовитое потомство (т. е. пока существует поток генетической информации между популяциями внутри вида), вид остается единым. Однако в результате возникновения сильного давления любой изоляции этот поток генетической информации может прерваться. Тогда, оказавшись в изоляции, части видового населения, накопив изменения под влиянием действующих эволюционных факторов, могут перестать скрещиваться при последующих встречах, станут генетически самостоятельными, т. е. один вид разделится на два.

Видообразование — это разделение (во времени и пространстве) прежде единого вида на два или несколько.

Новый вид может возникнуть из одной или нескольких смежных популяций, расположенных на периферии ареала данного вида (*географическое*, или *аллопатрическое*, *видообразование*). Новый вид может возникнуть внутри ареала данного исходного вида (*симпатрическое видообразование*); посредством постепенного изменения одного и того же вида во времени, без дивергенции (расхождения) исходных групп (*филетическое видообразование*). Новый вид может возникнуть путем разделения единого предкового вида (дивергентное видообразование) и, наконец, в результате гибридизации двух уже существующих видов (*гибридогенное видообразование*).

Аллопатрическое видообразование. В его основе всегда лежат те или иные формы пространственной изоляции. Это путь медленный, на протяжении сотен тысяч поколений. Аллопатрическое видообразование всегда связано с историей формирования видового ареала.

Симпатрическое видообразование. Оно может возникнуть, например, как результат автополиплоидии.

Известны группы близких видов растений с кратными числами хромосом. Например, у табака и картофеля — 12, 24, 48, 72; у хризантем — 9, 18, 27, 36–90.

Возникшие полиплоиды дают жизнеспособное потомство только при скрещивании с особями, несущими то же число хромосом (или при самоопылении). Полиплоидные формы, как правило, крупнее и способны существовать в более суровых физико-географических условиях.

Симпатрическое видообразование может также проявиться как следствие возникновения новых форм в результате сезонной изоляции (например, ранне- и позднецветущие формы у погремка лугового).

При симпатрическом видообразовании новые виды морфофизиологически близки к исходному.

Филетическое видообразование. При нем весь вид в целом, изменяясь в череде поколений, превращается в новый вид (это видообразование можно изучать лишь с привлечением палеонтологического материала).

Гибридогенное видообразование. Оно характерно для растений. Например, культурная слива ($2n = 48$) есть резуль-

тат гибридизации терна ($2n = 32$) с алычой ($2n = 16$) с последующим удвоением числа хромосом.

В результате иногда трудно обнаружить четкие границы между отдельными видами, так как образуются комплексы видов, связанных гибридизацией.

Дивергентное видообразование. Это, собственно, и аллопатрическое, и симпатрическое видообразование.

Можно предложить следующую классификацию способов видообразования: дивергентное, в котором выделяются аллопатрическое и симпатрическое, и идущее без дивергенции, в котором выделяются филетическое и гибридогенное (рис. 30.1).

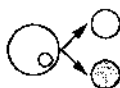
1. Дивергентное



1) аллопатрическое



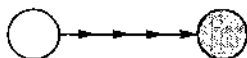
2) симпатрическое



2. Без дивергенции



1) филетическое



2) гибридогенное



Рис. 30.1. Способы видообразования

Таким образом, результатом микроэволюционных событий, происходящих в популяциях (как элементарных единицах эволюционного процесса), является формирование элементарных адаптивных явлений и в конце концов видообразование.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение вида.
2. Назовите критерии вида.
3. Почему для определения вида нельзя пользоваться одним или немногими критериями?

4. Назовите возможные способы видообразования.
5. В чем отличие аллопатрического видообразования от симпатрического?
6. Чем филетическое видообразование принципиально отличается от алло- и симпатрического?
7. Имеет ли место дивергенция при гибридогенном видообразовании?
8. Как можно классифицировать способы видообразования?
9. Каков конечный результат микроэволюционных событий, происходящих в популяции?

Часть V

ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Макроэволюция — совокупность эволюционных преобразований, приводящих к формированию надвидовых систематических категорий (родов, семейств, отрядов, классов и т. д.).

ГЛАВА 31. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Имеется большое количество фактов, доказывающих существование эволюционного процесса, среди которых главное место занимают данные палеонтологии, биогеографии, эмбриологии, анатомии, морфологии, генетики, биохимии и многих других дисциплин.

Палеонтологические доказательства

Палеонтология занимается изучением ископаемых остатков, и именно развитие палеонтологии во многом определило появление эволюционной теории. Огромное значение палеонтологии состоит в том, что она является источником информации о конкретных путях развития той или иной группы организмов. Исследуя промежуточные ископаемые формы, палеонтология в отдельных случаях указывает на причины эволюционных преобразований.

Современная палеонтология не только изучает формы вымерших организмов, но делает успешные попытки анализа их функций и адаптации к среде. В этом отношении интересны данные по эволюции лошадей. Предками современных лошадей были мелкие, примерно 30 см ростом, всеядные животные, жившие приблизительно 60 млн лет назад. На пе-

редних ногах у них имелось по четыре, а на задних — по три пальца. Они были приспособлены к существованию в лесах и к бегу по топкой почве лесных болот. Резцы были небольшими, а коренные зубы имели низкую коронку с округлыми бугорками, покрытыми эмалью. Изменение климата на Земле повлекло за собой сокращение площади лесов и увеличение размеров степей. Эти новые экологические условия и стали факторами, которые способствовали развитию новых адаптаций, связанных с необходимостью передвигаться на большие расстояния в поисках хороших пастбищ. Происходило преобразование «лапы» в однопалую конечность, перестройка жевательной поверхности зубов. Параллельно изменению конечностей происходило преобразование всего организма — увеличение роста животных, изменение формы и размеров черепа, появление свойственной травоядным пищеварительной системы и многое другое. Как показывают ископаемые данные, место вымершего вида занимал другой, близкородственный ему вид, более приспособленный к преобладавшим в то время условиям. Однако в большинстве случаев только на основе палеонтологических находок полная картина развития органического мира не может быть воссоздана, так как в палеонтологической летописи отсутствует непрерывность.

Биогеографические доказательства

Распространение флоры и фауны по поверхности Земли позволяет проанализировать общий ход эволюционного процесса в самых разных масштабах. В настоящее время выделяют следующие основные биогеографические области: 1) голарктическая, объединяющая Северную Америку, Евразию и Северную Африку; 2) неотропическая — Южная и Центральная Америка; 3) эфиопская — Африка южнее Сахары; 4) индомалайская — Индия, Южный Китай, Индокитай, Филиппины, Индонезия; 5) австралийская — Австралия. Каждая биогеографическая область отделена от других значительными преградами, препятствующими распространению животных и растений (пустыни, горы, перешейки, водные массы и т. п.). Как правило, внутри области флора и фауна характеризуются высокой степенью однородности. При переходе из

одной области в другую наблюдаются резкие различия в таксономическом составе на уровне родов и семейств.

Своеобразие животного и растительного населения каждой из биогеографических областей объясняется историей формирования физико-географической оболочки Земли, геологической историей морей и континентов. Очертания и связи континентов в истории Земли многократно менялись в результате дрейфа континентов. При расхождении континентов наступала длительная и глубокая изоляция организмов, что обеспечивало возникновение своеобразной и отличной от соседних территорий фауны и флоры.

Проанализируем несколько примеров сходства и различия животных отдельных территорий с эволюционной точки зрения. Фауна Северной Америки и Северной Евразии имеет много общего. Для этих областей характерны такие млекопитающие, как лоси, норки, куницы, россомахи, белые медведи, пищухи, бурундуки, сурки и многие другие близкие формы. Это объясняется тем, что в прошлом (примерно 1 млн лет назад) между названными областями существовал сухопутный широкий «мост» — Берингов перешеек.

Сравним фауну млекопитающих Северной и Южной Америки. Несмотря на большую территориальную близость этих континентов, различия в фауне оказываются огромными. Это объясняется изолированностью Южной Америки в течение нескольких десятков миллионов лет. Несколько раз возникавший узкий Панамский перешеек не смог обеспечить широкого обмена фауной. В настоящее время в Южной Америке число эндемичных (более нигде не встречающихся) родов достигает 80% от общего числа. Только здесь живут ленивцы, броненосцы, муравьеды и многие виды пернатых. В сходном положении оказалась и Австралия. На протяжении более 150 млн лет она не соединялась с другими материками, т. е. обособление Австралии от Южной Азии произошло еще до возникновения высших млекопитающих. За это время на австралийском материке самостоятельно развивались клоачные и сумчатые млекопитающие.

Для понимания эволюционного процесса и вероятного механизма возникновения видов и более высоких систематических категорий особый интерес представляют фауна и флора

островов. Чем дольше острова были изолированы от основной суши, тем более своеобразными оказываются их фауна и флора. Так, например, Британские острова отделились от материка сравнительно недавно, и по составу их фауна мало отличается от европейской. К видам, возникшим именно на этих островах, относятся куропатка-граус, два вида полевок, несколько видов сивов, улиток и мелких насекомых. С другой стороны, на островах, давно обособившихся, процесс расхождения видов заходит довольно глубоко. Мадагаскар, отделившийся от Африки десятки миллионов лет назад, имеет настолько своеобразную фауну, что выделяется в особый зоогеографический район. Из 36 родов млекопитающих 32 рода эндемичны, из 127 родов птиц эндемична почти половина. Отсутствуют типичные для Африки быки, антилопы, зебры, львы, леопарды, гиены и высшие обезьяны.

Анализируя островную фауну, можно восстановить пути эволюции группы близких видов. Со времени Ч. Дарвина классическим примером такого рода считается эволюция галапагосских вьюрков, 13 видов которых обитает на островах. Возраст Галапагосских островов не более нескольких миллионов лет. На континенте, в Эквадоре, живут вьюрки, у которых клюв приспособлен только для раздробления семян. Какой-то предок современных галапагосских вьюрков попал на острова задолго до других воробьиных и обитал в изоляции от континентальных видов. Здесь вьюрки хорошо прижились и в результате роста численности и возросшей конкуренции стали осваивать разные экологические ниши. В настоящее время на Галапагосских островах у вьюрков существует шесть главных типов клюва, каждый из которых приспособлен для определенного способа питания. Данный пример является прекрасным подтверждением дивергенции и географического видообразования.

Морфологические и анатомические доказательства

Исключительно важную роль для аргументации эволюционной теории имеют данные морфологии и анатомии групп. Различные по внешнему виду и функциям конечности члесте-

роногих, от амфибий до млекопитающих, построены по единому плану — конечность пятипалая. В зависимости от способа передвижения в соответствующей среде обитания относительные размеры конечностей могут меняться, некоторые кости могут отсутствовать, другие — срастаться, но в любом случае прослеживается сходство, основанное на общности происхождения, т. е. имеет место *гомология* органов.

Гомологичными называют органы, имеющие общий план строения, развивающиеся из сходных эмбриональных зачатков, находящихся в сходном соотношении с другими органами, и выполняющие как сходные, так и различные функции. Примерами гомологии у растений являются: перисто-сложный лист гороха с прилистниками и усиками, стеблевые чешуйчатые листья хвоща, колючки барбариса, почечные чешуи, — все они являются видоизменениями листовой пластинки. Установление гомологии органов позволяет сделать вывод о родстве исследуемых организмов.

От явления гомологии, или гомологического сходства, необходимо отличать явление аналогии, или аналогического родства. *Аналогичные* органы сходны только внешне, что объясняется, как правило, выполнением сходных функций, а не общим происхождением. Для выяснения родства и эволюции изучаемых групп эти органы не имеют значения. Например, крылья птиц и насекомых, колючки барбариса, возникающие из листьев, колючки белой акации — из прилистников, колючки боярышника — из побега, колючки ежевики — из коры. Все эти органы не свидетельствуют о родстве рассматриваемых форм, показывая лишь сходные направления в выработке приспособлений для конкретных условий среды (например, у растений это защита от поедания растительноядными позвоночными).

Кроме гомологии, к морфологическим доказательствам эволюции относятся рудименты и атавизмы. *Рудиментарные органы* — сравнительно упрощенные, недоразвитые (по сравнению с гомологичными структурами предковых и близких форм) образования, утратившие свое основное значение в организме в процессе исторического развития. Примерами рудиментов могут служить остатки волосяного покрова и тазовых костей у некоторых китообразных. Эти рудименты

подтверждают факт происхождения китов и дельфинов от наземных млекопитающих. Рудиментарные глаза встречаются у животных, ведущих подземный или роющий образ жизни (протей, относящийся к хвостатым земноводным, слепыш из отряда грызунов, крот). Едва заметные выросты-рудименты на месте крыльев у новозеландского киви свидетельствуют о наличии крыльев у предковых форм. Иногда рудименты достигают значительных размеров, что напоминает особенности строения предковых форм. Структуры или органы, показывающие «возврат к предкам», называют *атавизмами*. Примерами атавизмов являются развитие у современных лошадей трехпалости, у китообразных — выступающие на поверхность тела задние конечности.

Отличие рудиментов от атавизмов состоит прежде всего в том, что первые встречаются у всех представителей данного вида, а вторые — лишь у некоторых особей. Другим отличием является то, что рудиментарный орган выполняет в организме определенную функцию. Например, тазовые кости китообразных служат местом прикрепления мышц, обеспечивающих работу анального отверстия и половых органов. Атавизмы же не несут каких-либо специальных функций, важных для вида.

Эмбриологические доказательства

В первой половине XIX века К. Бэр, естествоиспытатель, основатель эмбриологии, изучая эмбриональное развитие у представителей разных групп позвоночных, обнаружил, что на ранних стадиях развития эмбрионы практически не отличаются друг от друга. В дальнейшем у зародышей последовательно появляются характерные особенности класса, отряда, семейства, рода и, наконец, вида. Позже Ч. Дарвин показал, что явление зародышевого сходства свидетельствует об общности происхождения и единстве начальных этапов эволюции сравниваемых форм. Мысли Дарвина получили развитие в работах немецких ученых, зоолога Ф. Мюллера и биолога-эволюциониста Э. Геккеля. В 1864–1866 гг. они сформулировали *биогенетический закон*, согласно которому индивидуальное развитие (онтогенез) организма есть крат-

кое и сжатое повторение основных этапов эволюционного развития (филогенеза) данного вида.

На ранних стадиях развития повторяются признаки более отдаленных предков (менее родственных форм), а на поздних стадиях — близких предков (или более родственных современных форм).

Все многоклеточные организмы проходят в развитии одноклеточную стадию (яйцеклетка, зигота), что указывает на происхождение многоклеточных от одноклеточных. Следующий этап — стадия однослойного зародыша. Его строение соответствует строению некоторых современных колониальных организмов (например, вольвокса). В стадии двухслойного зародыша он похож по своему строению на современных кишечнополостных (например, гидру). У всех представителей позвоночных животных на определенной стадии развития существуют хорда, закладки жаберных дуг (у взрослых организмов, кроме рыб, эти образования не имеют функционального значения и исчезают). Эмбриологические данные помогают объяснить единство происхождения всех живых организмов и дают богатейший материал для выяснения конкретных путей эволюции органического мира.

Другие доказательства эволюции

Методы изучения эволюции разнообразны, и по мере развития биологии появилось большое количество доказательств, подтверждающих справедливость эволюционного учения. Прежде всего речь идет о данных биохимии и генетики. Наличие одинаковых веществ у всех организмов подкрепляет другие доводы в пользу существования эволюции. Установление молекулярной природы наследственности и изменчивости позволяет выявить направления возможной эволюции генома в группах близких видов.

Важную роль в познании процессов эволюции сыграло развитие экологии, которая изучает условия существования и взаимоотношения между живыми организмами, популяциями и видами. Весь эволюционный процесс является процессом возникновения и развития адаптаций, значение которых вскрывает экология. Эволюционные изменения хорошо

прослеживаются и на примере взаимоприспособленности видов друг к другу, что играет важную роль в создании динамического равновесия и устойчивости экосистем.

Значительный интерес для выяснения тонких особенностей протекания процесса эволюции представляет изучение поведения животных (*этология*), на что большое внимание обращал Ч. Дарвин. Некоторые характерные древние черты поведения у птиц и млекопитающих являются не менее важными показателями происхождения от общих предков, чем классические морфологические или эмбриональные доказательства.

По-видимому, любая биологическая дисциплина обладает своим специфическим набором методов изучения эволюционного процесса, что также помогает проследить пути происхождения тех или иных форм. В заключение необходимо отметить, что нет ни одного абсолютного или совершенного метода для изучения прохождения процесса эволюции и решать эту проблему необходимо комплексно, используя во взаимосвязи данные различных биологических и других наук.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение макроэволюции.
2. Перечислите палеонтологические доказательства эволюции.
3. В чем состоит недостаток палеонтологического метода?
4. Какие биогеографические области выделяют в настоящее время?
5. Чем можно объяснить своеобразие растительного и животного населения каждой из биогеографических областей?
6. Как можно подтвердить дивергенцию и географическое видообразование на примерах материковой и островной фауны?
7. Что такое гомология органов? Приведите примеры гомологичных органов.
8. Какие органы называют аналогичными? Приведите примеры.

9. Что такое рудиментарные органы? Приведите примеры.
10. Дайте определение атавизма.
11. Назовите принципиальное отличие рудиментов от атавизмов.
12. Как формулируется биогенетический закон Мюллера-Геккеля?
13. На каких эмбриологических фактах основан этот закон?
14. Почему решать проблему прохождения процессов эволюции необходимо только с учетом данных различных биологических наук?

ГЛАВА 32. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Для понимания путей и направлений эволюции большое значение имеет учение выдающегося русского эволюциониста А. Н. Северцова (1866–1936) о биологическом прогрессе.

Биологический прогресс — наиболее очевидное направление эволюции, характеризующееся прежде всего следующими критериями:

- увеличением численности групп;
- расширением ареала и освоением новых сред обитания;
- увеличением числа систематических групп, составляющих данный таксон: видов в роде, родов в семействе, семейств в отряде и т. д.

Другими словами, биологический прогресс имеет место там, где отмечается эволюционное процветание группы, т. е. максимальная приспособленность к конкретным условиям среды. Необходимо отметить, что не все ныне существующие виды имеют одинаковую приспособленность. Например, костистые рыбы, составляющие 95% современной ихтиофауны, биологически более прогрессивны, чем двоякодышащие рыбы, насчитывающие всего три вида. В настоящее время к числу групп организмов, находящихся в состоянии биологического прогресса, относятся некоторые группы насекомых, костистые рыбы, многие птицы, млекопитающие, покрытосеменные растения.

Противоположность биологическому прогрессу представляет *биологический регресс*, приводящий группы к вымиранию. Это обусловлено сужением приспособленности организмов к среде обитания, снижением численности и сокращением ареала.

Пути достижения биологического прогресса достаточно разнообразны, однако их можно свести к трем основным: ароморфозу, идиоадаптации и общей дегенерации.

Ароморфоз, или морфофизиологический прогресс, представляет собой повышение уровня организации, позволяющее увеличивать интенсивность жизнедеятельности. В резуль-

тате развития ароморфозов организмы получают качественно новые возможности для освоения ресурсов внешней среды. В основе ароморфозов лежит какое-нибудь частное приспособление, которое в данных условиях среды дает крупное преимущество организму, ставит его в благоприятные условия для размножения, увеличивая численность. В этих условиях перестраивается вся его организация.

Ароморфозы возникают не одномоментно. При появлении они практически не отличаются от обычных адаптаций. И лишь при условии расширения частной адаптации, приобретения и закрепления других приспособлений формируется ароморфоз.

Примерами ароморфозов служат развитие легких и четырехкамерного сердца, появление теплокровности у птиц и млекопитающих, возникновение многоклеточности у растений и животных. Следовательно, ароморфозы — эволюционные преобразования, обуславливающие возникновение новых групп на уровне класса и типа. В результате систематических ароморфозов организмы получают качественно новые возможности для освоения ресурсов внешней среды. Примером может служить возникновение класса птиц. Проникнуть и закрепиться в новых условиях предки современных птиц могли лишь благодаря возникновению крыла как органа полета, четырехкамерного сердца, теплокровности, развитию отделов мозга, координирующих движение в воздухе.

Идиоадаптации — частные изменения в строении и функциях органов, не повышающие уровень организации, но дающие данной группе возможность приспособиться к конкретным условиям жизни. Этот путь приводит к возникновению таксонов более низкого уровня: отрядов, семейств, родов и видов. Так, для всех представителей класса птиц характерны общие признаки: наличие крыльев, перьевого покрова, клюва и т. д. Приспособления же современных лесных, пустынных, водоплавающих птиц определяются возникновением более частных приспособлений, связанных с особенностями сред обитания, способов питания и т. п., например формы клюва, конечностей, крыльев и т. д.

Идиоадаптации связаны с известной специализацией, приспособленностью каждой группы к каким-то определенным

условиям внутри среды обитания. Иногда такая специализация заходит так далеко, что о ней говорят как о самостоятельном типе развития группы. *Специализация* — крайняя степень приспособления к очень ограниченным условиям существования. Иначе, специализация — крайний вариант идиоадаптации. Примерами узкоспециализированных групп являются муравьеды, колибри, специализация которых обусловлена ограниченным родом пищи. Специализация, с одной стороны, снимает конкуренцию, а с другой — подавляет эволюционные возможности группы и при быстром изменении условий среды приводит к вымиранию.

Итак, в процессе развития идиоадаптации реализуются те возможности, которые обусловлены предшествующими ароморфозами.

Общая *дегенерация*, или *морфофизиологический регресс*, представляет собой вторичное упрощение организации.

Эволюция не всегда идет по пути усложнения. Иногда биологический прогресс может быть осуществлен на основе возникновения более простого строения — морфофизиологического регресса, или общей дегенерации. В этом случае эволюция данной группы сопровождается утратой ряда функций и выполнявших их органов. С другой стороны, морфофизиологическая дегенерация многих систем и органов сопровождается интенсивным развитием половой системы, усложнением жизненного цикла, развитием разнообразных пассивных приспособлений, необходимых для выживания. Обычно это происходит при переходе к неподвижному, прикрепленному образу жизни или паразитизму. Классическим примером эволюции по пути общей дегенерации являются особенности строения ленточных червей — паразитов животных и человека. У них исчезают пищеварительная и нервная системы, зато сильно развивается система всасывания веществ через поверхность тела, половая и выделительная системы. Усложняется жизненный цикл с чередованием основного и промежуточного хозяев. Хорошо развиты органы прикрепления. В данном случае приспособления, обусловленные паразитическим образом жизни, надежно защищают организм паразита от воздействий переменчивой внешней среды, обеспечивают пищей и дают преимущества при расселении

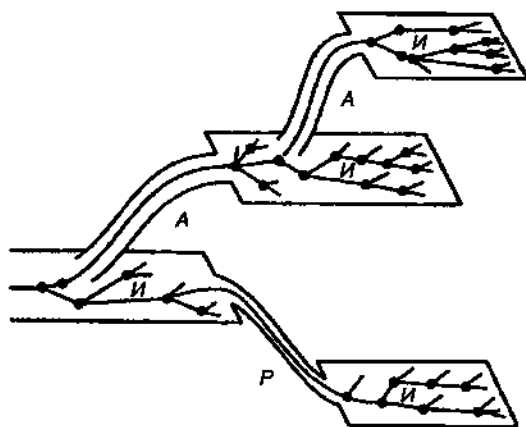


Рис. 32.1. Схема главных направлений биологического прогресса: А — ароморфоз, И — идиоадаптации, Р — регресс

вида. В настоящее время паразитические формы составляют не менее 4–5% от общего числа видов животных. Целые типы и классы беспозвоночных полностью связаны с паразитическим образом жизни. В принципе, общую дегенерацию можно рассматривать как частный случай ароморфоза.

Итак, все рассмотренные эволюционные пути — морфофизиологический прогресс, идиоадаптации и морфофизиологический регресс — ведут к биологическому прогрессу. Соотношение этих путей показано на классической схеме русского биолога А. Н. Северцова (рис. 32.1). Из одной среды в другую обычно попадают лишь отдельные, сравнительно немногочисленные группы. Становление ароморфозов обычно осуществляется с относительно большой скоростью и, как правило, на основе малоспециализированных (примитивных для данного уровня организации) групп предков. На этом пути многие промежуточные группы гибнут, но та ветвь, которая смогла попасть в новую природную зону, вступает на путь широкого приобретения идиоадаптаций. Высокая роль неспециализированных групп в эволюции определяется борьбой за существование, которую они вынуждены вести. Например, млекопитающие возникли не от высокоспециализированных групп рептилий, а от мелких неспециализирован-

ных. Аналогичным образом голосеменные растения возникли не от специализированных, а от примитивных палеозойских папоротникообразных. В историческом плане именно жесткие требования среды приводят потомков неспециализированных групп к биологическому прогрессу, что определяет в дальнейшем успех в борьбе за существование.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Чем характеризуется биологический прогресс как направление эволюции?
2. Как вы понимаете эволюционное процветание группы?
3. Почему считают, что костистые рыбы более прогрессивны, чем двоякодышащие?
4. Каковы следствия биологического регресса?
5. Назовите пути достижения биологического прогресса.
6. Дайте определение ароморфоза. Какие возможности для организмов дает появление у них ароморфозов?
7. Что лежит в основе ароморфозов? В каких случаях частная адаптация превращается в ароморфоз?
8. Приведите примеры наиболее важных ароморфозов у животных и растений.
9. Дайте определение идиоадаптации. Какие возможности для организмов они предоставляют? Приведите примеры идиоадаптации.
10. Какие систематические категории возникают в результате идиоадаптаций?
11. Дайте определение специализации. Всегда ли специализация ведет к биологическому прогрессу?
12. Что такое общая дегенерация?
13. Почему общую дегенерацию относят к биологическому регрессу?
14. Приведите примеры организмов, для которых характерны черты общей дегенерации.
15. Как, согласно А. Н. Северцову, соотносятся эволюционные пути?
16. Почему, с вашей точки зрения, становление ароморфозов осуществляется на основе малоспециализированных групп предков?

Часть VI

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

В настоящее время существует несколько концепций, рассматривающих происхождение жизни на Земле. Мы остановимся лишь на некоторых главных теориях, помогающих составить довольно полную картину этого сложного процесса.

Креационизм (лат. *creatio* — создание). Согласно этой концепции, жизнь и все населяющие Землю виды живых существ являются результатом творческого акта высшего существа в какое-то определенное время. Основные положения креационизма изложены в Библии, в Книге Бытия. Процесс божественного сотворения мира мыслится как имевший место лишь единожды и поэтому недоступный для наблюдения. Этого достаточно, чтобы вынести всю концепцию божественного сотворения за рамки научного исследования. Наука занимается только теми явлениями, которые поддаются наблюдению, а поэтому она никогда не будет в состоянии ни доказать, ни отвергнуть эту концепцию.

Самопроизвольное (спонтанное) зарождение. Идеи происхождения живых существ из неживой материи были распространены в Древнем Китае, Вавилоне, Египте. Крупнейший философ Древней Греции Аристотель высказал мысль о том, что определенные «частицы» вещества содержат некое «активное начало», которое при подходящих условиях может создать живой организм.

Ван Гельмонт (1579–1644), голландский врач и натурфилософ, описал эксперимент, в котором он за три недели якобы создал мышей. Для этого нужны были грязная рубашка, темный шкаф и горсть пшеницы. Активным началом в процессе зарождения мыши Ван Гельмонт считал человеческий пот.

В XVII–XVIII веках благодаря успехам в изучении низших организмов, оплодотворения и развития животных, а так-

же наблюдениям и экспериментам итальянского естествоиспытателя Ф. Реди (1626–1697), голландского микроскописта А. Левенгука (1632–1723), итальянского ученого Л. Спалланцани (1729–1799), русского микроскописта М. М. Тереховского (1740–1796) и других вера в самопроизвольное зарождение была основательно подорвана. Однако вплоть до появления в середине XIX века работ основоположника микробиологии Луи Пастера это учение продолжало находить приверженцев.

Развитие идеи самозарождения относится, по существу, к той эпохе, когда в общественном сознании господствовали религиозные представления. Те философы и натуралисты, которые не хотели принимать церковного учения о «сотворении жизни», при тогдашнем уровне знаний легко приходили к идее ее самозарождения. В той мере, в какой, в противовес вере в сотворение, подчеркивалась мысль о естественном возникновении организмов, идея самозарождения имела на определенном этапе прогрессивное значение. Поэтому против этой идеи часто выступали Церковь и теологи.

Гипотеза панспермии. Согласно этой гипотезе, предложенной в 1865 г. немецким ученым Г. Рихтером и окончательно сформулированной шведским ученым С. Аррениусом в 1895 г., жизнь могла быть занесена на Землю из космоса. Наиболее вероятно попадание живых организмов внеземного происхождения с метеоритами и космической пылью. Это предположение основывается на данных о высокой устойчивости некоторых микроорганизмов и их спор к радиации, глубокому вакууму, низким температурам и другим воздействиям. Однако до сих пор нет достоверных фактов, подтверждающих внеземное происхождение микроорганизмов, найденных в метеоритах. Но если бы даже они попали на Землю и дали начало жизни на нашей планете, вопрос об изначальном возникновении жизни оставался бы без ответа.

Гипотеза биохимической эволюции. В 1924 г. биохимиком А. И. Опариным, а позднее английским ученым Дж. Холдейном (1929) была сформулирована гипотеза, рассматривающая жизнь как результат длительной эволюции углеродных соединений.

Современная теория возникновения жизни на Земле, называемая *теорией биопоэза*, была сформулирована в 1947 г. английским ученым Дж. Берналом.

В настоящее время в процессе становления жизни условно выделяют четыре этапа:

1. Синтез низкомолекулярных органических соединений (биологических мономеров) из газов первичной атмосферы.
2. Образование биологических полимеров.
3. Формирование фазообособленных систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами (протобионтов).
4. Возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в том числе репродуктивным аппаратом, обеспечивающим передачу дочерним клеткам свойств клеток родительских.

Первые три этапа относят к периоду химической эволюции, а с четвертого начинается эволюция биологическая.

Рассмотрим более подробно процессы, в результате которых на Земле могла возникнуть жизнь. Согласно современным представлениям, Земля сформировалась около 4,6 млрд лет назад. Температура ее поверхности была очень высокой (4000–8000 °C), и по мере остывания планеты и действия гравитационных сил происходило образование земной коры из соединений различных элементов.

Процессы дегазации привели к созданию атмосферы, обогащенной, возможно, азотом, аммиаком, парами воды, углекислым и угарным газами. Такая атмосфера была, по-видимому, восстановительной, о чем свидетельствует наличие в самых древних горных породах Земли металлов в восстановленной форме, таких как, например, двухвалентное железо. Важно отметить при этом, что в атмосфере имелись атомы водорода, углерода, кислорода и азота, составляющие 99% атомов, входящих в мягкие ткани любого живого организма.

Однако чтобы атомы превратились в сложные молекулы, простых столкновений их было недостаточно. Нужна была дополнительная энергия, которая имелаась на Земле как результат вулканической деятельности, электрических гроз-

вых разрядов, радиоактивности, ультрафиолетового излучения Солнца.

Отсутствие свободного кислорода было, вероятно, необходимым условием для возникновения жизни. Если бы свободный кислород присутствовал на Земле в добиотический период, то, с одной стороны, он окислял бы синтезирующиеся органические вещества, а с другой — образуя озоновый слой в верхних горизонтах атмосферы, поглощал бы высокоэнергетическое ультрафиолетовое излучение Солнца. В рассматриваемый период возникновения жизни, длившийся примерно 1000 млн лет, ультрафиолет был, вероятно, основным источником энергии для синтеза органических веществ.

Из водорода, азота и соединений углерода при наличии свободной энергии на Земле должны были возникать сначала простые молекулы (аммиак, метан и подобные простые соединения). В дальнейшем эти несложные молекулы в первичном океане могли вступать в реакции между собой и с другими веществами, образуя новые соединения.

В 1953 году американский исследователь С. Миллер в ряде экспериментов моделировал условия, существовавшие на Земле приблизительно 4 млрд лет назад.

Пропуская электрические разряды через смесь аммиака, метана, водорода и паров воды, он получил ряд аминокислот, альдегидов, молочную, уксусную и другие органические кислоты. Американский биохимик С. Поннаперума добился образования нуклеотидов и АТФ. В ходе таких и аналогичных им реакций воды первичного океана могли насыщаться различными веществами, образуя так называемый «первичный бульон».

Второй этап состоял в дальнейших превращениях органических веществ и образовании абиогенным путем более сложных органических соединений, в том числе и биологических полимеров.

Американский химик С. Фоке составлял смеси аминокислот, подвергал их нагреву и получал протеиноподобные вещества. На первобытной Земле синтез белка мог проходить на поверхности земной коры. В небольших углублениях в застывающей лаве возникали водоемы, содержащие растворенные в воде малые молекулы, в том числе и аминокислоты.

Когда вода испарялась или выплескивалась на горячие камни, аминокислоты вступали в реакцию, образуя протеноиды. Затем дожди смывали протеноиды в воду. Если некоторые из этих протеноидов обладали каталитической активностью, то мог начаться синтез полимеров, т. е. белковоподобных молекул.

Третий этап характеризовался выделением в первичном «питательном бульоне» особых *коацерватных капель*, представляющих собой группы полимерных соединений. Было показано в ряде опытов, что образование коацерватных суспензий, или микросфер, типично для многих биологических полимеров в растворе. Коацерватные капли обладают некоторыми свойствами, характерными и для живой протоплазмы, как, например, избирательно адсорбировать вещества из окружающего раствора и за счет этого «расти», увеличивать свои размеры.

Благодаря тому, что концентрация веществ в коацерватных каплях была в десятки раз больше, чем в окружающем растворе, возможность взаимодействия между отдельными молекулами значительно возрастала.

Известно, что молекулы многих веществ, в частности полипептидов и жиров, состоят из частей, обладающих разным отношением к воде. Гидрофильные части молекул, расположенные на границе между коацерватами и раствором, поворачиваются в сторону раствора, где содержание воды больше. Гидрофобные части ориентируются внутрь коацерватов, где концентрация воды меньше. В результате поверхность коацерватов приобретает определенную структуру и в связи с этим свойство пропускать в определенном направлении одни вещества и не пропускать другие. Благодаря этому свойству концентрация некоторых веществ внутри коацерватов еще больше возрастает, концентрация других уменьшается, и реакции между компонентами коацерватов приобретают определенную направленность. Коацерватные капли становятся системами, обособленными от среды. Возникают протоцелки, или *протобионты*.

Важным этапом химической эволюции явилось образование мембранной структуры. Параллельно с появлением мембраны шло упорядочение и усовершенствование метаболиз-

ма. В дальнейшем усложнении обмена веществ в таких системах существенную роль должны были играть катализаторы.

Одним из основных признаков живого является способность к репликации, т. е. созданию копий, не отличающихся от материнских молекул. Таким свойством обладают нуклеиновые кислоты, которые в отличие от белков способны к репликации. В коацерватах мог образовываться протеноид, способный катализировать полимеризацию нуклеотидов с образованием коротких цепочек РНК. Эти цепочки могли выполнять роль как примитивного гена, так и информационной РНК. В этом процессе не участвовали еще ни ДНК, ни рибосомы, ни транспортные РНК, ни ферменты белкового синтеза. Все они появились позже.

Уже на стадии формирования протобионтов имел место, вероятно, естественный отбор, т. е. сохранение одних форм и элиминация (гибель) других. Так прогрессивные изменения в структуре протобионтов закреплялись благодаря отбору.

Появление структур, способных к самовоспроизведению, репликации, изменчивости определяет, по-видимому, четвертый этап становления жизни.

Итак, в позднем архее (приблизительно 3,5 млрд лет назад) на дне небольших водоемов или мелководных, теплых и богатых питательными веществами морей возникли первые примитивные живые организмы, которые по типу питания были гетеротрофами, т. е. питались готовыми органическими веществами, синтезированными в ходе химической эволюции. Способом обмена веществ им служило, вероятно, брожение — процесс ферментативного превращения органических веществ, в котором акцепторами электронов служат другие органические вещества.

Часть энергии, выделяемой в этих процессах, запасается в виде АТФ. Возможно, некоторые организмы для жизненных процессов использовали и энергию окислительно-восстановительных реакций, т. е. были хемосинтетиками.

Со временем происходило уменьшение запасов свободной органики в окружающей среде и преимущество получили организмы, способные синтезировать органические соединения из неорганических. Таким путем, вероятно, около 2 млрд лет назад возникли первые фототрофные организмы типа цианобактерий, способные использовать световую энергию для син-

теза органических соединений из CO_2 и H_2O , выделяя при этом свободный кислород.

Переход к автотрофному питанию имел большое значение для эволюции жизни на Земле не только с точки зрения создания запасов органического вещества, но и для насыщения атмосферы кислородом. При этом атмосфера стала приобретать окислительный характер.

Появление озонового экрана защитило первичные организмы от губительного воздействия ультрафиолетовых лучей и положило конец абиогенному (небиологическому) синтезу органических веществ.

Таковы современные научные представления об основных этапах происхождения и становления жизни на Земле.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение креационизма.
2. Изложите гипотезу спонтанного зарождения жизни.
3. Что такое гипотеза панспермии?
4. Кто впервые предложил гипотезу биохимической эволюции?
5. Кем и когда была сформулирована теория биопоэза?
6. Назовите этапы становления жизни на Земле согласно теории биопоэза.
7. Что и когда происходило на Земле при протекании первого этапа?
8. Можно ли искусственно получить биологические мономеры?
9. Как могли образовываться полимерные молекулы?
10. Что представляли собой коацерватные капли? Какими свойствами они обладали?
11. Как возникали протобионты?
12. Как в эволюции могла появиться способность к репликации?
13. Почему первые живые организмы на Земле предположительно были гетеротрофами?
14. Как и почему мог произойти переход части организмов к фототрофному типу питания?
15. Почему появление фототрофов имело огромное значение для развития жизни на Земле?

Часть VII

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

ГЛАВА 33. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

С появлением живых существ возникли качественно новые явления: жизнь и смерть. Круговорот органического вещества, основанный на возникновении и распаде органических соединений углерода, уступил место биотическому круговороту, основанному на рождении и гибели особей, развитии новых видов и вымирании старых. С момента возникновения жизни на Земле активно действуют два важнейших фактора эволюционного процесса: наследственная изменчивость и естественный отбор. Согласно приблизительным расчетам американского палеонтолога Д. Симпсона, за всю историю Земли существовало примерно 500 млн видов организмов. Сейчас на планете их насчитывается около 2 млн.

В борьбе за существование побеждали наиболее приспособленные. Приспособленность групп организмов достигается различными путями, но основной путь — прогрессивное усложнение организации, образование более высоких форм жизни. Рассмотрим основные этапы эволюции.

История Земли подразделяется на крупные промежутки — зоны, эры, периоды и эпохи (табл. 3). Выделение этих подразделений связано с событиями, протекавшими на Земле и влиявшими на очертания морей и материков, — с горообразовательными процессами, изменением климата и т. д. Изменения абиотической среды не могли не сказаться на эволюции живой материи на Земле.

Таблица 3

Геологическая история Земли

Эон	Эра	Период (система)	Эпоха (отдел)	Изотопные датировки, млн лет	
Фанерозой	Кайнозой	Четвертичный	Голоцен Плейстоцен	1,8	Развитие рода <i>Номо</i>
		Неоген	Плиоцен Миоцен		Возникновение современных семейств млекопитающих, формирование современной флоры
		Палеоген	Олигоцен Эоцен Палеоцен	25 ± 2	Расцвет млекопитающих и птиц
	Мезозой	Мел		66 ± 3	Развитие цветковых растений, расцвет насекомых, вымирание многих рептилий
		Юра		136 ± 5	Господство рептилий на суше, в воде и воздухе. Возникновение покрытосеменных и птиц
		Триас		190–195 ± 5	Расцвет рептилий, распространение голосеменных, появление млекопитающих
	Палеозой	Пермь		230 ± 10	Появление голосеменных, распространение рептилий
		Карбон		280 ± 10	Распространение лесов, расцвет амфибий, появление летающих насекомых, возникновение рептилий
		Девон		345 ± 10	Господство рыб, возникновение насекомых и амфибий, появление лесов из папоротников и плаунов
		Силур		400 ± 10	Выход растений и беспозвоночных на сушу
		Ордовик		435 ± 10	Появление первых позвоночных — бесчелюстных
		Кембрий		490 ± 15	Развитие беспозвоночных, появление высших растений
				570 ± 20	

Эон	Эра	Период (система)	Эпоха (отдел)	Изотопные датировки, млн лет	
Криогзой	Венд			650– 690+20	Появление кипечнопо- лостных, членистоногих, иглокожих
	Про- геро- зой	Рифей		1630 ±50	Появление эукариот, многоклеточных расте- ний и животных
		Карелий		2300+100	Развитие низших расте- ний
	Архей			Более 3500	Зарождение жизни, по- явление прокариот. Гос- подство бактерий и ци- анобактерий. Появление зеленых водорослей

Принципиальное сходство генетического кода, организации макромолекул и биохимического аппарата синтеза белка свидетельствует о единстве происхождения всех живых организмов. Предполагают, что существовал некий общий предок — «прогенот», который мог дать начало трем самостоятельным ветвям эволюционного дерева. Это три домена (надцарства): археи, бактерии и эукариоты. Из них два (археи и бактерии) относятся к прокариотам.

Археи (до недавнего времени их называли архебактериями) отличаются от всех остальных прокариот — эубактерий — рядом важных признаков (составом мембран, системой синтеза белка, составом клеточных покровов и т. д.). Некоторые археи осуществляют биохимические процессы, не свойственные никаким другим организмам (например, образование метана). Для многих архей характерны местообитания с экстремальными условиями. Эти условия сходны с теми, которые, вероятно, существовали на заре развития земной жизни. Они обитают в бескислородных илах, концентрированных растворах солей (например, в Мертвом море), горячих вулканических источниках с температурой до 100 °С. Повидимому, археи сохранили больше всего черт исходных протоорганизмов.

Второе надцарство — эубактерии, или истинные бактерии. Они широко представлены в биосфере. С помощью молекулярно-биологических подходов были получены весомые до-

казательства того, что бактерии и археи возникли около 4 млрд лет назад.

Третья ветвь живого — эукариоты. По данным палеонтологов, эукариоты, в частности дрожжеподобные организмы, появились на Земле примерно через 500 млн лет после прокариот. Есть обоснованная (но не всеми разделяемая) гипотеза, что эукариоты возникли в результате симбиоза различных прокариот (рис. 33.1). Симбиотический процесс следует рассматривать как крупный ароморфоз в развитии жизни на Земле.

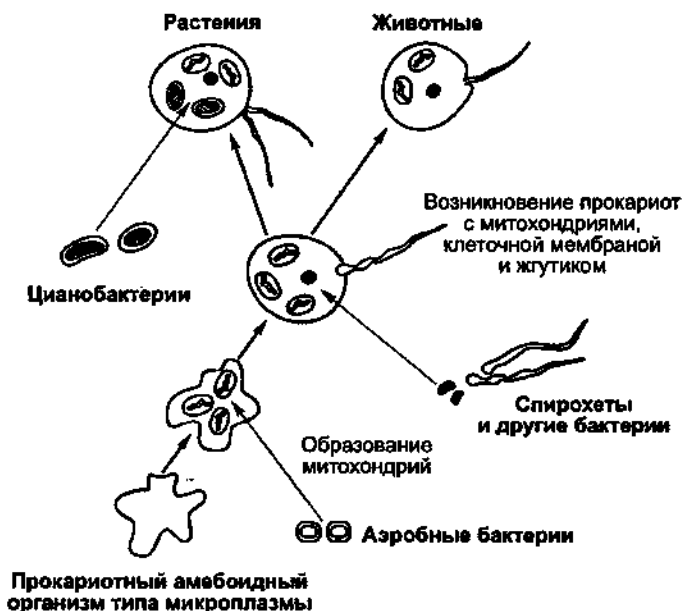


Рис. 33.1. Схема основных последовательных этапов симбиогенеза при возникновении главных групп живых существ

В архее возникает фотосинтез — крупнейший ароморфоз, оказавший огромное по своим последствиям воздействие на дальнейшее развитие жизни. По-видимому, на границе археи и протерозоя произошло еще два крупных эволюционных со-

бытия: появились митоз и половой процесс. Чтобы яснее представить значение этих ароморфозов, остановимся на них подробнее.

Усложнение ядра, появление хромосом поставило насущную проблему регулярного равного деления наследственного материала и цитоплазмы. Эволюционное значение митоза не вызывает сомнений. Для того чтобы вид мог продолжать свое существование, необходимы клетки сходной природы. Хромосомы, состоящие из нуклеиновой кислоты и белков, служат регуляторами метаболизма клетки и ее структурных характеристик. Поэтому для того, чтобы две клетки вели себя одинаково, они должны содержать одни и те же нуклеиновые кислоты и белки, и притом в одних и тех же количествах. Точность, с которой хромосомы расщепляются в анафазе, гарантирует непрерывную последовательность генетически сходных клеток.

Усложнение эукариотических клеток привело к возникновению полового процесса. Половой процесс резко повышает возможности приспособления к условиям среды вследствие создания бесчисленных комбинаций в хромосомах. В популяциях гаплоидных эукариот стали появляться клетки с полярными свойствами, способные к взаимному объединению, — копуляции. В результате был сделан решающий шаг к возникновению диплоидности. Диплоидность позволяет сохранять мутации в гетерозиготном состоянии и использовать их как резерв наследственной изменчивости для дальнейших эволюционных преобразований. Кроме того, многие мутации в гетерозиготном состоянии часто повышают жизнеспособность особей и, следовательно, увеличивают их шансы в борьбе за существование.

При возникновении полового процесса появляется мейоз как особый тип деления клетки, при котором ядро и цитоплазма делятся дважды, а хромосомы редуцируются только один раз. На первых этапах зарождающийся мейоз был одноступенчатым. Длительная эволюция в итоге привела к созданию двухступенчатого мейоза современного типа.

Надцарство эукариот очень рано, по-видимому более чем 1 млрд лет назад, разделилось на царства простейших, животных, растений и грибов. Переход к многоклеточности — это

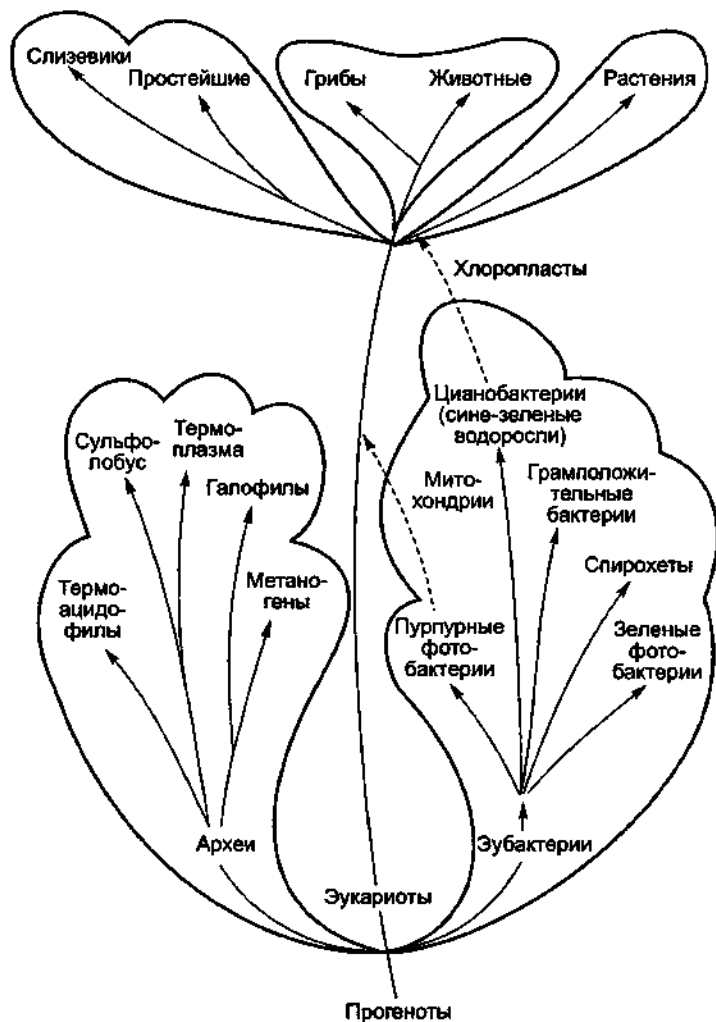


Рис 33.2. Схема взаимоотношений основных царств живых организмов

серия ароморфозов, имевших особое значение в эволюции жизни. По-видимому, многоклеточность возникла независимо у грибов, растений, кишечнополостных и других животных. В основе современных представлений о происхождении многоклеточных организмов лежит гипотеза русского ученого И. И. Мечникова — гипотеза фагоцитоза.

По мнению И. И. Мечникова, предками многоклеточных были шарообразные колонии жгутиковых, первичным способом питания которых был фагоцитоз. Клетки, захватывающие пищевые частицы, временно теряли жгутики и перемещались внутрь колонии. Затем они могли вновь возвращаться на поверхность и восстанавливать жгутик. Постепенно в шарообразной колонии произошло разделение функций между клетками. Так возникли фагоцителлы.

Дальнейшая дифференцировка клеток и повышение уровня организации у потомков фагоцителл привели к появлению гамет, т. е. возникло разделение на половые и соматические клетки. Из соматических клеток стали развиваться движущие клетки (эктодерма) и питающие (энтодерма). В 70-е годы XX века зоологи обратили внимание на крошечный морской организм трихоплакс. В 1973 г. русский зоолог А. В. Иванов установил, что трихоплакс по своему строению соответствует гипотетическому существу фагоцителле и должен быть выделен в особый тип животных — фагоцителлоподобных, заполняющих брешь между многоклеточными и одноклеточными организмами.

Дальнейшее развитие первых многоклеточных пошло разными путями. Некоторые перешли к сидячему образу жизни и превратились в организмы типа губок. Переход к ползающему образу жизни привел к появлению плоских червей. Третьи сохранили плавающий образ жизни, приобрели ротовое отверстие и дали начало кишечнополостным (рис. 33.2).

Вопросы и задания для самопроверки

1. Назовите этапы истории Земли.
2. Как доказывается происхождение всех живых организмов от единого общего предка?

3. Почему в настоящее время археи выделены из надцарства бактерий?
4. Когда появились на Земле археи и бактерии?
5. Почему симбиотический процесс следует рассматривать как появление крупнейших ароморфозов?
6. Какой важнейший ароморфоз возник в архее?
7. Почему появление митоза и полового процесса рассматривается как появление крупнейших ароморфозов?
8. Как возникла многоклеточность?

ГЛАВА 34. ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

В настоящее время описано около 1 200 000 видов животных (из них около 900 000 видов членистоногих, 110 000 — моллюсков, 42 000 — хордовых животных).

Начальные звенья эволюции животных не сохранились. Первые остатки животных находят в морских отложениях протерозоя, возраст которых превышает 1 млрд лет. Первые многоклеточные животные представлены сразу несколькими типами: губки, кишечнополостные, членистоногие. В морях кембрийского периода существовали все основные типы животных, кроме хордовых: губки, кораллы, иглокожие, разнообразные моллюски, хищные ракоскорпионы, древнейшие членистоногие — трилобиты и др. После кембрия эволюция животных характеризовалась лишь специализацией и совершенствованием основных типов.

В ордовике были обнаружены останки примитивных позвоночных, отдаленными потомками которых являются современные круглоротые, или бесчелюстные (миноги, миксины). Рот этих животных представлял собой простое отверстие, ведущее в пищеварительный тракт. Передний отдел пищеварительной трубки был пронизан жаберными щелями, между которыми располагались опорные хрящевые жаберные дуги. Питались бесчелюстные организмами, обитающими в илистом грунте, или мелкими частицами органического вещества (детритом), засасывая пищу ртом.

Преобразование третьей пары жаберных дуг в челюсти, усаженные зубами, послужило основой для возникновения ротового аппарата хватательного типа. Это был крупный ароморфоз, вызвавший перестройку всей организации позвоночных. У челюстноротых появляются парные грудные и брюшные плавники, хвостовой плавник как орган движения. Совершенствование органов чувств способствовало улучшению ориентации в пространстве и возможности выбирать пищу. В своей эволюции челюстноротые разделились на хрящевых и костных рыб.

В теплых морях ордовика обитали многочисленные кораллы и гигантские головоногие моллюски, похожие на современных кальмаров, длиной в несколько метров.

В силурийских водоемах продолжается бурное развитие низших позвоночных. Предполагается, что первые позвоночные возникли в мслководных пресных водоемах и в дальнейшем переселились в море. В этом периоде происходят важные события, связанные с выходом на сушу животных, дышащих атмосферным кислородом. Первыми обитателями суши были паукообразные, напоминающие современных скорпионов.

В девоне пресноводные формы позвоночных начинают завоевывать моря и океаны. Возникают двоякодышащие, лучеперые и кистеперые рыбы. Лучеперые дали начало современным костистым рыбам, а кистеперые — первичным земноводным (стегоцефалам). Дальнейшая эволюция рыб определялась характером климатических условий в девонском периоде. Большая часть суши представляла собой безжизненную пустыню. Климат сухой, с резкими колебаниями температуры в течение суток и по сезонам. Частое колебание уровня воды приводило к высыханию водоемов. Водная растительность при этом гибла. Растительные остатки накапливались, а затем при увлажнении гнили, создавая неблагоприятную среду для рыб. В таких условиях путем к спасению была выработка способности дышать атмосферным воздухом. Закрепиться в новой среде смогли только кистеперые рыбы, имевшие мускулистые плавники и примитивные легкие.

Стегоцефалы появились в верхнем девоне. Примерно в это же время возникает другая чрезвычайно прогрессивная группа животных — насекомые. В каменноугольном периоде происходит дивергенция (разделение) стегоцефалов на большое число форм, некоторые из них (котилозавры) дали начало первым пресмыкающимся. С этого момента начинается активное освоение суши позвоночными. Рентилии приобрели свойства, позволившие им окончательно порвать связь с водой. Внутреннее оплодотворение, богатые желтком и покрытые твердой скорлупой яйцеклетки сделали возможным размножение на суше. Сухие ороговевшие покровы и более сложное строение почки способствовали уменьшению потерь

воды и широкому расселению. Сформировавшаяся грудная клетка позволила перейти на более эффективный способ дыхания — всасывающий. В этом же периоде возникают и достигают значительного развития древнейшие группы насекомых — стрекозы и тараканы.

В пермском периоде начинают исчезать стегоцефалы и широко распространяются различные рептилии. В это время из группы примитивных рептилий развивается ветвь, приведшая через некоторое время к возникновению млекопитающих.

В конце палеозоя происходит значительное иссушение климата. Оно вызвало бурное развитие различных форм рептилий. Некоторые становятся хищниками, другие — растительноядными, третьи — вторично возвращаются в воду. Особенно сильного развития морские рептилии достигают в юрском периоде (ихтиозавры, плезиозавры). В то же время пресмыкающиеся осваивают воздушную среду (птерозавры).

В меловом периоде продолжается специализация рептилий. Некоторые из них достигают гигантских размеров (динозавры весом до 50 тонн). Встречаются летающие ящеры с размахом крыльев до 20 м. Знаменательные события происходят в мире насекомых — начинается активная параллельная эволюция цветковых растений и насекомых-опылителей. В конце мелового периода наступает похолодание. Сокращаются пространства, занятые богатой прибрежной растительностью. Вымирают растительноядные, а за ними и хищные динозавры. Лишь в тропическом поясе сохраняются крупные рептилии (крокодилы). В условиях похолодания исключительное преимущество получают теплокровные животные — птицы и млекопитающие.

Кайнозой — время расцвета насекомых, птиц и млекопитающих. В начале кайнозоя значительный прогресс произошел в развитии класса птиц. Появляются высокоорганизованные и специализированные формы, представляющие все основные группы этого класса. Птицы произошли, вероятно, от триасовых пресмыкающихся псевдозухий. В юрское время существовала промежуточная между пресмыкающимися и птицами древесная форма — археоптерикс, у которого уже появились некоторые признаки современных птиц, в частно-

сти перья. Последующие этапы в развитии птиц сопровождались появлением крупных ароморфозов. Полное разделение артериального и венозного кровотоков и появление четырехкамерного сердца послужили основой теплокровности. Преобразование передних конечностей в крылья, наличие перьевого покрова, роговой клюв, воздушные мешки и двойное дыхание обеспечили возможность полета. Интенсификация дыхания, кровообращения и пищеварения обеспечили возрастание уровня обмена веществ, что вместе с появлением теплоизолирующего покрова также привело к появлению теплокровности. Насиживание яиц и выкармливание птенцов сократило продолжительность ранних этапов онтогенеза и снизило эмбриональную и постэмбриональную смертность. Все это позволило птицам широко расселиться по земному шару и заселить практически все наземные местообитания.

Возникновение млекопитающих связано с рядом крупных ароморфозов, появившихся у представителей звероподобных рептилий. К ароморфозам, определившим формирование млекопитающих как класса, относятся: образование волосяного покрова, появление четырехкамерного сердца, разделение большого и малого кругов кровообращения и появление теплокровности, внутриутробное развитие, выкармливание детенышей молоком. К ароморфозам относится и развитие коры головного мозга. Она обеспечивает высокий уровень нервной деятельности и сложное приспособительное поведение, которое определяется преобладанием условных рефлексов над безусловными.

В конце мезозоя возникают плацентарные млекопитающие. В палеоцене и эоцене от насекомоядных происходят первые хищники. Примерно в это же время млекопитающие вторично завоевывают море (китообразные, ластоногие, сиреновые). От древних хищных происходят копытные, от насекомоядных обособляется отряд приматов. К концу неогена встречаются уже все современные семейства млекопитающих.

В настоящее время млекопитающие представлены тремя подклассами: первозвери (утконос и ехидна), сумчатые и плацентарные. Плацентарные составляют ядро фауны млекопитающих и представлены большим разнообразием жизненных форм, занявших практически все ландшафты Земли.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Назовите типы первых многоклеточных животных.
2. Когда появились первые примитивные позвоночные?
3. Что послужило основой для возникновения ротового аппарата хватательного типа? Почему это рассматривается как крупный ароморфоз?
4. Какие животные были первыми обитателями суши? Когда они появились?
5. Перечислите формы животных, появившихся в девоне.
6. Назовите первичных земноводных. Какие из них дали начало первым пресмыкающимся?
7. Какие свойства позволили рептилиям окончательно порвать связь с водой?
8. Какие процессы проходили в конце палеозоя?
9. Что происходило в меловом периоде?
10. От кого произошли птицы?
11. Какие ароморфозы позволили птицам занять новую адаптивную зону?
12. От кого произошли млекопитающие? Какие ароморфозы определили формирование млекопитающих как класса?
13. Когда появились плацентарные млекопитающие?

ГЛАВА 35. ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

Число видов ныне существующих растений достигает более 500 тысяч.

Из них цветковых примерно 300 тысяч. Остатки зеленых водорослей находят в породах архейского возраста (около 3 млрд лет назад). В морях протерозоя обитало много представителей различных водорослей. В это же время, видимо, появились первые прикрепленные ко дну формы. Суша была безжизненной, но по берегам водоемов в результате деятельности микроорганизмов начались первичные почвообразовательные процессы, которые подготовили условия для выхода растений на сушу. В силуре (435–400 млн лет назад) в царстве растений произошло крупное эволюционное событие — растения (псилофиты) вышли на сушу. Это были небольшие организмы, занимающие промежуточное положение между водорослями и наземными сосудистыми растениями. У псилофитов появляются проводящая сосудистая система со слабо дифференцированными тканями (флоэмой и ксилемой), кутикула, устьица. Прикрепление к субстрату осуществлялось с помощью дихотомически разветвленных нижних осей (уже не ризоиды, но еще не корни). У некоторых из них обнаружены примитивные листья.

Дальнейшая эволюция растений в наземных условиях была направлена на дифференцировку тела на вегетативные органы и ткани, совершенствование проводящей сосудистой системы, позволяющей поднимать воду на большую высоту, покровных и механических тканей, изменение способов размножения, распространения и т. д.

Освоение растениями суши происходило довольно активно. Уже в засушливом девоне широко распространяются пышно развитые леса из хвощей, плаунов и папоротникообразных. Эти леса еще более распространяются в карбоне, характеризующемся влажным и теплым климатом в течение всего года. В карбоне появляются первые голосеменные растения, произошедшие, по-видимому, от семенных папоротников. Переход к семенному размножению явился крупным ароморфо-

зом, поскольку давал много преимуществ: диплоидный зародыш в семенах защищен от неблагоприятных условий наличием покровов и обеспечен пищей; семена имеют различные приспособления для распространения. У части голосеменных (хвойных) процесс оплодотворения не связан с водой и опыление осуществляется ветром. Эти и другие преимущества способствовали широкому распространению семенных растений.

Крупные споровые растения вымирают в пермском периоде в связи с иссушением климата. В юрском периоде исчезают семенные папоротники и появляются первые покрытосеменные растения, постепенно распространившиеся по всей Земле. Появление и распространение покрытосеменных обусловлено рядом преимуществ: сильно развита проводящая система, наличие цветка, привлекающего насекомых, что обеспечивает надежность перекрестного опыления, диплоидный зародыш обеспечен запасами пищи и надежно защищен (в результате двойного оплодотворения развивается триплоидный эндосперм — питание и защита), наличие плода дает дополнительную защиту и способствует распространению семян и т. д.

В кайнозое происходит формирование современной фауны. В четвертичном периоде (2–3 млн лет назад) наступило оледенение значительной части Земли. Теплолюбивая растительность отступила на юг или вымерла. Появилась холодоустойчивая травянистая и кустарниковая растительность. На больших территориях леса сменились степями, полупустынями и пустынями. Таким образом, растительность нашей планеты постоянно менялась, все более приобретая современные черты.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Когда на суше появились растения?
2. Какие ароморфозы дали растениям возможность закрепиться на суше?
3. Когда появились первые голосеменные растения?
4. Почему переход к семенному размножению является ароморфозом?
5. Почему в современной фауне преобладают покрытосеменные растения?

Часть VIII

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА, ИЛИ АНТРОПОГЕНЕЗ

Антропогенез (греч. *anthropos* — человек и *genesis* — происхождение) — процесс происхождения и формирования человека как биологического вида.

Огромное значение в разработке теории антропогенеза имеет положение Ф. Энгельса о ведущей роли социальных факторов, и прежде всего труда, в формировании человека.

Ч. Дарвин сформулировал гипотезу происхождения человека от высокоразвитых обезьян третичного периода. Дарвин отмечал также сходство человека с африканскими человекообразными обезьянами — гориллой и шимпанзе, причем подчеркивал, что они не наши предки, а скорее родные или двоюродные братья, сохранившие достаточное количество черт общего с человеком прародителя.

В зоологической системе вид Человек разумный (*Homo sapiens*) относится к классу Млекопитающих, отряду Приматов, надсемейству Человекообразных, семейству Гоминид, роду *Homo*.

ГЛАВА 36. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА ОТ ЖИВОТНЫХ

Морфологические и анатомические доказательства

Большое количество данных сравнительной анатомии, физиологии и эмбриологии свидетельствует о животном происхождении человека. На ранних стадиях эмбрионального развития у зародыша человека появляются признаки, характерные

для низших позвоночных: хорда, жаберные щели в полости глотки, полая нервная трубка, двусторонняя симметрия в строении тела, гладкая поверхность мозга. Дальнейшее развитие проявляет черты, характерные для млекопитающих: несколько пар сосков, наличие волос на поверхности тела. Как и у всех млекопитающих (кроме однопроходных и сумчатых), развитие детеныша происходит внутри тела матери и питание плода осуществляется через плаценту. Зубы имеют две смены (молочные и постоянные). Скелет человека состоит из тех же костей, что и у других млекопитающих. Полость тела разделена на брюшной и грудной отделы.

К другой группе доказательств можно отнести наличие у человека рудиментарных органов. *Рудиментарные органы* — сравнительно упрощенные, утратившие в процессе эволюции свое первоначальное значение образования. Рудименты закладываются в процессе зародышевого развития, но полностью не развиваются. В теле человека насчитывается свыше 90 рудиментов. К их числу относятся хвостовые позвонки, слабо развитый волосяной покров туловища, ушные мышцы, аппендикс, полулунная складка в углу глаза (остаток третьего века). Рудименты сохраняются в течение всей жизни у всех представителей данного вида.

Доказательством животного происхождения человека являются и атавизмы. В отличие от рудиментов они имеются далеко не у каждой особи и представляют собой отклонение от нормы. *Атавизм* — появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в процессе эволюции. Атавизмы могут проявляться в виде аномалий и уродств. Например развитие дополнительных пар молочных желез, хвоста, густого волосяного покрова, сильное выпячивание клыков и т. п.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Перечислите черты строения эмбриона человека, показывающие его сходство с низшими позвоночными.
2. Какие черты строения человека позволяют отнести его к классу Млекопитающих?
3. Что такое рудименты? Какие рудименты встречаются в теле человека?

4. Что такое атавизмы? Какие атавизмы встречаются у человека?

Сходство человека с приматами

Имеется много доказательств родства человека и современных человекообразных обезьян. Наибольшую близость человек обнаруживает к горилле и шимпанзе.

1. У человека и гориллы 385 общих анатомических признаков, у человека и шимпанзе — 369, у человека и орангутана — 359.
2. У всех человекообразных обезьян диплоидное число хромосом $2n = 48$. У человека $2n = 46$. Однако установлено, что хромосома 2 у человека образована слиянием двух хромосом, гомологичных таковым у шимпанзе.
3. Группы крови гориллы и шимпанзе очень близки к группам крови у человека. Система АВО человекообразных обезьян и человека общая. В принципе, кровь карликового шимпанзе-бонобо соответствующей группы можно переливать и человеку. Антиген резус-фактор обнаружен как у человека, так и у нижней обезьяны — макаки-резус.
4. У человека и человекообразных обезьян очень близка структура гемоглобина и других белков.
5. Очень высока степень гомологии для человека и шимпанзе — не менее 90% общих, сходных по первичной структуре генов.
6. Наблюдается сходство в течении различных заболеваний, что особенно ценно при биологических и медицинских исследованиях. В экспериментах у человекообразных обезьян удалось получить такие заболевания, как сифилис и проказа.
7. Человекообразные обезьяны близки к человеку по продолжительности беременности, срокам полового созревания и т. д.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Приведите биохимические доказательства сходства человека и человекообразных обезьян.

2. Какие черты физиологии сходны у человека и человекообразных обезьян?
3. В чем состоит сходство генетического аппарата человека и человекообразных обезьян?

Отличия человека от обезьян

Наиболее характерной особенностью, отличающей человека от человекообразных обезьян, является сильное развитие головного мозга. Кроме большей массы, головной мозг человека имеет и другие важные особенности:

- более развиты лобная и теменные доли;
- значительно увеличена численность мелких борозд;
- значительная часть коры больших полушарий головного мозга у человека связана с речью. Возникли новые свойства — звуковой и письменный язык, абстрактное мышление.

Прямохождение и трудовая деятельность потребовали перестройки многих органов. Позвоночный столб имеет характерные изгибы (два лордоза и два кифоза), таз расширен, так как принимает на себя давление внутренних органов, грудная клетка уплощена. Нижние конечности образованы более мощными костями (бедренная кость может выдержать нагрузку до 1650 кг). Сильное развитие получили мышцы нижних конечностей. Стопа имеет форму свода в отличие от плоской стопы обезьян. Первый палец стопы малоподвижен. Верхние конечности, переставшие выполнять функцию опоры при передвижении, стали короче и менее массивными. Кисть стала более подвижной. Лучше развита мускулатура большого пальца.

В черепе преобладает развитие мозгового отдела над лицевым, слабее развиты надбровные дуги, уменьшена масса нижней челюсти. Зубы имеют небольшие размеры (особенно клыки по сравнению с животными). Для человека характерно наличие подбородочного выступа на нижней челюсти. Образование подбородка связывают с возникновением речи и сопутствующими изменениями костей лицевого черепа. У человека произошла редукция волосяного покрова.

Все вышеприведенные примеры свидетельствуют, в свою очередь, о значительном отличии человека от обезьян.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Перечислите отличия в строении головного мозга человека и обезьян. С чем они связаны?
2. Какие изменения возникли в скелете человека в связи с переходом к прямохождению?
3. Назовите изменения в скелете человека, связанные с трудовой деятельностью.
4. Какие изменения в мозговом и лицевом черепе объясняются развитием интеллекта и речи?

Палеонтологические данные о возможных предках человекообразных обезьян и человека

В настоящее время многие исследователи считают сравнительно близкими общими предками человека, гориллы и шимпанзе *дриопитеков* (древесных обезьян), живших 14–25 млн лет назад. Многочисленные костные останки дриопитеков найдены в Западной Европе, на юге Азии и в Восточной Африке. Это были полуназемно-полудревесные обезьяны, которых можно рассматривать как предковую группу для современных человекообразных обезьян и человека. Ближе других к людям стоит дарвиновский дриопитек, останки которого обнаружены в среднемиоценовых отложениях Австрии.

Относительно близкими предками человека являются крупные ископаемые обезьяны — *рамапитеки*, останки которых обнаружены в Индии, Восточной Африке и Европе. Эти существа жили 8–14 млн лет назад. Обитали они на опушках лесов, отыскивая пищу на открытой местности. Судя по строению зубов, они были всеядными (клыки у них в основном утратили свою роль, нижняя челюсть стала менее массивной).

В это время на Земле стало немного холоднее, сокращались площади тропических лесов, на их месте возникали саванны. Изменение условий жизни потребовало физической перестройки организма обезьян. Некоторые группы рамани-

теков перестали использовать для опоры передние конечности и перешли к вертикальному двуногому хождению. В высокой траве саванн для высматривания добычи и врагов такое положение тела, несомненно, было более выгодным. Освободившиеся верхние конечности стали использоваться для употребления камней, палок, костей в качестве орудий для добывания пищи и обороны.

Рамапитеки представляли собой довольно многочисленную группу видов, и, вероятно, на этой ступени линия предков людей отделилась от линии предков современных человекообразных обезьян (рис. 36.1).



Рис. 36.1. Схема возможного образования человекообразных форм

Более близкими, чем рамапитек, предшественниками и предками людей были австралопитеки (лат. *australis* — южный, греч. *pithecus* — обезьяна). В настоящее время известны костные останки примерно 400 особей, найденные в различных районах Африки. Судя по ископаемым находкам, принадлежащим различным видам, они жили в период от 8 млн до 750 тыс. лет назад. Изучение скелетов австралопитеков показало, что они имели больше сходных анатомических черт с человеком, чем современные человекообразные обезьяны. Австралопитеки имели небольшое тело (длиной 100–150 см), массу 25–60 кг, масса мозга составляла 450–550 г. У них изменились пропорции тела и конечностей, мощное развитие получили ягодичные мышцы, положение затылочного отвер-

ствия сходно с таким же у человека. Все эти изменения показывают, что австралопитеки перешли к двуногому хождению при выпрямленном положении тела.

В черепе австралопитековых относительно меньше развит лицевой отдел и в значительно большей степени мозговой. Много общих черт с человеком отмечается также в строении зубной системы: небольшие клыки (в отличие от других обезьян), у большинства видов предкоренные зубы двухбугорковые, как у человека. Судя по строению зубной системы, эти животные были всеядными, широко употреблявшими мясную пищу. Об этом свидетельствуют многочисленные находки вместе с их костями остатков убитых ими животных, в частности павианов и копытных. Охотились они и на подобных себе. Интересно, что у жертв удары приходились чаще на левый висок, т. е. австралопитеки были, как и люди, в основном правшами.

Вертикальное положение тела и освобождение верхних конечностей компенсировало слабое развитие клыков. Функции нападения и защиты у них должны были перейти к свободным рукам, с помощью которых они могли пользоваться естественными орудиями (палками, камнями, костями и т. п.). Кисть передней конечности с отставленным, как у человека, первым пальцем свидетельствует, что они могли быть способны к примитивной обработке орудий труда, однако в основном пользовались природными орудиями. Вопрос об использовании австралопитеками огня довольно спорный, хотя следы длительно существовавшего костра найдены вместе с останками одного из австралопитеков (прометеева австралопитека).

Австралопитеки представляли собой довольно разнообразную группу, и одновременно существовало несколько разных видов, различающихся по величине, массе, телосложению, строению зубов и местообитанию. В целом же австралопитеки — это человекообразные обезьяны, у которых возникла походка на двух ногах, которые начали питаться мясом и находились на пороге очеловечивания.

В 1959–1960 гг. на склоне кратера Нгоронгоро в Олдувайском ущелье (Африка) вместе с останками одного из австралопитеков были найдены кости существа, названного *Ното*

habilis — Человек умелый. Возраст находок оценивается приблизительно в 2 млн лет. Вместе с костными останками найдено большое количество орудий. Это были сколы гальки и кости животных, явно расщепленных для добывания мозга. Часть «рубил» сделана из материалов, принесенных из районов, удаленных от места находки на 70–80 км. Камни имели различные сколы, размеры и форма которых сильно варьировали. Изучение этих находок привело к выводу, что именно этот гоминид мог быть творцом олдувайской, или галечной, культуры.

Масса головного мозга Человека умелого была заметно больше, чем у австралопитековых (650–750 г). Стоит отметить, что особо резких анатомических различий между некоторыми австралопитековыми и *Homo habilis* не обнаружилось.

Важность таких находок состоит в том, что *трудовая деятельность является границей, отделяющей человека от остальной природы*. Основное отличие человека от животных, даже самых высокоорганизованных, — это труд, изготовление орудий труда. Данное положение, обобщенное Ф. Энгельсом в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека», стало общепризнанным как среди отечественных, так и среди зарубежных исследователей.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Назовите сравнительно близких общих предков человека, гориллы и шимпанзе. Где они обитали?
2. Какие ископаемые обезьяны являются относительно близкими предками человека?
3. В чем заключалась причина перехода этих обезьян к вертикальному двуногому хождению?
4. Перечислите анатомические черты, сближающие австралопитековых и человека.
5. Почему австралопитеков считают не людьми, а человекообразными обезьянами?
6. В чем принципиальное отличие Человека умелого от австралопитеков?
7. В чем состоит основное отличие человека от животных?

ГЛАВА 37. ОТ ЧЕЛОВЕКА УМЕЛОГО К ЧЕЛОВЕКУ РАЗУМНОМУ

Древнейшие люди — архантропы

Итак, среди части австралопитековых возникла и развивалась способность к производству орудий труда. Вероятно, в этот же период был освоен и огонь. Параллельно происходили дальнейшие прогрессивные изменения в строении головного мозга и скелета. Все это давало огромные преимущества, что привело к расселению Человека умелого по Средиземноморью, Центральной, Южной и Восточной Африке. Расселяясь и попадая в новые условия, *Homo habilis* образовывали отдельные изолированные биологические группы. В настоящее время известно около десятка ископаемых форм, занимающих промежуточное положение между человеком, с одной стороны, и австралопитековыми — с другой. Все эти формы *архантропов* (древнейших людей) относятся, по-видимому, к одному большому виду или комплексу генетически близких видов *Homo erectus* — Человеку прямоходящему. Все эти виды существовали в период от 2 млн до 140 тыс. лет назад либо одновременно, либо частично сменяя друг друга. Впервые костные останки архантропа были обнаружены на острове Ява голландским врачом и анатомом Э. Дюбуа в 1891–1893 гг. По сравнению с австралопитековыми и Человеком умелым архантропы имели более прогрессивное развитие. Внешне они были похожи на человека современного типа, хотя такие черты, как мощное развитие надбровного валика, низкий покатый лоб, отсутствие настоящего подбородочного выступа, плоский нос, отличали их от более поздних форм человека. Масса головного мозга составляла 800–1000 г, что значительно превосходило таковую у *Homo habilis*. Увеличение массы мозга было связано не только с общим развитием, но и с большими размерами тела. Считается, что средний рост древнейших людей был неодинаков. Средний рост мужчин в Китае был около 160 см, женщин — 150 см. Яванские архантропы достигали роста 165–170 см.

Можно довольно подробно представить образ жизни этих существ. Они изготавливали совершенные ручные рубила, об-

тесанные с двух сторон, и каменные «сечки». С их помощью они могли разделывать убитых животных, охотиться на крупную дичь (слонов, буйволов, носорогов, оленей и др.). Значительную роль в пище древнейших людей играли ягоды, коренья, плоды, зелень.

Жили они в основном в пещерах, но умели и строить примитивные укрытия из крупных камней. На месте постоянных стоянок обычно использовался огонь.

Трудовая деятельность, стадный образ жизни привели к дальнейшему развитию головного мозга. Судя по его размерам, древнейшие люди должны были обладать настоящей речью. Одним из условий для этого считается масса мозга, близкая к 750 г. Именно при такой массе мозга ребенок современного человека овладевает речью. Речь, несомненно, была примитивной, но это была именно речь, а не отдельные крики животных. Реконструкция и моделирование речевого аппарата показали, что архантропы, жившие в пещерах Южной Франции около 450 тыс. лет назад, уже овладели всеми гласными и были в состоянии издавать такие звуки, как «чен», «аах», «реу» и т. п.

Возникновение речи, основанное на трудовой деятельности и общественном образе жизни, выделяло человека из мира окружающей его природы.

Сейчас изучено значительное количество древнейших людей. Наиболее известны из них питекантроп, или обезьяночеловек (Ява, Африка), синантроп (Китай), гейдельбергский человек (Средняя Европа).

Необходимо отметить, что эволюция архантропов направлялась в основном еще биологическими факторами, включающими жесткий естественный отбор и внутривидовую борьбу за существование. После периода максимального расцвета (600–400 тыс. лет назад) эти формы быстро исчезли, уступив место новой группе — палеоантропам (древним людям), или неандертальцам.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какие причины привели к широкому расселению Человека разумного?

2. Когда и где были найдены первые останки архантропа?
3. Какие черты архантропов сближают их с современным человеком?
4. Какие черты все же отличают архантропов от более поздних форм человека?
5. Опишите образ жизни архантропов.
6. Обладали ли архантропы настоящей речью? Какие доказательства этого существуют?
7. Какие причины привели к появлению у архантропов настоящей речи?
8. Назовите наиболее известных древнейших людей.
9. Перечислите основные факторы, направлявшие эволюцию архантропов.

Палеоантропы (неандертальцы)

Одна из первых находок человека этого типа была сделана в Германии, в долине реки Неандерталь (1848 г.). По месту первой находки всех палеоантропов часто не совсем правильно именуют неандертальцами.

В настоящее время костные останки палеоантропов найдены более чем в 44 местах Европы, Африки, Азии. Жили они в период от 300 до 40 тыс. лет назад. Материки Америка и Австралия в то время еще не были населены людьми.

Палеоантропы представляли собой довольно обширную группу, имеющую общие прогрессивные черты. Масса головного мозга достигала 1500 г, причем сильное развитие получили области, связанные с логическим мышлением и речью. Несмотря на большую массу мозга, лобные доли были еще развиты недостаточно. Об этом свидетельствует низкий скошенный лоб. Характерные черты черепа: сплошной надглазничный валик, большое лицо с широко расставленными глазами, обычно слабое развитие подбородочного выступа, крупные зубы, короткая массивная шея. При сравнительно небольшом росте (155–165 см) пропорции тела были близки к таковым у современного человека.

При исследовании стоянок неандертальцев находят остатки постоянных кострищ и кости крупных животных. Обычно

кости обгорелые, что свидетельствует об использовании огня для приготовления пищи. Среди костей нередко встречаются и кости самих неандертальцев. Следовательно, в этот период эволюции был характерен каннибализм.

Совершенствуется техника изготовления орудий. Они отличаются большей тщательностью обработки. Появляются остроконечники, двусторонне обработанные рубила, скребки, орудия из кости.

Палеоантропы, как уже говорилось, были неоднородной группой. Неоднородность проявляется не только при сравнении находок, сделанных в разных частях света, но и при сравнении скелетов неандертальцев, живших в одном месте. Вопрос осложняется тем, что более древние по возрасту неандертальцы имеют более прогрессивное строение, чем значительно более поздние формы.

Эти факты можно объяснить, если предположить, что одна из прогрессивных групп архантропов быстро вытеснила своих предков и, возможно, распалась в свою очередь на две основные расы. Одна из них, так называемые *поздние*, или *классические*, *неандертальцы*, морфологически была более примитивна. Черты их строения во многом повторяли строение архантропов. Жили они небольшими семейными группами и в борьбе за существование побеждали, вероятно, за счет физического развития.

Другая линия — *прогрессивные*, или *ранние*, *неандертальцы* — характеризовалась меньшим надбровным валиком, более тонкими челюстями, высоким лбом, заметно развитым подбородком. Особенности в строении мозга — развитые лобные доли и др. — подтверждают, что эти существа вступили на путь, ведущий к возникновению общества. Жили они большими группами (стадами), где были развиты внутригрупповые связи, определяемые совместной охотой, защитой от врагов и неблагоприятных погодных условий. В отдельных стадах ранних неандертальцев стала проявляться забота о стариках — хранителях опыта. Они уже хоронили своих соплеменников. В некоторых районах было развито поклонение животным: в пещерах Европы в специальных «ящиках» из каменных плит найдены сотни медвежьих черепов и аккуратно сложенных длинных костей.

Таким образом, если в поздних неандертальцах был воплощен принцип мощного физического развития, приносящий лишь временный успех малой группе в борьбе за существование, то ранние неандертальцы оказались на совершенно ином эволюционном пути — они выжили благодаря объединению сил отдельных особей. Это и привело 100–40 тыс. лет назад к возникновению вида, к которому принадлежат и современные люди, — Человека разумного, или *Homo sapiens* (рис. 37.1).

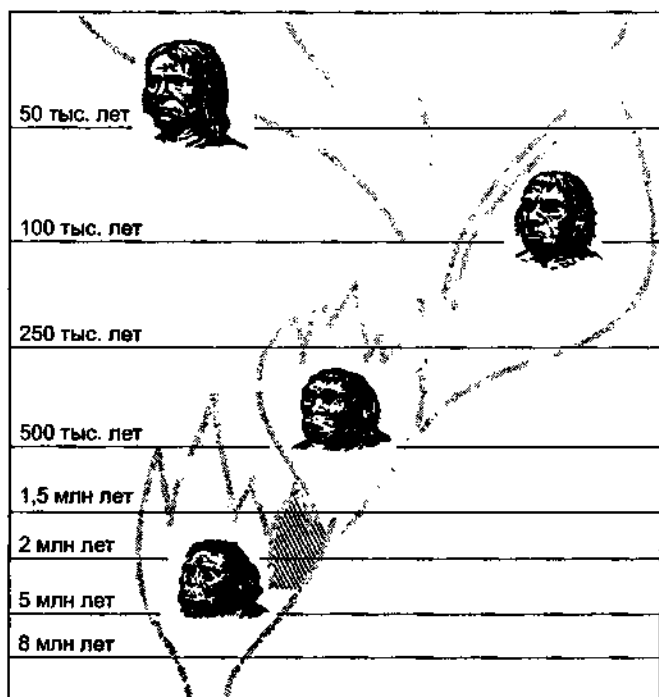


Рис. 37.1. Возможный путь становления рода *Homo*

Вопросы и задания для самопроверки

1. Как появилось название «неандертальцы»?
2. Когда жили палеоантропы?

3. Опишите особенности строения головного мозга и черепа, характерные для палеоантропов.
4. Что составляло пищевой рацион палеоантропов?
5. Перечислите особенности в изготовлении орудий труда, отличающие палеоантропов от архантропов.
6. Как объяснить то, что более древние по возрасту неандертальцы имеют более прогрессивное строение, чем позднейшие формы?
7. В чем состоит принципиальное отличие поздних неандертальцев от ранних?

Неоантропы

Неоантропы — обобщенное название людей современного вида (*Homo sapiens*), как ископаемых, так и ныне живущих. Наиболее ранними представителями неоантропов являются кроманьонцы, названные по одной из находок во Франции, в гроте Кро-Маньон, в 1868 г. Часто термином «кроманьонцы» обозначают всех первых людей современного вида, живших в конце каменного века по всей Земле.

Человек современного типа появился, вероятно, где-то в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии. Именно в этих районах найдены наиболее выраженные формы, промежуточные между неандертальцами и ранними ископаемыми *Homo sapiens*. Много находок ископаемых костных останков кроманьонцев сделано на юго-востоке Европы. Область Средиземноморья в это время была благоприятна для обитания. Эти территории были покрыты густыми лесами, в которых жили разнообразные животные. В результате интенсивно происходившей прогрессивной эволюции здесь, вероятно, и был совершен последний шаг на пути к Человеку разумному.

Каков же облик кроманьонцев? Это были люди высокого роста (160–180 см), лицевая часть черепа у них стала меньше, лица приобрели грубовато-красивые черты. В строении мозга произошли перемены: большее развитие получили лобные доли и зоны, связанные с речью и абстрактным мышлением.

На этом этапе биологическая эволюция человека завершилась. Если бы кроманьонец появился в наше время

в уличной толпе, то по физическому строению он ничем не отличался бы от окружающих.

После этого началось активное расселение неоантропов по планете. Широкое использование огня, коллективная деятельность позволили им занять новые районы, вплоть до Крайнего Севера. Расселяясь, люди современного типа смешивались с жившими сравнительно оседло неандертальцами, что приводило к резкой смене примитивной культуры неандертальского типа значительно более развитой культурой неоантропов. Появляются сложные составные орудия: наконечники дротиков, кремневые вкладыши, копья с костяными и кремневыми наконечниками и др. Появляются и инструменты для выделки орудий.

Возникает искусство. Возраст первых наскальных изображений — 40–50 тыс. лет.

Важный материал, освещающий духовное и психическое развитие Человека разумного, дают погребения и связанные с ними ритуалы. В захоронениях найдены различные орудия, украшения, предметы быта. Следовательно, уже в то время у людей существовали сложные идеологические представления, отразившиеся в этих обрядах.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Как называют всех первых людей современного вида?
2. Где впервые появился человек современного вида?
3. Назовите характерные черты облика кроманьонцев.
4. Можно ли говорить, что кроманьонцы появились на Земле после неандертальцев?
5. Что дает основания судить об идеологических представлениях кроманьонцев?

ГЛАВА 38. ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ АНТРОПОГЕНЕЗА

Возникновение современного человека как биологического вида нельзя объяснить только биологическими закономерностями.

Действительно, на первых этапах становления рода *Ното* преобладала борьба за существование и естественный отбор. В дальнейшем биологические эволюционные факторы постепенно теряют свое ведущее значение, уступая место социальным факторам. Движущей силой эволюции становится трудовая деятельность, производство материальных благ и орудий производства. Первый представитель рода Человек (Человек умелый) выделяется именно по признаку трудовой деятельности. Не просто использование палок, костей, камней как орудий (такое использование характерно и для современных обезьян и, вероятно, было широко распространено среди австралопитеков), но именно производство различных орудий — вот грань, отделяющая человека от человекообразных предков.

Говоря о движущих силах процесса очеловечивания обезьян, Ф. Энгельс в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» указывал на большую роль речи: «Сначала груд, а затем и вместе с ним членораздельная речь явились двумя самыми главными стимулами, под влиянием которых мозг обезьяны постепенно превратился в человеческий мозг, который, при всем своем сходстве с обезьяньим, далеко превосходит его по величине и совершенству».

Ф. Энгельс подчеркивал и важную роль мясной пищи в процессе очеловечивания обезьян. Человек не мог бы стать человеком без мясной пищи. Одним из важных условий очеловечивания явилось охотничье хозяйство. Охота способствовала объединению людей в коллективном труде, укреплению социальных связей внутри групп, а также между ними.

Важным фактором в становлении неантропа явились гуманные альтруистические тенденции, развившиеся в процес-

се общественного труда. На этом этапе уже не внутривидовая борьба, а взаимопомощь начала играть решающую роль.

Совместная деятельность и общественный труд сделали человека практически независимым от окружающей среды. Роль естественного отбора постепенно уменьшалась, а значение социальных факторов увеличивалось, пока в конце концов они не завоевали ведущее положение.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Почему при становлении рода *Ното* биологические факторы эволюции сменились социальными?
2. Что, по мнению Ф. Энгельса, определило превращение мозга обезьяны в мозг человека?
3. Почему мясная пища сыграла важную роль в процессе очеловечивания обезьян?
4. Какое значение в становлении неантропов имели альтруистические тенденции? В чем они выражались?
5. Что привело к относительной независимости человека от окружающей среды?

ГЛАВА 39. ЧЕЛОВЕЧЕСКИЕ РАСЫ. ПРОИСХОЖДЕНИЕ РАС

*Рас*ы — это исторически сложившиеся в определенных географических условиях группы людей, обладающих некоторыми общими наследственно обусловленными признаками (цвет кожи, глаз, волос, особенности мягких частей лица, черепа, рост и др.).

Все современное человечество принадлежит к одному полиморфному виду *Homo sapiens*. Всем расам человека свойственны общевидовые особенности, и все расы человека абсолютно равноценны в биологическом и психическом отношении и находятся на одном и том же уровне эволюционного развития. Единство людей основано также на неограниченной способности к скрещиванию представителей даже очень различных рас. Различия между расами обусловлены лишь второстепенными физическими признаками, обычно связанными с частными приспособлениями к конкретным условиям среды обитания. Рассмотрим некоторые адаптивные расовые признаки. Темный цвет кожи является приспособлением к интенсивному солнечному облучению: слой пигмента меланина препятствует проникновению ультрафиолетовых лучей в глубь кожи и предохраняет ее от ожогов. Крупные размеры носовой полости у многих представителей европеоидной расы связаны, возможно, с необходимостью своеобразной «нагревающей камеры» для холодного воздуха. Узость глазной щели, складка века, характерная для монголоидов, также имеют приспособительный характер и предохраняют глаз от ветра, пыли, отраженного от снегов солнечного света.

Вид *Homo sapiens* распадается на три большие расы: европеоидную (евразийскую), австрало-негроидную (экваториальную) и монголоидную (азиатско-американскую). Европеоидная раса характеризуется светлой или смуглой пигментацией кожи, прямыми или волнистыми мягкими волосами, обильным развитием волосяного покрова на лице у мужчин, узким выступающим носом, сравнительно тонкими губами. В настоящее время основной ареал распространения этой

расы — Европа, Северная Африка, Передняя и Средняя Азия, Америка и Австралия.

Для австрало-негроидной расы характерны темный цвет кожи, темные курчавые жесткие волосы, полные губы, широкий и маловыступающий нос. Развитие волосяного покрова незначительно. Эта раса распространена в Африке и Северной Америке (вследствие работорговли).

Представители монголоидной расы имеют прямые, часто жесткие волосы, темные глаза, кожу желтоватого оттенка, уплощенное, с сильно выдающимися скулами лицо, плоское переносье. Наблюдается характерное развитие нависающей кожной складки верхнего века — эпикантуса. Монголоиды распространены в Юго-Восточной, Северной, Центральной и Восточной Азии, Северной и Южной Америке.

Каждая большая раса состоит из нескольких меньших. Стоит отметить, что в процессе формирования рас вследствие межрасовых браков часто отсутствуют четкие границы между расовыми типами людей. Так, к переходным группам между экваториальными и европеоидными расами относятся южноиндийская и восточно-африканская (эфиопская) расы. Последние по цвету кожи сходны с негроидами, а по строению лица напоминают европеоидов.

Расы человека стали формироваться около 50–30 тыс. лет назад в процессе заселения человеком Земли. Судя по ископаемым находкам, а также по особенностям биохимического состава крови и другим признакам, можно сказать, что вначале произошло разделение человечества на монголоидную и европеоидно-негроидную расы. Разделение европеоидов и негроидов произошло несколько позже (около 40–35 тыс. лет назад). Облик таких «негроевропеоидов» близок к облику современных австралийских аборигенов — людей с частично европеоидными, частично негроидными чертами лица.

Приблизительно 90 тыс. лет назад в Восточном Средиземноморье и Передней Азии возникли два очага расообразования: западный и восточный. Именно тогда началось разделение на два основных ствола: евро-негроидная раса произошла из западного ствола, восточный ствол дал начало монголоидной расе. Следующими важными этапами были проникновение предков австралийских аборигенов в Австралию,

а представителей монголоидной расы в Северную, а затем и в Южную Америку. Американские индейцы в дальнейшем утратили часть характерных монголоидных черт, что свидетельствует о вторичности расовых признаков и их сравнительно большой изменчивости.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение расы.
2. Как доказать, что все современное человечество, независимо от расовых признаков, принадлежит к одному биологическому виду?
3. Чем обусловлены различия между расами?
4. На какие расы распадается вид?
5. Назовите черты, характеризующие каждую расу.
6. Чем объясняется наличие переходных групп между расами? Какие переходные группы вы знаете?
7. Чем отличаются понятия «раса» и «нация»?
8. Когда произошло разделение человечества на монголоидную и европеоидно-негроидную расы?
9. Когда разделились европеоиды и негроиды?
10. Где и когда на Земле возникли очаги расообразования?
11. Что дает основание говорить о вторичности расовых признаков и их изменчивости?

ГЛАВА 40. КРИТИКА СОЦИАЛ-ДАРВИНИЗМА

В конце XIX века после распространения дарвинизма многие социологи делали попытки перенести биологические закономерности борьбы за существование и естественного отбора на социальные процессы, протекающие в человеческом обществе. Эти взгляды получили название социал-дарвинизма.

Первым таким ученым был английский философ Г. Спенсер. По его мнению, конкуренция, борьба за существование и естественный отбор являются движущими силами общественного развития. С точки зрения Спенсера, конкуренция в капиталистическом обществе является прямым аналогом конкуренции в мире животных, и существование бедных, эксплуатируемых групп населения неизбежно, что и определяет общий прогресс общества.

Социал-дарвинисты подходили к конфликтам между расовыми и социальными группами как к чисто биологическим явлениям и считали войну и соперничество первейшими инструментами социальной эволюции. В существовании борьбы между отдельными группами они видели ключ и источник цивилизации, возникновения более высоких форм культуры.

Группы людей, возникшие по признаку расы или экономического положения, неизбежно имеют враждебные друг другу интересы, и в результате борьбы сильнее побеждают и устраняют слабейших. Везде и всегда эта борьба приводила к подчинению экономически сильным меньшинством экономически слабого большинства. Таково одно из основных положений социального дарвинизма. Если эволюция стремится к усовершенствованию видов, то неприспособленные должны уничтожаться, и если ускорение эволюции есть благо, то актом добродетели становится и стремление людей помочь неприспособленным исчезнуть с лица Земли. Неприспособленные одновременно являются худшей частью человечества, а ликвидация худших групп и индивидов необходима. Это расплата за прогресс. При этом социальные конфлик-

ты рассматриваются как «естественные», «вечные». Крайние варианты социал-дарвинизма служат для обоснования господства экономической элиты.

Производным социал-дарвинизма является расизм, утверждающий психическую и физическую неполноценность различных рас, разделение рас на «высшие» и «низшие» и оправдывающий социальную несправедливость некими биологическими законами. Основы расизма кроются еще в рабовладельческом обществе.

В Средние века и позже расизм оправдывал бесчеловечную эксплуатацию африканцев, ряда народов Южной Азии, позже — индейцев Америки.

В XX веке расизм расцвел в фашистской Германии, где голубоглазые арийцы считались представителями высшей, избранной нордической расы и поэтому, с их точки зрения, имели право на подавление и физическое уничтожение представителей всех других рас.

Попытки доказать с помощью тестов недостаточные умственные способности, психическую неполноценность различных рас оказались безуспешными. Различия, вызванные принадлежностью испытуемых людей к разным социальным группам, а также связанные с условиями воспитания, труда, образования и быта, намного превосходят любые расовые различия.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Изложите суть социал-дарвинизма.
2. Кто считается родоначальником социал-дарвинизма?
3. В чем принципиально не правы социал-дарвинисты?
4. Как доказать неправомотность расистских взглядов?

Часть IX

ЭКОЛОГИЯ

ГЛАВА 41. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ. ВЗАИМОСВЯЗЬ ЭКОЛОГИИ С ДРУГИМИ ЕСТЕСТВЕННЫМИ НАУКАМИ

Термин «экология» (греч. *oikos* — местообитание, жилище, *logos* — наука) предложил немецкий естествоиспытатель Э. Геккель в 1886 г. для обозначения «общей науки об отношениях организмов с окружающей средой».

Взаимодействие организмов со средой рассматривает каждая биологическая наука. Экология же расследует фундаментальные свойства жизни надорганизменного уровня организации.

Все биологические науки, кроме экологии, изучают жизнь на молекулярном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях. И если для них индивидуум является наименьшей единицей, то для экологии он мельчайшая единица исследований. Отсюда следует вопрос: является ли организм высшей формой организации живого? Оказывается, нет. Организмы в природе не существуют изолированно друг от друга. Группа особей одного вида образует популяцию (лат. *populus* — народ, население); популяции разных видов, обитающие на одной территории, формируют сообщества — биоценозы; биоценозы в совокупности с неживыми компонентами среды (почва, температура, влажность и т. п.) создают сообщества более высокого ранга — биогеоценозы (экосистемы) и в целом единую макросистему, называемую биосферой Земли. Схематически эта цепочка может выглядеть так: клетки → ткани → органы → организм → популяция → биоценоз → биогеоценоз → БИОСФЕРА.

Необходимо подчеркнуть, что условия среды осваиваются не отдельными особями вида, а на популяционно-биоценотическом уровне. Отсюда вытекает, что *предметом* исследования экологии являются надорганизменные системы (популяции, биоценозы, биогеоценозы, биосфера) и их динамика во времени и пространстве.

В отличие от эволюционной теории, которая рассматривает действие разных компонентов среды как факторов отбора, экология занимается исследованием и выявлением путей, с помощью которых вид сохраняется в постоянно меняющихся условиях окружающей среды. Возникшая более 100 лет назад как учение о взаимосвязи организма и среды, экология в настоящее время является наукой о структуре природы, наукой о том, как работает живой покров Земли в его целостности, как влияет деятельность человека на эти процессы. Поэтому главной теоретической и практической задачей экологии является изучение и вскрытие закономерностей этих процессов и умение управлять ими в условиях неизбежной индустриализации и урбанизации нашей планеты.

Исходя из вышесказанного, можно дать следующее определение экологии: *экология* — это наука, исследующая закономерности жизнедеятельности организмов (в любых ее проявлениях, на всех уровнях организации) в их естественной среде обитания с учетом изменений, вносимых в среду деятельностью человека.

Экологический подход необходим при решении ряда задач в области физиологии, морфологии, систематики, биогеографии, этологии (науки о поведении животных), поскольку любые биологические исследования должны учитывать жизнь растений и животных в природных условиях. Например, экологическая морфология изучает влияние среды на строение организмов, экологическая физиология выясняет причины и механизмы возникновения физиологических адаптаций к различным факторам среды. Взаимосвязь экологии с эволюционным учением и генетикой помогает раскрывать экологические механизмы эволюции, решать вопросы фенотипической изменчивости особей в популяциях. Экологам важно знать генотипический состав популяции, так как особи с разным генотипом могут по-разному реагировать на условия окружающей среды.

Тесные связи наблюдаются у экологии со многими небелогическими науками, как, например, климатологией, метеорологией, физической географией, геологией, химией и т. д. Знание определенных разделов этих наук необходимо при изучении влияния абиотических факторов среды на организмы и их ответные реакции.

Являясь научной основой охраны окружающей природы и природопользования, экология имеет огромное практическое значение. В наши дни экологические знания успешно используются в сельском хозяйстве, медицине, ветеринарии, охотничье-промысловом хозяйстве, при разработке полезных ископаемых, планировке городов и т. д. Повышению эффективности экологических прогнозов способствует математическое моделирование.

Модель — абстрактное описание того или иного явления реального мира, позволяющее делать прогнозы относительно этого явления.

Используя компьютерную технику, можно создавать сложные математические модели. Первые математические модели простых экологических систем «паразит-хозяин» и «хищник-жертва» послужили толчком для построения более сложных моделей взаимоотношений популяций в биоценозах. При помощи математического моделирования можно прогнозировать влияние тех или иных факторов на жизнеспособность популяции и т. д.

Вопросы и задания для самопроверки

1. В чем состоит принципиальное отличие экологии от других биологических наук?
2. Что является предметом исследования экологии?
3. Назовите задачи, которыми занимается экология.
4. Дайте определение экологии.
5. Для решения каких задач необходим экологический подход? Почему?
6. Знание каких наук необходимо при решении экологических задач?
7. Дайте определение математического моделирования.

ГЛАВА 42. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

В экологии первостепенное значение имеют те элементы среды, которые обуславливают размножение, развитие и выживание популяции (вида). Элементы среды, оказывающие на организм прямое или косвенное воздействие и необходимые для его выживания, называются *экологическими факторами*. В зависимости от свойств и характера воздействия экологические факторы подразделяются на три основные группы.

Абиотические факторы — совокупность условий неорганической среды, влияющих на организм. Абиотические факторы делятся на химические (химический состав почвы, воды, атмосферы и т. д.), физические, или климатические (температура, влажность, освещенность, атмосферное давление, радиационный режим и др.), и географические (рельеф местности, смена сезонов, сила и направление ветра и т. д.).

Биотические факторы — совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие (микроорганизмы, растения, животные). Необходимо отметить, что жизнедеятельность живых организмов влияет также и на абиотическую среду, например бактерии влияют на состав почвы, водные организмы оказывают влияние на состав воды (так, бурное размножение водорослей ведет к уменьшению содержания в воде кислорода) и т. д.

Антропогенные факторы — совокупность влияний деятельности человека на органический мир. Со времени возникновения человеческого общества увеличивается воздействие человека на окружающий мир. Деятельность людей приводит к изменению рельефа, состава почвы, газового состава атмосферы и др.

Действие на организм экологических факторов

Экологические факторы могут оказывать на организм воздействие прямое и косвенное (опосредованное). Например, температура окружающей среды может прямо влиять на ор-

ганизм растения или животного, определяя их тепловой баланс и прохождение физиологических процессов. С другой стороны, температура, воздействуя на развитие растений, являющихся кормом для растительноядных животных, может косвенно повлиять на жизнедеятельность последних.

Кроме характера фактора (свет, влажность, температура и т. д.), эффект воздействия зависит от дозы, воспринимаемой организмом, от интенсивности воздействия фактора (высокая и низкая влажность, яркий или сумеречный свет и т. п.). Все организмы способны воспринимать воздействие факторов в определенных пределах. Эти приспособления вырабатывались в процессе эволюции. Экологический фактор не должен являться препятствием для жизни, размножения и расселения данной группы организмов. Чем больше доза фактора отклоняется от оптимальной для данного вида величины (как в сторону повышения, так и в сторону понижения), тем сильнее угнетается жизнедеятельность (рис. 42.1).

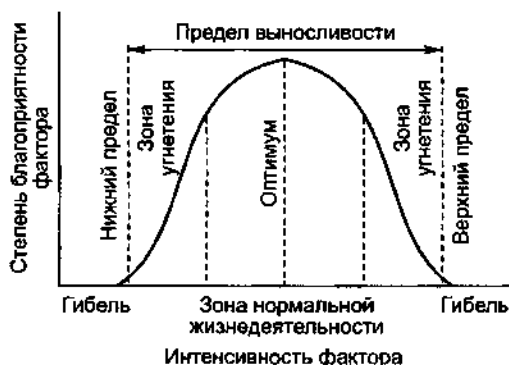


Рис. 41.1. Зависимость результата действия экологического фактора от его интенсивности

Интенсивность воздействия экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма, называется *оптимумом*, а интенсивность, дающая наихудший эффект, — *пессимумом*.

Зона нормальной жизнедеятельности (зона оптимума) наиболее благоприятна для организмов. В этом случае интен-

сивность фактора не является препятствием для размножения и расселения данной группы особей (например, температура Северо-Запада европейской части России является оптимальной для сосны и ели).

В зоне угнетения (зона пессимума) в случае увеличения или уменьшения дозы фактора происходит угнетение жизнедеятельности, в первую очередь роста и размножения, однако организмы способны выживать в этих заведомо неблагоприятных условиях (например, температура Северо-Запада европейской части России является угнетающей для многих лиственных пород деревьев).

В зоне гибели невозможно существование организмов при определенных значениях фактора среды (например, тропические растения не могут расти в условиях Северо-Запада России из-за низких температур).

Виды обладают различной степенью выносливости по отношению к колебаниям какого-либо фактора. Так, растения и животные умеренного пояса могут существовать в довольно широком температурном диапазоне, виды же, приспособленные к тропическому климату, не выдерживают значительных колебаний температуры.

Виды маловыносливые (выдерживающие узкие колебания фактора) называются *стенобионтными* (греч. *stenos* — узкий, *bios* — жизнь), более выносливые — *эврибионтными* (греч. *euros* — широкий). Например, по отношению к температуре различают эври- и стенотермные организмы, к солености воды — эври- и стеногалинные, к свету — эври- и стенофотные и т. д.

Чаще всего эври- и стенобионтность проявляются по отношению к одному фактору.

Степобионтность обычно ограничивает ареалы (стенотермные водоросли термальных источников). Эврибионтность, как правило, способствует широкому распространению видов (многие простейшие, грибы).

Вопросы и задания для самопроверки

1. Приведите примеры прямого и косвенного воздействия на организм экологических факторов.

2. От чего, кроме характера фактора, зависит эффект воздействия его на организм?
3. Дайте определение экологического оптимума и пессимума.
4. Что такое зона нормальной жизнедеятельности, зона угнетения и зона гибели? Приведите примеры.
5. Что означают термины «стенобионтность» и «эврибионтность»?
6. Приведите примеры эври- и стенотермных организмов.
7. Приведите примеры эври- и стеногалинных видов.
8. Приведите примеры эври- и стенофотных видов.
9. Каковы следствия эври- и стенобионтности?

Абиотические факторы

Температура, влажность, освещенность представляют собой группу абиотических (физических) факторов, имеющих наиболее важное значение для живых организмов. Основной особенностью этих факторов является их закономерная сезонная и суточная изменчивость и изменчивость, связанная с географической зональностью. В результате длительного естественного отбора у организмов развиваются определенные анатомо-физиологические, биохимические и другие признаки и свойства, позволяющие им приспособиться к той или иной среде обитания.

Температура

Температура — один из важнейших абиотических факторов, определяющих существование, развитие и распространение организмов, причем значение имеет не только абсолютное количество тепла, но и распределение его во времени.

Организмы имеют ряд приспособлений, позволяющих им существовать в широком диапазоне температур. Растения не имеют собственной температуры тела, и их анатомо-морфологические и физиолого-биохимические механизмы регуляции температуры, жизненные циклы направлены на защиту организма от действия неблагоприятных температур. Напри-

мер, стелющиеся формы можжевельника, кедрового стланика, березы зимуют под снегом и не подвергаются воздействию низких температур. В пустынях, в зоне действия высоких температур при пониженной влажности, сформировался морфологический тип растений с практически полным отсутствием листьев (саксаул). У многих пустынных растений образуется своеобразное беловатое опушение, способствующее отражению солнечных лучей и предохраняющее растения от перегрева (акация песчаная, лох узколистный). К физиологическим адаптациям у растений, сглаживающим действие низких температур, можно отнести изменение интенсивности транспирации, накопление в клетках солей, изменяющих температуру свертываемости цитоплазмы. Для повышения морозоустойчивости наибольшее значение имеет обводненность клеток и накопление сахаров и других веществ, изменяющих концентрацию клеточного сока. Существенное значение имеет образование покоящихся стадий в жизненном цикле растений (корневища, семена, клубни).

У животных влияние температуры на особенности строения, протекание физиолого-биохимических процессов и жизненный цикл прослеживается еще более четко. Анатомо-морфологические изменения у животных направлены в основном на регулирование уровня теплопотерь.

Немецкий гистолог и эмбриолог К. Бергман в 1847 г. установил правило, согласно которому у теплокровных животных одного вида или группы близких видов размеры тела больше в холодных частях ареала и меньше в более теплых его частях (размер тела увеличивается с широтой). Правило отражает адаптацию животных к поддержанию постоянной температуры тела в различных климатических условиях: у более крупных животных отношение поверхности тела к его объему меньше, чем у мелких, поэтому и меньше расход энергии для поддержания той же температуры, что важно при низких температурах окружающей среды. Для животных с непостоянной температурой тела (земноводные, пресмыкающиеся) обычно обратная закономерность. У птиц и млекопитающих формируются такие признаки, как жировые отложения, перьевой или пуховой покров, также уменьшающие теплоотдачу.

Животные более разнообразны и по способности к терморегуляции. Для них характерны два основных типа теплообмена, в зависимости от которых различают *пойкилотермных* (греч. *poikilos* — разнообразный, переменный, *therme* — тепло, жар) и *гомойотермных* (греч. *homoios* — равный) животных.

У пойкилотермных, или холоднокровных, животных уровень обмена веществ неустойчив, температура тела непостоянна, интенсивность обмена веществ пропорциональна температуре внешней среды. К ним относится большинство животных, кроме птиц и млекопитающих. Температура тела у пойкилотермных животных зависит от температуры окружающей среды. Однако у многих из них обнаруживаются примитивные механизмы терморегуляции. Некоторые насекомые, крупные вараны, крупные рыбы могут повышать температуру тела при активной мышечной работе (например, у летящей саранчи температура тела повышается до 30–37 °C при температуре воздуха 17–20 °C). В процессе эволюции у пойкилотермных животных, особенно обитающих в умеренных широтах, где характерны резкие сезонные изменения температуры, сформировались стадии, в период которых они переживают самые неблагоприятные условия (куколка, состояние анабиоза).

Совершенствование механизмов терморегуляции привело к возникновению гомойотермных, или теплокровных, животных. Для них характерен более высокий и устойчивый уровень обмена веществ, в процессе которого поддерживается относительно постоянная температура тела. При повышении температуры внешней среды интенсивность обмена веществ у них снижается, и наоборот, при понижении температуры — повышается. У гомойотермных животных различают химическую и физическую терморегуляцию. Химическая проявляется в производстве тепла, а физическая — в распределении и отдаче его. Оба процесса тесно взаимосвязаны.

Промежуточное положение между пойкилотермными и гомойотермными занимают *гетеротермные* животные. При оптимальных внешних температурах они находятся в активном состоянии и у них поддерживается относительно высокая и постоянная температура тела, а в неактивном состоянии температура тела резко падает. У этих животных во вре-

мя спячки уровень обмена веществ снижается и температура тела лишь незначительно превышает температуру окружающей среды (клоачные, сумчатые, некоторые насекомоядные, суслики, медведи, стрижи).

Все организмы в ходе своего исторического развития приспособились к суточным и сезонным изменениям температуры. Прорастание семян растений происходит при более низкой температуре, чем их последующий рост. У пойкилотермных животных также обнаруживается температурный оптимум и пессимум для различных стадий. Например, у озимой совки оптимальная температура для развития яиц — 25°C , гусениц — 22°C , а куколок — 19°C . Для гомойотермных животных свойствен определенный температурный оптимум и пессимум ряда физиологических процессов. Например понижение температуры внешней среды до 7°C снижает плодотворность крупного рогатого скота.

Тепловой фактор имеет непосредственное отношение и к распределению живых организмов на Земле. Значительное потепление, происходящее в течение последних 50 лет в арктических морях, сопровождается перемещением населяющих их растений и животных с запада на восток. Теплолюбивые обитатели вод Северной Атлантики продвинулись в Баренцево и в Карское моря, а холодолюбивые жители последних мигрируют на восток и север. Стремление разных видов животных и растений к наиболее оптимальным для них температурам в комплексе с другими условиями жизни определяет их распространение на Земле.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какие факторы относят к климатическим?
2. В чем заключается основная особенность этих факторов?
3. Какие приспособления выработались в процессе эволюции у организмов с целью приспособления к широкому диапазону температур? Приведите примеры.
4. Что такое правило Бергмана?
5. Какие животные относятся к пойкилотермным? Приведите примеры.

6. Какие животные относятся к гомойотермным? Приведите примеры.
7. Приведите примеры гетеротермных животных.
8. Приведите примеры приспособления организмов к суточным и сезонным изменениям температуры.
9. Какое значение имеет тепловой фактор для расселения организмов по планете? Приведите примеры.

Влажность

Вода, необходимый компонент цитоплазмы, является важнейшим экологическим фактором. Связь организмов с водой обусловлена прежде всего историей жизни на нашей планете, возникновение и развитие которой в течение длительного времени было ограничено водной средой, а переход растений и животных на сушу есть явление вторичное, которое во многих группах организмов до настоящего времени еще не завершилось. Освобождение от водной среды потребовало многочисленных морфологических и физиологических адаптаций.

Значение воды в жизни организмов определяет ее биологическую роль. Водный баланс, т. е. поглощение и выделение воды, а также сохранение ее запасов, заключенных в организме, имеет первостепенное значение при оценке экологической ситуации для животных и растений. По отношению к водному режиму наземные организмы можно разделить на три основные экологические группы: влаголюбивые (гигрофильные), сухолюбивые (ксерофильные) и предпочитающие умеренную влажность (мезофильные). Такое разделение довольно условно, так как существует много переходных форм, потребности в воде которых зависят от действия других экологических условий, стадий развития и иных факторов.

У растений, обитающих во влажных местах и не переносящих водного дефицита, слабо выражена регуляция интенсивности транспирации (испарения) через широко открытые устьица. Корневая система у них плохо развита или совсем отсутствует (например, тропические растения, живущие в условиях высокой влажности и повышенных температур; в умеренном и холодном климате — это теневыносливые тра-

вянистые растения лесов, болот: калужница, росянка, многие осоки и злаки сырых мест обитания).

У влаголюбивых животных отсутствуют механизмы регуляции водного обмена. Они не могут накапливать в значительном количестве и удерживать длительное время запасы воды в теле. Обычно такие животные обитают во влажной среде и вынуждены постоянно пополнять запасы воды, например мокрицы, наземные планарии, моллюски и амфибии.

Растения, обитающие в умеренно влажных местах, могут ограниченно переносить атмосферную и почвенную засуху. У них обычно хорошо развита корневая система, снабженная большим количеством волосков. Устьица могут открываться и закрываться, что обеспечивает регуляцию активности транспирации.

Умеренно влаголюбивым животным требуется относительно невысокая влажность воздуха (оптимальная — 50–80%). В основном это животные умеренного пояса (многие млекопитающие, птицы, насекомые и др.).

Растения сухих мест обитания способны хорошо переносить засуху. Имеющиеся у них анатомо-морфологические и физиологические адаптации обеспечивают жизнь этих растений при дефиците влаги. У одних это сочные и мясистые листья и стебли, в которых накапливается влага. Так, у кактуса сочный, толстый стебель, а листья превращены в колючки. У алоэ значительно утолщаются листья, во время редких дождей они набирают и запасают воду. Другие растения имеют сильно развитую корневую систему, по величине намного превышающую надземную часть (саксаул, верблюжья колючка). Листья у таких растений мелкие, сухие, часто в виде игл, колючек, чешуй.

Сухолюбивые животные, такие как обитатели пустынь — верблюды, пустынные грызуны и пресмыкающиеся легко переносят сухой климат в сочетании с высокой температурой. У них хорошо развиты механизмы водного обмена и приспособления к удержанию воды. Приспособления к жизни в засушливых условиях могут быть различными. Например, слоновая черепаха запасает воду в мочевом пузыре, некоторые млекопитающие покрывают дефицит влаги за счет использования отложенных в организме жиров, при окислении кото-

рых образуется вода, необходимая для обмена веществ. У насекомых наблюдается выделение продуктов обмена, практически лишенных воды. Часть животных при высыхании может впадать в состояние анабиоза и т. д.

Вопросы и задания для самопроверки

1. На какие экологические группы делятся все организмы по отношению к водному режиму?
2. Как растения приспосабливаются к высокой влажности?
3. Назовите приспособления к существованию в условиях повышенной влажности, которые есть у влаголюбивых животных.
4. Перечислите анатомо-морфологические особенности мезофильных растений.
5. Какие особенности строения помогают ксерофильным растениям существовать в условиях пониженной влажности?
6. Какие приспособления к жизни в засушливых условиях имеются у ксерофильных животных?

Свет

Важнейшее значение в жизни всех живых организмов принадлежит солнечному излучению как экологическому фактору. Во-первых, это источник тепла. Во-вторых, свет стимулирует прохождение определенных процессов в организме. Без солнечной энергии невозможно существование жизни на нашей планете.

Наибольшее значение для организмов имеет видимый свет с длиной волны от 0,4 мкм до 0,75 мкм. На свету происходит образование хлорофилла и осуществляется процесс фотосинтеза в растительных клетках. Фотосинтезирующие зеленые растения обеспечивают планету органическим веществом и аккумулированной в нем солнечной энергией — источником жизни на Земле.

Ультрафиолетовые лучи также являются биологически активными. Невидимые для человека, они воспринимаются органами зрения насекомых и служат для ориентации на мест-

ности в облачную погоду. У животных и человека под их действием в организме образуется витамин D. Инфракрасное тепловое излучение воспринимается всеми организмами.

По отношению к свету различают три экологические группы растений: светолюбивые, тенелюбивые и теневыносливые растения.

Светолюбивые виды обитают на открытых местах в условиях хорошего солнечного освещения. Они образуют обычно невысокий растительный покров (степные и луговые травы, культурные растения и многие другие). Соцветия таких растений, как подсолнечник, череда, поворачиваются за солнцем. Необходимо заметить, однако, что и у светолюбивых растений увеличение освещенности сверх оптимальной подавляет фотосинтез.

Тенелюбивые растения живут в условиях слабой освещенности и не выносят сильного света. В основном это лесные травы, живущие под пологом леса в постоянной тени.

Теневыносливые растения хорошо растут при хорошем освещении, но легко переносят затенение, адаптируясь к слабому свету. К ним относится большинство растений лесов.

Свет оказывает огромное влияние на проявление суточной и сезонной активности организмов. Это важный сигнальный фактор, поскольку смена дня и ночи, а также изменение продолжительности светового периода суток обуславливает изменение активности (периоды покоя и интенсивной жизнедеятельности) и определяет периоды размножения, линьки, миграции и другие биологические явления у животных и растений.

Реакция организма на суточные изменения длины светового дня называется *фотопериодизмом*.

По фотопериодической реакции растения можно разделить на три группы: растения короткого дня (зацветание и плодоношение наступает при 8–12-часовом освещении); растения длинного дня (световой период длится до 16–20 часов) и нейтральные к длине дня.

Длинный фотопериод в умеренных широтах способствует активному развитию; короткий световой период, наступающий осенью, является сигналом приближения неблагоприятных условий.

Растения, родиной которых являются южные районы, нормально развиваются лишь при сокращенном световом дне (подсолнечник, просо, гречиха и др.).

Животные также чутко реагируют на длину светового дня. Например, бабочки капустная белянка, березовая пяденица развиваются только в условиях длинного дня, а многие совки, тутовый шелкопряд — типичные организмы короткого дня. Весной, с удлинением светового периода, начинается размножение у птиц и млекопитающих.

Фотопериодизм может быть не только прямым, но и опосредованным. Капустная корневая муха впадает в зимнюю диапаузу (состояние покоя) вследствие изменения качества пищи, возникающего в связи с подготовкой растения к холодам.

От условий освещения в течение суток зависит суточная активность животных. Различают три вида суточной активности. Дневная суточная активность характерна для видов, которые наиболее активны в дневное время. Этот тип активности встречается во всех систематических группах животных (пчелы, дневные бабочки, золотой карась, ящерицы, многочисленные виды птиц и т. д.). Ночная активность характеризует виды, у которых более 80% активности приходится на ночное время (ночные бабочки, бесхвостые земноводные, многие грызуны, а также охотящиеся на них млекопитающие и птицы (совы, филины)).

Круглосуточная активность наблюдается у видов, избегающих контактов с прямым солнечным светом. Эти животные обычно живут в местах, укрытых от воздействия солнечных лучей (гусеницы различных чешуекрылых, личинки мух, жуков, многие осетровые рыбы, некоторые виды полевок, степной хорек и др.).

Животные и растения исторически приспособились к жизни в различных по степени освещенности местах обитания. Световой режим оказывает влияние и на географическое распространение организмов. Некоторые виды птиц и млекопитающих летом поселяются в высоких широтах с длинным полярным днем, а осенью, когда день сокращается, мигрируют на юг. Сокращение дня наступает значительно раньше перио-

да холодов. Благодаря этому создается возможность подготовиться к миграции.

У растений уменьшение продолжительности дня является стимулом, вызывающим процессы подготовки к зиме. Благодаря этим реакциям появилась возможность акклиматизации в окрестностях Санкт-Петербурга таких растений, как абрикос, белая акация. С другой стороны, известны факты вымерзания сибирских деревьев, перенесенных в окрестности Парижа, в более щадящие температурные условия. Изменение длины дня на географической широте Парижа оказалось неблагоприятным для включения механизма подготовки деревьев к зимнему покою. Таким образом, свет в распределении организмов играет важную роль.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Какие экологические группы растений различают по отношению к свету? Приведите примеры.
2. Дайте определение фотопериодизма.
3. Назовите группы, на которые делятся растения по фотопериодической реакции.
4. Как сказывается изменение светового дня на растениях, относящихся к разным группам?
5. Влияет ли длина светового дня на животных? Каким образом?
6. Назовите виды суточной активности животных. Приведите примеры животных, относящихся к этим группам.
7. Каким образом световой режим влияет на географическое распространение животных и растений? Приведите примеры.

Биотические факторы

Все живые организмы на Земле существуют не изолированно друг от друга, а вступают в сложные взаимоотношения, что проявляется при их совместном обитании. Основной формой взаимодействия популяций служат пищевые взаимоотношения, на базе которых формируются сложные цепи и циклы

питания. Другой формой взаимодействия являются пространственные связи. Именно на пищевых и пространственных взаимодействиях популяции разных видов объединяются в единую биологическую систему.

Различают несколько форм биотических отношений.

Конкуренция

Это межвидовые взаимоотношения, при которых популяции в борьбе за пищу, местообитание и другие необходимые для жизни условия воздействуют друг на друга отрицательно. В описанных русским микробиологом Г. Ф. Гаузе (1910–1986) опытах по содержанию популяций двух видов инфузорий показано, что при совместном выращивании на одном и том же ограниченном рационе через некоторое время в живых остаются лишь особи одного вида. В данном случае преимущество получала та популяция, особи которой быстрее росли и размножались. В естественных условиях конкуренция между близкородственными видами ослабевает, если один из них переходит на другой источник пищи. Необходимо отметить, что совместное обитание двух одинаковых в экологическом отношении видов затруднено, а выход из такой ситуации возможен в тех случаях, когда они будут расходиться в своих экологических требованиях.

Теми же причинами объясняется несовместимость в одном водоеме широкопалого и узкопалого раков. Часто победителем оказывается узкопалый рак как наиболее плодовитый и более приспособленный к жизни в загрязненных водоемах. С другой стороны, зимой насекомоядные птицы практически не конкурируют за счет поиска пищи в разных местах.

Следовательно, конкуренция, возникающая между видами, может иметь два следствия:

- вытеснение одного вида другим;
- разную экологическую специализацию, т. е. возникновение определенных адаптаций (приспособлений), дающих возможность совместного существования.

Различные виды сожительства

Паразитизм — межвидовые взаимоотношения, при которых один вид (паразит) живет за счет другого (хозяина), используя его в качестве среды обитания и источника пищи. Паразитизм характерен для многих организмов, но особенно распространен среди низших и мелких растений и животных. В связи с образом жизни у паразитов в результате естественного отбора выработались различные приспособления, затрагивающие строение, физиологию и размножение этих организмов. Так, у ленточных червей редуцируются органы пищеварения и чувств, но появляются органы фиксации (крючки, присоски), чрезвычайно высокая плодовитость и сложные жизненные циклы. Многие насекомые-паразиты утрачивают крылья (вши, блохи). Среди цветковых растений крайняя степень упрощения наблюдается у раффлезии — паразита лианы циссус. Кроме цветка, все органы превратились в нити, внедряющиеся в промежутки между клетками хозяина. У некоторых растений-паразитов сокращаются или вообще исчезают хлорофиллоносные органы и ткани.

По месту расположения в теле паразиты делятся на две группы: эктопаразиты — наружные паразиты, обитающие на поверхности тела хозяина (вши, блохи, клещи, пиявки), и эндопаразиты, живущие внутри тела хозяина (круглые черви, сосальщики, малярийный плазмодий, паразитические простейшие).

Кроме того, различают постоянный и временный паразитизм. Постоянный паразит либо привязан к хозяину одного вида (вши, пухоеды, чесоточный зудень), либо его развитие происходит со сменой хозяев (многие ленточные черви, сосальщики, малярийный плазмодий). Временные паразиты часть жизни проводят свободно, лишь на короткий период связываются с хозяином (кровососущие двукрылые, некоторые клопы). Существуют своеобразные формы паразитизма, при которых хозяин необходим для выкармливания потомства (осы-наездники) или потребляется пища, предназначенная для потомства хозяина (птенцы кукушки выталкивают из гнезда чужие яйца или птенцов и получают пищу, приносимую приемными родителями).

Возникший на базе пищевых и пространственных связей паразитизм не представляет собой резко обособленного явления в природе. С ним тесно переплетаются различные типы сожительства животных, растений, растений с животными или микроорганизмами. Они возникают на основе совместного обитания и сходного или совместного питания. Различают несколько типов таких сожителей.

Компенсализм (нахлебничество) — взаимоотношения на базе пищевых связей, при которых один из партнеров извлекает выгоду, а для другого эти связи безразличны. Например гиены следуют за львами, подбирая остатки поедаемой ими добычи. Многие птицы кормятся на экскрементах копытных, выбирая оттуда непереваренные зерна растений. Краб пинникса, поселяющийся в раковинах дальневосточных моллюсков пектен, питается их объедками. Часто питание компенсализм становится вредным для партнера. Такой компенсализм граничит с паразитизмом.

Квартиранство — пространственное сожительство, полезное для одного вида и безразличное для другого. Например, мелкие организмы поселяются на крупных, используя последних как субстрат. Это кишечнополостные на раковинах моллюсков, рыба-прилипала на теле акулы. Мелкие, малоподвижные животные могут использовать крупных для расселения. Некоторые мучные клещи временно прикрепляются к телу более подвижных насекомых или мышей и крыс, переселяясь с их помощью в новые места обитания. В растительном мире можно отнести к квартирантам эпифиты на стволах деревьев (греч. *epi* — на, при; *phyton* — растение). Это могут быть водоросли (пневмококк), мхи, лишайники, папоротники, цветковые растения. Питаются эпифиты за счет фотосинтеза и отмирающих тканей и выделений хозяина. Животные часто используют растения для постройки жилищ (гнезда, дупла, расщелины коры, свернутые листья). Иногда квартиранство становится начальным этапом более тесных взаимоотношений типа паразитизма или симбиоза.

Симбиоз — взаимовыгодное сожительство организмов, относящихся к разным видам. Классический пример — рак-отшельник и актиния. Оба получают взаимную пользу от такой связи. Симбиотические отношения возникают при питании

муравьев сахаристыми выделениями тлей. При этом муравьи защищают тлей от врагов. Шляпочные грибы вступают в симбиоз с семенными растениями. Мицелий (грибница) проникает в корневую систему, увеличивая тем самым ее всасывающую поверхность. В свою очередь гриб получает от растения необходимую ему органику.

Целый отдел низших растений — лишайники — не что иное, как симбиоз водорослей и грибов. Гифы гриба, оплетая клетки и нити водорослей, получают органические вещества, синтезируемые водорослями, а те, в свою очередь, извлекают воду и растворенные минеральные вещества из гиф гриба.

Симбиотические отношения у многоклеточных часто возникают с бактериями и различными представителями простейших, способными расщеплять целлюлозу. Жгутиковые, живущие в кишечнике термитов, получают там пищу и другие благоприятные условия. Термиты питаются клетчаткой, которую усваивают с помощью этих жгутиковых. В рубце — отделе сложного желудка жвачных — обитает до нескольких килограммов инфузорий и бактерий, участвующих в переработке целлюлозы. Бактерии кишечной флоры играют важную роль в обмене веществ, участвуя не только в расщеплении клетчатки, но и синтезируя определенные витамины (B_6 и B_{12}).

Было обнаружено, что *живые организмы могут воздействовать друг на друга посредством специфически действующих продуктов обмена*. Выделяемые растениями фитонциды и другие биологически активные вещества могут оказывать либо стимулирующее, либо угнетающее действие на различные организмы. Так, корневые выделения пырея и костра отрицательно влияют на растущие вокруг травянистые растения и даже деревья. Препараты, содержащие фитонциды лука, чеснока, хрена и других растений, применяют в медицине для подавления болезнетворных микроорганизмов. На животных растения оказывают либо привлекающее, либо отталкивающее действие. Запахи, выделяемые цветущими растениями, привлекают насекомых-опылителей. С другой стороны, ослабленные в результате физиологических нарушений деревья выделяют летучие вещества, информирующие вредителей о том, что они могут заселить эти деревья.

Биологически активные вещества вырабатываются и многими микроорганизмами. Всем известны вещества пенициллин, стрептомицин и другие, которые широко используются в медицине для подавления жизнедеятельности болезнетворных микроорганизмов.

Животные вырабатывают феромоны — своеобразные активные вещества, которые оказывают действие на поведение, скопление, половую активность индивидуумов своего вида, а также дают определенную информацию другим видам.

Хищничество

Это форма межвидовых взаимоотношений, при которой особи одного вида используют в пищу особей другого вида.

Прежде чем убить жертву, ее необходимо поймать. В связи с этим у хищников вырабатываются различные приспособления. С другой стороны, у жертвы вырабатываются защитные свойства, позволяющие ей максимально обезопасить себя (колючки, покровительственная окраска, ядовитые железы, способность быстро бегать, прятаться и т. п.). В итоге формируются определенные группировки организмов — специализированные жертвы и специализированные хищники. Например, скопа питается только рыбой, коршун-слизеед питается некоторыми видами моллюсков. С другой стороны, волк — типичный многоядный хищник.

Взаимодействие между хищниками и жертвами (так называемые отношения «хищник—жертва») способствуют, как правило, морфофизиологическому прогрессу как хищника, так и жертвы. В результате хищники совершенствуют способы нападения, а жертвы — способы защиты.

Важна роль хищников как естественного регулятора численности популяций. Часто жертвами хищника становятся больные и ослабленные особи, уничтожением которых сдерживается распространение болезней, оздоравливается та или иная популяция.

Хищничество встречается практически среди всех видов животных — от простейших до хордовых, а также среди бактерий, грибов и насекомоядных растений. Хищники используются в биологической борьбе с видами, нежелательными

для человека. Так, повреждающий цитрусовые австралийский желобчатый червец, распространившийся в Северной Америке и других частях света, был успешно ликвидирован с помощью его естественного врага — хищного жука роделии кардиналис.

Действие биотических факторов может быть прямым и косвенным. В процессе жизнедеятельности живые организмы вносят изменения в окружающую неживую природу, что влечет за собой смену условий среды. Так, дождевые черви, меняя структуру и состав почвы, изменяют условия существования растений.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Перечислите основные виды биотических отношений.
2. Что такое конкуренция как вид биотических отношений? Приведите примеры конкурентных отношений.
3. Какие основные следствия может иметь конкуренция?
4. Что такое паразитизм как вид сожительства?
5. Какие приспособления вырабатываются у организмов в связи с паразитическим образом жизни?
6. Что такое эндо- и эктопаразиты? Приведите примеры.
7. Что такое комменсализм? Приведите примеры.
8. Что такое квартирантство? Приведите примеры квартирантства у растений и животных.
9. Что такое симбиоз? Какие примеры симбиотических отношений вы знаете?
10. Приведите примеры воздействия организмов друг на друга с помощью специфических продуктов обмена.
11. Что такое хищничество?
12. Почему отношения «хищник–жертва» способствуют морфофизиологическому прогрессу и хищника, и жертвы?
13. Какова роль хищников в природе?
14. Как хищничество используется человеком в борьбе с вредителями растений и животных?
15. Приведите примеры косвенного действия биотических факторов.

Деятельность человека как экологический фактор

Воздействие человека на жизнедеятельность живых организмов может быть прямым и косвенным. Прямое антропогенное воздействие направлено непосредственно на организм. Например, вырубка и раскорчевка лесов приводит к уничтожению деревьев и кустарников. Но вырубка лесов оказывает и косвенное воздействие на животных: меняются условия их существования, падает численность, что может привести к полному исчезновению популяции.

Часто непродуманная деятельность человека приводит к истреблению ценных видов животных. Подсчитано, что с 1600 года человеком уничтожено 162 вида птиц (381 вид на грани исчезновения) и около 100 видов млекопитающих (255 на грани исчезновения). С другой стороны, разводя культурные растения и домашних животных, человек увеличивает их численность, урожайность и продуктивность. Но при этом меняется естественная среда обитания, что сказывается на существовании диких видов.

Большое влияние на природу оказывает переселение животных и растений в новые места обитания. Если они находят там оптимальные условия, то могут причинить окружающей среде значительный вред. Примером могут служить кролики, завезенные в Австралию.

Прямое и косвенное воздействие оказывают производственная деятельность человека и связанные с ней проблемы загрязнения окружающей среды. Выбрасываемые промышленные отходы, содержащие углекислый газ, угарный газ, различные соединения серы, хлора, азота, тяжелых металлов, органики, радиоактивные загрязнения и т. д., являются токсичными для живых организмов. В процессе производственной деятельности человек меняет ландшафты. В результате изменяется климат, состав и структура почв. Все это приводит к изменению растительного и животного мира.

Вопросы и задания для самопроверки

1. В чем заключается прямое воздействие человека на природу? Приведите примеры.

2. В чем сказывается косвенное влияние человека на растительный и животный мир? Приведите примеры.

Комплексное действие факторов на организм. Ограничивающий фактор

В природе все факторы действуют на организм одновременно. В комплексе они создают необходимые для существования условия. Поэтому оптимум и границы выносливости организма по отношению к какому-то одному фактору зависят от других воздействий. Например, при оптимальной температуре воздуха возрастает выносливость к неблагоприятной влажности, недостатку питания. С другой стороны, обилие пищи увеличивает устойчивость организма к изменениям климатических факторов. Однако если отклонение фактора приблизится к пределам выносливости вида или выйдет за эти пределы, то даже при оптимальных значениях других факторов жизнедеятельность организма (способность к конкуренции с другими видами, способность к размножению и т. д.) будет угнетена или его существование станет невозможным. Фактор, уровень которого в качественном или количественном отношении (недостаток или избыток) оказывается близким к пределам выносливости данного организма, называется *ограничивающим* или *лимитирующим*. Существует и другая формулировка: фактор, который при определенном наборе условий окружающей среды ограничивает какое-либо проявление жизнедеятельности организмов, называется *ограничивающим* или *лимитирующим*. Следовательно, вероятность обитания отдельного организма, популяции или вида в определенных условиях среды определяется действием ограничивающего фактора, а также пределами выносливости вида (нормой реакции).

Рассмотрим в качестве ограничивающего фактора температуру. Лось в Скандинавии встречается значительно севернее, чем в Сибири, хотя в последней среднегодовая температура выше. Причиной, препятствующей лосю расширить свой ареал на север Сибири, оказываются низкие зимние температуры.

Часто виды с широким географическим распространением образуют приспособленные к местным условиям популя-

ции, оптимумы и диапазоны выносливости которых соответствуют местным условиям. К примеру, медузы, живущие в северных районах, могут активно передвигаться при таких низких температурах, которые полностью подавили бы жизнедеятельность особей из южных популяций.

Взаимоотношения между средой и организмами могут быть очень сложными, но все возможные факторы будут одинаково важны в конкретной ситуации. Если для организма характерен широкий диапазон выносливости к относительно постоянному фактору, который присутствует в среде в достаточных количествах, то такой фактор ограничивающим не будет. И наоборот, если организм имеет узкий диапазон выносливости к изменчивому фактору, то этот фактор будет ограничивающим по отношению к данному виду. К примеру, в наземных местообитаниях содержание кислорода достаточно велико, он легко доступен и не является ограничивающим фактором для наземных организмов, за исключением обитателей почвы, больших высот, а также некоторых паразитов. С другой стороны, в водной среде кислород служит ограничивающим фактором, поскольку количество его здесь подвержено значительным изменениям.

При изменении экологической обстановки меняется и роль фактора. В разных местностях факторы, ограничивающие жизнедеятельность организма, часто неодинаковы. На севере для определенных видов таковым может быть недостаток тепла, а на юге для тех же видов — недостаток влаги. Необходимо также учитывать стадию развития организма. В период размножения многие факторы часто становятся ограничивающими. Пределы выносливости для размножающихся организмов, гамет, эмбрионов, проростков обычно уже, чем для взрослых организмов. Например, географическое распределение промысловых птиц часто определяется влиянием климата на яйца и птенцов, а не на взрослых особей.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Являются ли границы выносливости организма по отношению к какому-либо фактору независимыми от других условий среды?

2. Дайте два определения лимитирующего фактора.
3. Приведите примеры действия ограничивающего фактора на животных и растения.
4. В каких случаях фактор может быть ограничивающим по отношению к данному виду?
5. Всегда ли какой-то фактор по отношению к данному виду является ограничивающим?
6. На какой стадии развития организма пределы выносливости шире?

ГЛАВА 43. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА

Вид определяется как совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом общих морфофизиологических признаков и типов взаимоотношений с окружающей абиотической и биотической средой; в природных условиях виды обычно генетически изолированы друг от друга.

Приведенная формулировка требует уточнения. Любой вид представляет также систему популяций, формирующих собственные экологические ниши в соответствующих биогеоценозах.

В природе нет двух видов с одинаковым набором адаптаций. Разнообразие адаптаций делает каждый вид уникальным и определяет возможность формирования каждым видом своей экологической ниши как суммы экологических ниш отдельных популяций, составляющих вид.

Экологическая ниша — это функциональное место вида в экосистеме, определяемое его биологическим потенциалом и совокупностью факторов внешней среды, к которым он приспособлен. Ее можно рассматривать также как совокупность условий жизни внутри экосистемы, соответствующих требованиям, предъявляемым к среде видом.

Экологическая ниша — это не пустое пространство, которое может быть занято тем или иным видом. Возникая в какой-либо природной зоне, вид одновременно формирует собственную экологическую нишу, которая включает в себя химические, физические, физиологические и биохимические факторы, необходимые организму для жизни, и определяется его морфофизиологической приспособленностью, физиологическими, поведенческими и другими адаптациями.

Исходя из сказанного, вполне правомерно дать экологическую характеристику популяции как формы существования вида. К основным показателям экологической характеристики популяции относятся популяционный ареал, численность

популяции, динамика популяции, плодовитость, смертность и миграции в популяциях, возрастной и половой состав популяции.

Популяционный ареал

Как часть вида, популяция обладает собственным ареалом. Он может расширяться или сужаться. Величина ареала популяции животных в значительной степени зависит от степени подвижности особей. У растений величина ареала определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части (например, корневища), способные дать начало новому растению.

Численность популяции

Численность популяции является видоспецифическим признаком. У насекомых, мелких травянистых растений численность может достигать сотен тысяч и миллионов особей. Популяции же крупных животных и больших древесных растений чаще всего бывают небольшими по численности.

Падение численности ниже оптимальной обуславливает ухудшение защитных свойств популяции, уменьшение ее плодовитости и ряд других отрицательных явлений, что может привести к исчезновению популяции (популяция амурского тигра численностью около 200 особей находится на грани исчезновения). В каждом конкретном случае минимальная численность популяции является специфической для разных видов.

Динамика популяции

Размеры популяции (пространственные и по числу особей) подвержены постоянным колебаниям. В общей форме на динамику популяции оказывают влияние факторы окружающей среды. Различают непериодические, редко наблюдаемые, и периодические, постоянные колебания численности. Примером непериодических колебаний может служить резкое сокращение численности американской сельди. С 1900 года ее ежегодно добывали по 2000 тонн, затем уловы снизились на 98%. А в 1944 году численность сельди внезапно возросла,

и уловы достигли 2500 тонн. Примером периодических колебаний являются сезонные изменения численности. Так, на одном из островков у побережья Англии обитает дикая популяция кроликов. Осенью, в благоприятное по кормовым условиям время, численность достигает 10 000 особей, но иногда, после холодной, малокормной зимы, может сократиться до 100 особей. Еще более значительны сезонные колебания численности у некоторых беспозвоночных (мухи, комары и др.). Их численность может варьировать в сотни тысяч и миллионы раз.

Плодовитость, смертность и миграция в популяциях

Динамика численности популяций находится в прямой зависимости от плодовитости, смертности и способности особей популяции совершать миграции.

Средняя величина плодовитости для каждого вида является результатом естественного отбора и определилась исторически как приспособление, обеспечивающее пополнение убыли популяций. У бактерий деление клетки происходит каждые 20 минут. При таком темпе размножения потомство одной клетки за 36 часов может покрыть сплошным слоем всю планету. Потомство одного одуванчика может за 10 лет заселить всю Землю при условии, что все семена прорастут. В действительности такая громадная плодовитость никогда не реализуется. В результате гибели по разным причинам выживают значительно менее 100% особей.

Смертность популяции, как и плодовитость, характерна для каждого вида и изменяется в зависимости от условий среды, возраста особей и состояния популяции. У большинства видов смертность в раннем возрасте выше, чем у взрослых особей. У многих рыб до взрослого состояния доживают 1–2% от числа выметанных икринок, у насекомых — 0,3–0,5% от всех отложенных яиц.

Вместе с рождаемостью и смертностью на динамику популяций оказывают большое влияние и миграции отдельных особей. В результате миграций устраняется избыток особей в одной популяции и компенсируется недостаток в другой. Кроме того, расселение особей и занятие ими новых площадей

позволяет снизить внутривидовую конкуренцию, что ведет к процветанию вида.

В различных популяциях по-разному протекают рождаемость, смертность и миграции, что приводит к сезонным и многолетним колебаниям численности. Для каждого вида эти колебания специфичны и зависят от действия разных факторов, обуславливающих особенности плодовитости, смертности и подвижности особей.

Возрастной и половой состав популяции

Популяция состоит из разных по возрасту особей. Для каждого вида характерны свои соотношения возрастных групп. А среди видов, размножающихся половым путем, имеются и особи различных полов. При этом продолжительность жизни особей и время наступления половой зрелости не одинаковы у разных видов. Обычно выделяют три экологических возраста: предрепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный.

У многих животных и растений особенно длительным является предрепродуктивный период. У поденок он продолжается несколько лет (длительное развитие личинок); репродуктивный — всего несколько дней, а пострепродуктивный практически отсутствует.

Кроме общей продолжительности жизни и периода достижения половой зрелости, на возрастной состав популяции влияют длительность периода размножения, число приплодов в сезон, плодовитость и смертность разных возрастных групп. У мелких грызунов, например полевок, взрослые особи могут давать три и более приплода в год. При этом молодые особи способны размножаться уже в 2–3-месячном возрасте. Сложный возрастной состав популяций характерен для многих древесных растений. В дубраве одновременно опыляют друг друга и плодоносят дубы в возрасте более 100 лет и совсем молодые.

Половой состав (соотношение полов) — важный параметр структуры популяции и зависит прежде всего от биологии вида. Этот вопрос достаточно подробно рассмотрен в разделе «Половой состав популяции».

Следует отметить, что выживаемость самок особенно возрастает при неблагоприятных условиях. В результате процент женских особей далеко превышает норму. Это явление имеет очень важное адаптивное значение, поскольку от самок в первую очередь зависит восстановление подорванной численности популяции.

Знание экологической структуры популяции (включающей величину популяции, ее динамику, возрастной и половой состав особей и другие особенности) позволяет понять многие проблемы, связанные с видообразованием.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое экологическая ниша?
2. Как правильно сказать: вид занимает экологическую нишу или он формирует ее?
3. Дайте определение популяционного ареала. От чего он зависит у животных и растений?
4. К чему приводит уменьшение численности популяции ниже оптимальной?
5. Что представляют собой периодические и непериодические колебания численности?
6. Что обеспечивает средняя величина плодовитости? Как она исторически определилась для каждого вида?
7. От чего зависит смертность популяции?
8. В чем состоит положительное значение миграции отдельных особей?
9. Какие экологические возрасты особей в популяции можно выделить?
10. Назовите наиболее продолжительный период жизни у большинства видов.
11. Что, кроме общей продолжительности жизни и периода достижения половой зрелости, влияет на возрастной состав популяции?
12. От чего зависит половой состав популяции? Приведите примеры.

ГЛАВА 44. ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ

В природе популяции разных видов образуют сообщества, или биоценозы. *Биоценоз* (греч. *bios* — жизнь, *koinos* — общий) — организованная группа популяций разных видов, живущих совместно в одних и тех же условиях среды. Биоценоз, как и любая живая система, является продуктом естественного отбора. Но вне зависимости от среды, от пространства биоценоз развиваться не может. Местообитание, место существования биоценоза называется *биотопом* (греч. *bios* — жизнь, *topos* — место).

Любой биоценоз образует с биотопом единую биологическую макросистему еще более высокого ранга — *биогеоценоз*. Термин «биогеоценоз», обозначающий совокупность биоценоза и его места обитания, предложил в 1940 г. ботаник, географ и лесовод В. И. Сукачев. В понятие «биогеоценоз» входит не только структурная, но и функциональная значимость макросистемы. Эта совокупность отличается сложными взаимодействиями слагающих ее компонентов, их особой структурой и определенным типом обмена веществ и энергии между собой и другими явлениями природы. Биогеоценозы могут быть самых различных размеров. По числу слагающих компонентов они отличаются большей или меньшей сложностью. К примеру, озеро, дуг, лес и т. д. В них часто трудно учесть все составляющие элементы.

В биоценозе между организмами устанавливаются прочные пищевые взаимоотношения. В результате возникают цепи питания, которые обычно состоят из трех основных звеньев.

Первое звено образуют *продуценты*, или производители первичной биологической продукции. Это автотрофные зеленые растения, которые в процессе фотосинтеза создают органическое вещество и аккумулируют солнечную энергию. Второе звено представлено *консументами*, или потребителями, — гетеротрофными организмами. Различают консументы первого порядка (питающиеся зелеными растениями), второго порядка (плотоядные животные, хищники, питающиеся консументами первого порядка), третьего порядка (хищники, питающиеся другими животными) и т. д. Промежуточное положение занимают всеядные животные, как, например, мед-

ведь, крыса, свинья, человек. Однако количество таких видов невелико, и они незначительно влияют на облик биоценозов.

Третье звено — *редуценты*, или *деструкторы*, — разрушители органического вещества, питающиеся мертвыми организмами и минерализующие их до простых неорганических соединений, которые затем используются продуцентами. Например гиеновые, птицы — пожиратели падали, сапрофитные бактерии, грибы, бактерии гниения и брожения (рис. 44.1).

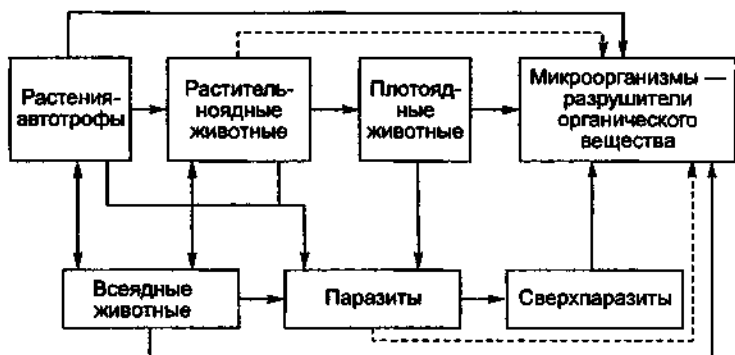


Рис. 44.1. Упрощенная схема цепи питания

Все звенья цепи питания взаимосвязаны и зависят друг от друга. Между ними осуществляется передача вещества и энергии. Но при передаче энергии с одного трофического уровня на другой происходит ее потеря, в цепи питания не вся пища используется на рост особей, т. е. на накопление биомассы. Частично она расходуется на удовлетворение энергетических потребностей организма: дыхание, движение, поддержание температуры тела, размножение. При этом биомасса одного звена не перерабатывается полностью последующим. В каждом последующем звене пищевой цепи происходит уменьшение биомассы по сравнению с предыдущим. Это касается не только биомассы, но и численности особей и потока энергии. Эта зависимость называется *правилом экологической пирамиды*. Разделяют пирамиду численности, пирамиду биомассы и пирамиду энергии.

Из всех типов экологических пирамид наиболее полное представление о функциональной организации сообщества

дает пирамида энергии. Конкретным примером служат расчеты, проведенные для луговой экосистемы. Продуценты, т. е. зеленые растения, используют всего от 1,1 до 1,2% энергии солнечной радиации. Консументы первого порядка (растительноядные животные) утилизируют 9–16% энергии продуцентов. В двух последующих порядках консументов используется соответственно 5–22% и 6–13% энергии. Кроме того, часть энергии тратится во всех трофических звеньях на поддержание собственной жизнедеятельности.

Правило экологической пирамиды универсально и объективно и является одним из важнейших биологических законов. Его необходимо учитывать в практической деятельности человека. К примеру, промысловые запасы трески в Баренцевом и Белом морях подорваны в основном за счет добычи не столько трески, сколько салаки, мойвы, сельди, молодь которых питается треска.

На пищевые взаимоотношения оказывает влияние и уровень загрязнения окружающей среды. Снижение запасов рыбы в таких водоемах, как Ладожское озеро и Финский залив, связано, без сомнения, со сбросом в эти водоемы бытовых и промышленных сточных вод, что в первую очередь влияет на жизнеспособность водных беспозвоночных. А они, в свою очередь, как первичные консументы, составляют основу пищевого рациона рыб. Повышение концентрации вредных веществ связано с ухудшением водообмена в нижнем течении Невы и в Невской губе Финского залива.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Дайте определение биоценоза.
2. Дайте определение биотопа.
3. Дайте определение биогеоценоза.
4. Что представляют собой продуценты, консументы и редуценты?
5. Что такое правило экологической пирамиды?
6. Какой из типов экологических пирамид дает наиболее полное представление об организации сообществ?
7. Почему правило экологической пирамиды является одним из важнейших биологических законов?

ГЛАВА 45. ДИНАМИКА БИОЦЕНОЗОВ

Одной из характерных особенностей биоценозов являются разного рода изменения, происходящие в них во времени — в течение суток, по сезонам, на протяжении ряда лет, вплоть до смены геологических эпох.

Суточная и годовая динамика в биоценозах

В любом биоценозе существуют группы организмов, активность жизни которых выпадает на разное время суток. На суточную динамику биоценоза влияет как животное, так и растительное население. У растений в ночное время не осуществляется фотосинтез, но у ряда растений цветки раскрываются только ночью и опыляются ночными насекомыми.

Большое значение имеют суточные миграции животных. Например, зоо- и фитопланктон в Каспийском море днем держится на глубине от 100 до 350 м, а ночью поднимается в верхние слои.

Более существенны сезонные изменения в биоценозах. Они связаны с сезонной цикличностью природных явлений. Смена времен года оказывает значительное влияние на жизнедеятельность животных и растений (спячка, зимний сон и миграции у животных; цветение, плодоношение, рост, листопад и зимний покой у растений). Наиболее четко выражена сезонная динамика в биоценозах умеренного климата и в северных широтах.

Суточная и сезонная динамика биоценозов связана в основном с ритмикой природных явлений и строго периодична. Так как характер суточных и сезонных изменений более или менее постоянен в течение длительного времени, в сообществах сформировались механизмы, позволяющие биоценозу существовать в данных конкретных условиях среды.

Но могут происходить и непериодические изменения, связанные с действием нерегулярных факторов среды. Например, сильные дожди и засухи приводят к передвижению жи-

вотных, влияют на их активность, воздействуют на интенсивность обменных процессов у растений.

Экологическая сукцессия

Биоценоз может подвергаться воздействию сил, которые значительно изменяют или полностью разрушают сообщество. В таких случаях на данном биотопе развивается другой, более приспособленный к сложившимся условиям биоценоз. Такая последовательная смена биоценозов в пределах одного биотопа называется *сукцессией* (лат. *successio* — преемственность, наследование). В целом цепь последовательно сменяющихся друг друга биоценозов называется сукцессионным рядом или серией.

Различают *первичную сукцессию*, подразумевая под нею формирование нового биоценоза на абсолютно лишенном жизни месте. Примером первичной сукцессии является заселение мест, совершенно лишенных почвы (скалы, песчаные дюны, застывшие лавовые потоки и т. п.). При этом на первом этапе образуются так называемые пионерские сообщества, состоящие из лишайников и мхов. Постепенно отмирая, они создают первичный слой почвы, на котором закрепляются другие организмы. При первичных сукцессиях скорость изменения сообществ, как правило, невелика.

Если развитие сообщества происходит на месте, где раньше существовал хорошо развитый биоценоз, то сукцессия будет *вторичной*. В таких местах обычно сохраняются необходимые для жизни ресурсы, и формирование устойчивых сообществ происходит значительно быстрее, чем в случае с первичной сукцессией. В современных условиях вторичные сукцессии обусловлены нарушениями, возникающими в результате пожаров, наводнений, распашки степей, осушения болот, вырубки леса и т. п. Если слой почвы будет уничтожен, например в результате эрозии, то сукцессия может пойти по типу первичной.

В качестве наглядного примера сукцессии можно привести часто наблюдающееся постепенное заболачивание озера и возникновение на его месте совершенно другого биоценоза.

По мере зарастания на месте озера образуется моховое болото, на котором селятся карликовая береза, ивняк, а затем невысокие сосны и березы. В конце концов здесь может возникнуть настоящий лес со свойственной ему флорой и фауной.

Широкое распространение имеют вторичные сукцессии, являющиеся следствием хозяйственной деятельности человека. Таков процесс восстановления лесного биогеоценоза на месте вырубленного елового леса.

В большинстве случаев происходит развитие сперва редкой, а затем сплошной поросли и подроста лиственных древесных пород и кустарников — осины, березы, ивы, серой ольхи и др. Под их пологом находят убежище молодые елочки, которые иначе погибли бы от заморозков. С возрастом они перегоняют в росте лиственные породы, затем вытесняют их и наконец занимают господствующее положение. Такие смены могут длиться от 100 и более лет, в результате чего восстанавливается типичный лес со свойственной ему структурой и составом. Правда, иногда такого рода сукцессия затормаживается либо интенсивным заболачиванием вырубki, либо сплошным зарастанием ее злаками. Это препятствует восстановлению древесных пород.

Сукцессионные процессы охватывают не только целые биогеоценозы, но и отдельные их компоненты. Например, наблюдается закономерная смена видового состава и численности организмов, населяющих гниющие стволы погибших деревьев. Светолюбивые лишайники сменяются влаголюбивыми и теневыносливыми мхами. Полностью замещается фауна беспозвоночных животных, среди которых начинают преобладать формы, питающиеся гниющей древесиной. В состав нового сообщества включаются плесневые грибы, трутовики, бактерии, вызывающие гниение, шляпочные грибы. Примерно через 10–15 лет древесина полностью разрушается, и специфический биоценоз исчезает.

Стабильность биоценозов

Важнейшей особенностью любой биологической системы, в том числе и биоценоза, является способность к саморегули-

рованию, т. е. к установлению и поддержанию жизненных функций на определенном, относительно постоянном уровне.

Любой естественный биоценоз, проходя ряд сукцессионных серий, развивается в направлении устойчивого состояния. По мере усложнения сообщества усложняются и связи между популяциями. Менее приспособленные к новым условиям замещаются более приспособленными, и так до тех пор, пока не появятся виды, которых условия полностью устраивают, и они уже не замещаются другими видами. В результате биоценоз становится стабильным и достигает своей завершающей устойчивой стадии. Такая стадия называется *климаксом* или *климаксовым сообществом*.

При этом стабильность биоценоза находится в прямой зависимости от его сложности. Чем больше видовое разнообразие биоценоза, тем он стабильнее. В таких биоценозах формируются сложные пищевые и пространственные взаимоотношения. С другой стороны, биоценозы с упрощенной структурой крайне неустойчивы. К примеру, сложные биоценозы тропических лесов исключительно стабильны, поскольку между видами имеется множество пищевых связей, одна форма которых в случае необходимости компенсируется другой. А в тундре недостаток видов, способных заменить в качестве пищи основной вид, приводит к резкому колебанию численности.

Важно подчеркнуть, что стабильность экосистем не является абсолютной. Просто в устойчивых биоценозах все виды достигли постоянного равновесия друг с другом и со средой. Однако условия среды постоянно колеблются около некоторого среднего значения и могут постоянно сдвигаться от него в том или ином направлении, что вызывает соответствующие изменения в качественном и количественном состоянии климаксового биоценоза, которые приводят к установлению нового равновесия. Например, в озеро Вашингтон в Сиэтле (США) в течение 20 лет сбрасывали сточные воды. Озеро становилось все более мутным. В нем стали обильно развиваться водоросли («цветение» воды). После того как стоки отвели от озера, вода в нем стала чище. Прекратилось и «цветение» воды.

В историческом разрезе смена флоры и фауны по геологическим периодам есть не что иное, как смена биоценозов, т. е. экологическая сукцессия. Эта сукцессия вызвана геологическими и климатическими изменениями, а также эволюцией видов.

Скорость изменения экосистем зависит от степени сдвига их равновесия. Сукцессии происходят постепенно и относительно медленно. Это упорядоченный процесс замещения одних видов другими, на всех стадиях которого биоценоз достаточно сбалансирован и разнообразен.

Однако если происходят резкие изменения среды, вызывающие активное размножение некоторых видов за счет гибели большинства других, то говорят не о сукцессии, а об экологическом нарушении. Оно может возникнуть при необдуманном воздействии человека на природу, например при сбросе богатых органикой сточных вод в естественные водоемы, в результате чего происходит бурное развитие некоторых видов водорослей, или интродукция новых видов в биоценоз. Американская ондатра, завезенная в Европу, сильно размножилась и превратилась в серьезного вредителя естественных биоценозов. На некоторых озерах Северо-Запада в результате деятельности ондатры исчезли тростник, рогоз и кубышка, и такие озера стали малопригодными для других животных.

Наконец, изменения могут быть столь резкими, что ни один из исходных компонентов биоценоза не сохраняется. Тогда происходит гибель биоценоза, и на освободившемся биотопе могут поселиться виды, способные выдержать новые условия. На этом месте начинается новая сукцессия. Необходимо отметить, что основные естественные изменения в биоценозах протекают постепенно, по типу сукцессии, тогда как вмешательство человека бывает внезапным и глубоким, приводящим к нарушениям или гибели экосистемы.

Вопросы и задания для самопроверки

1. С чем связана суточная и сезонная динамика биоценозов?
2. Почему, несмотря на суточные и сезонные изменения условий, биоценоз может существовать в данных условиях среды?

3. Дайте определение сукцессии.
4. Какие типы сукцессии вы знаете? Приведите примеры.
5. Обязательно ли сукцессионные процессы затрагивают целые биогеоценозы?
6. Почему биоценозы с большим видовым разнообразием устойчивей биоценозов с упрощенной структурой?
7. Является ли стабильность биоценозов абсолютной? Ответ поясните.
8. От чего зависит скорость изменения экосистем?
9. Дайте определение климаксового сообщества.

Часть X

ОСНОВЫ УЧЕНИЯ О БИОСФЕРЕ

ГЛАВА 46. ПОНЯТИЕ О БИОСФЕРЕ

Понятие «биосфера» (сфера жизни) впервые было введено австрийским геологом Э. Зюссом в 70-х годах XIX века для обозначения «лика земли», ее поверхностного географического образа.

Идея о влиянии жизни на природные процессы на огромных пространствах Земли была впервые научно обоснована на рубеже XIX и XX столетий в трудах русского естествоиспытателя В. В. Докучаева (1846–1903), который указал на зависимость типа почвообразования не только от климата, но и от совокупного влияния растительности и животных.

Основоположником современного учения о биосфере можно по праву назвать крупнейшего естествоиспытателя и мыслителя XX века В. И. Вернадского (1863–1945). В 20-е годы XX века он разработал представление о биосфере как глобальной единой системе Земли, где весь основной ход геохимических и энергетических превращений определяется жизнью. Большинство процессов, меняющих в течение геологического времени лик нашей планеты, рассматривали ранее как чисто физические, химические и физико-химические явления (размыв, растворение, осаждение, гидролиз и т. п.). Вернадский впервые создал учение о геологической роли живых организмов, показав, что деятельность живых существ является главным фактором преобразования земной коры.

Биосфера, по Вернадскому, — это та область нашей планеты, в которой существует или когда-либо существовала жизнь и которая постоянно подвергается или подвергалась воздействию живых организмов. Биосфера охватывает часть атмо-

сферы до высоты озонового экрана (20–25 км), всю гидросферу и верхние слои литосферы на глубину 2–3 км. Всю совокупность организмов на планете Вернадский назвал *живым веществом*, рассматривая в качестве его основных характеристик суммарную массу, химический состав и энергию.

Вся биомасса планеты составляет около 0,01% массы земной коры, но, несмотря на столь незначительную общую массу, роль живых организмов в биосфере огромна. Они преобразуют все оболочки планеты (литосферу, гидросферу и атмосферу). Живое вещество распределено в биосфере крайне неравномерно. Максимум его приходится на приповерхностные участки суши и верхние слои гидросферы. Более 90% всего живого вещества приходится на наземную растительность (особенно велика биомасса тропических лесов).

Вещество, созданное и перерабатываемое совокупностями живых организмов, определено Вернадским как *биогенное вещество*. Это источник чрезвычайно мощной потенциальной энергии (каменный уголь, нефть, известняки, битумы и др.). После образования биогенного вещества живые организмы в нем малодетальны.

Еще одним типом вещества в биосфере является, по Вернадскому, *косное вещество*, образованное процессами, в которых живые организмы не участвуют (изверженные горные породы, метеориты и др.).

Особой категорией является *биокосное вещество*. Вернадский писал, что оно создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя собой системы динамического равновесия тех и других. Организмы в биокосном веществе играют ведущую роль. Биокосное вещество планеты — это почвы, кора выветривания, все природные воды, свойства которых зависят от деятельности живого вещества.

Следовательно, биосфера — это область Земли, которая охвачена влиянием живого вещества. С современных позиций биосферу рассматривают как *наиболее крупную экосистему планеты, поддерживающую глобальный круговорот веществ*.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Кто первым ввел понятие «биосфера»?
2. Кому принадлежит идея о влиянии жизни на природные процессы?
3. Что принципиально новое было введено В. И. Вернадским в понятие «биосфера»?
4. Что такое биосфера, по Вернадскому?
5. Дайте определение живого вещества. Как оно распределяется на планете?
6. Что такое биогенное вещество?
7. Что такое косное вещество?
8. Как создается биокосное вещество?
9. Как в настоящее время определяют понятие «биосфера»?

ГЛАВА 47. ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО, ЕГО ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ФУНКЦИИ

Из известных более чем 100 химических элементов для построения живого организма обязательны шесть: углерод, водород, кислород, азот, сера, фосфор. Для них характерны малая атомная масса, легкость отдачи и присоединения электронов.

Главный элемент среди них — углерод. Благодаря особенностям строения электронной оболочки атома и способности атомов объединяться в цепи, он может образовывать бесконечное множество соединений. Остальные пять элементов также чрезвычайно легко образуют общие электронные пары с атомами других элементов, в том числе и друг с другом. Химическая эволюция на Земле началась с момента образования соединений этих элементов в различных комбинациях.

В живом организме всегда содержится не менее 20–25 химических элементов. Эти элементы концентрируются после гибели организма в исключительно малых объемах и в соотношении, которое определяется жизнью. Доказано, что в течение геологического времени в ходе эволюции земной коры непрерывно возрастала роль живых организмов, особенно в процессах осаждения и рудообразования. Способность живых организмов избирательно накапливать, концентрировать из рассеянного состояния отдельные химические элементы Вернадский называл *концентрационной функцией живого вещества*. Необычайно ярко эта функция проявляется в океане. По сравнению с морской водой кремния в водных растениях содержится больше в 1000–100 000 раз, фосфора — в 100 000 раз, марганца — в 1000–10 000 раз. Кроме того, они концентрируют многие металлы — железо, кобальт, никель, хром, цинк и др. Естественно, что после гибели организмов большая часть накопленных ими элементов попадала в различные осадки. Именно так, по Вернадскому, могли образовываться залежи руд осадочного происхождения.

Со временем биоценозы усложнялись, появлялось больше растений, бактерий и животных, которые питались живы-

ми и мертвыми организмами, да и своими сородичами. Поэтому все меньшая часть организмов попадала в отложения, все большая часть накопленных элементов оставалась циркулировать в живых организмах экосистемы. Особенно ярко это наблюдается сейчас для таких биогенных элементов, как азот и фосфор. Необходимо отметить, что шло не только увеличение массы живых организмов, но и усложнение их химического состава, расширение их возможности концентрировать и перерабатывать разные химические соединения.

Возникновение живого вещества неразрывно связано с различными газовыми реакциями, ведущими к поглощению и выделению O_2 , CO_2 , паров воды и др. В конечном счете состав атмосферы, воздуха почв, растворенных в воде газов связаны с газовой функцией живого вещества. Важной частью *газовой функции* является кислородная функция, ведущая к выделению и накоплению свободного кислорода в процессе фотосинтеза. С момента появления зеленых растений кислородная функция постоянно расширяется в результате развития растительности.

С концентрационной и газовой функциями тесно связана *окислительно-восстановительная функция* живого вещества. Например, дыхание и фотосинтез представляют собой совокупность последовательных окислительно-восстановительных реакций, в процессе которых изменяются степени окисления биогенных элементов. Результатом окисления является накопление энергии в форме высокоэнергетических соединений (в первую очередь АТФ).

Примером восстановительных процессов является образование осадочных пород в подводных условиях, почвообразование при недостатке кислорода (при избыточном увлажнении), что обусловлено активной деятельностью анаэробных микроорганизмов.

Следовательно, мощь геологического и геохимического воздействия живого вещества на поверхностные оболочки планеты целиком и полностью определяется особыми, только живым организмам присущими геохимическими функциями: концентрационной, газовой и окислительно-восстановительной.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Как сказывается роль живых организмов в эволюции земной коры?
2. Что такое концентрационная функция живого вещества? Как она осуществляется в природе?
3. Что представляет собой газовая функция живого вещества? С деятельностью каких организмов она в основном связана?
4. Что такое окислительно-восстановительная функция живого вещества? Приведите примеры окислительных и восстановительных реакций в природе.
5. Чем определяется сила воздействия живого вещества на поверхностные оболочки планеты? Сформулируйте вывод.

ГЛАВА 48. КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ В БИОСФЕРЕ

В биосфере постоянно происходит обмен веществом и энергией между ее различными компонентами. Изначальным источником энергии почти для всего живого на Земле служит Солнце. Если бы на Земле не было жизни, не было биосферы, работа солнечного луча сводилась бы лишь к перемещению газообразных, твердых и жидких тел по поверхности планеты и к временному их нагреванию. Солнечная энергия не совершала бы на Земле созидательной работы, так как она не могла бы ни удержаться на ней, ни преобразоваться в необходимую для этого форму.

Благодаря геохимической работе живого вещества, и прежде всего зеленых хлорофилловых растений, осуществляющих процесс фотосинтеза, соединения атомов в биосфере отличаются особой сложностью строения и большими запасами заключенной в них энергии.

Улавливание солнечного излучения осуществляется только фотоавтотрофными организмами. Но в удержании и преобразовании энергии Солнца принимает участие все живое вещество планеты.

В результате круговорота веществ, происходящего в биосфере, вещество, вовлеченное в круговорот, не только перемещается, но и нередко меняет свое физическое и химическое состояние.

С появлением на Земле живой материи химические элементы непрерывно циркулируют в биосфере, переходя из внешней среды в организмы и опять во внешнюю среду. Такая циркуляция по более или менее замкнутым путям называется *биогеохимическим циклом*. Основными биогеохимическими циклами являются круговороты кислорода, углерода, воды, азота, фосфора, серы и биогенных элементов.

Миграцию веществ в биогеохимических циклах можно рассмотреть на примере круговорота углерода. На первом этапе происходит фиксация CO_2 растениями в процессе

фотосинтеза. Далее из углекислого газа и воды образуются углеводы и освобождается кислород. Частично углерод выделяется в составе углекислого газа при дыхании растений. Фиксированный в растениях углерод в значительной мере потребляется животными. При дыхании животные также выделяют углекислый газ. Отжившие растения и животные разлагаются микроорганизмами, в результате чего углерод мертвой органики окисляется до углекислого газа и снова попадает в атмосферу. Подобный круговорот наблюдается и в водной среде.

В целом каждый круговорот любого химического элемента является частью общего грандиозного круговорота веществ на Земле, т. е. все круговороты тесно связаны между собой различными формами взаимодействия.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Назовите изначальный источник энергии для всего живого на Земле.
2. Почему в отсутствие жизни на Земле солнечная энергия не могла бы совершать созидательную работу?
3. Можно ли говорить, что энергия Солнца необходима только зеленым растениям?
4. Что такое биогеохимические циклы?
5. Покажите взаимосвязь круговоротов углерода и кислорода.
6. Можно ли выделить круговорот какого-либо элемента без учета его связи с общим круговоротом веществ на Земле?

ГЛАВА 49. ВЛИЯНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА НА СТАБИЛЬНОСТЬ БИОСФЕРЫ

В современных условиях человечество получило практически неограниченные возможности воздействовать на природу.

Человек получает из биосферы воздух, пищу, воду, строительные и энергетические ресурсы. В биосферу же человек сбрасывает промышленные и бытовые отходы. На ранних этапах развития человеческого общества такой тип человеческой деятельности не нарушал равновесия биосферы. Однако по мере развития цивилизации человек стал оказывать на природу столь опустошительное воздействие, что она начала отступать. В результате такого вторжения возникли острые проблемы, связанные с истощением природных ресурсов, загрязнением и отравлением окружающей среды промышленными и бытовыми отходами, разрушением естественных экосистем (лесов, лугов, озер и др.).

Нет сомнений, что в настоящее время происходит коренная перестройка биосферы, в первую очередь ее растительного покрова и животного мира. Наблюдаются признаки утраты биосферой способности к восстановлению природного равновесия — признаки, очень опасные по своим далеко идущим последствиям.

Активность человека в преобразовании живой природы постоянно растет. Естественно, что осуществление перестройки природы должно протекать на строго научной основе с учетом принципов и тенденций развития биосферы. Необходимо учитывать все возможные экологические и социальные последствия воздействия на биосферу тех или иных технических проектов.

Тепловой баланс и климатические изменения

В ближайшее время температура Земли повысится, по прогнозам, на 1–2 °С. Причиной такого разогрева является парниковый эффект — явление, уже давно известное ученым (первые исследования относятся к 1890 г.) и достигшее за последние годы угрожающих масштабов.

При наличии равновесия в природе падающие солнечные лучи согревают поверхность Земли, которая продуцирует инфракрасное (тепловое) излучение, рассеивающееся в атмосфере. Но так происходило до тех пор, пока не была нарушена взаимосвязь между поступающим на Землю и выделяющимся с ее поверхности излучением. В настоящее время выделяемое излучение задерживается атмосферными газами, и в результате происходит необратимое повышение средней температуры поверхности Земли. Основная причина — высокая концентрация углекислого газа в атмосфере, которая возросла на 25% по сравнению с доиндустриальным периодом. В 1957 г. концентрация CO_2 составляла в атмосфере 0,31%, а в настоящее время — приблизительно 0,35%.

Что же приводит к такому увеличению количества CO_2 ? Во-первых, топливо. Каждый год сжигаемая человеком масса топлива выделяет в атмосферу около 5 млрд тонн CO_2 , а общее количество образующегося ежегодно CO_2 составляет приблизительно 20 млрд тонн. Во-вторых, исчезновение лесов, так как леса являются поглотителями CO_2 , а кроме того, 30% выделяемого CO_2 есть следствие лесных пожаров.

Кислотные дожди

Это явление связано в основном с использованием различных видов топлива. Обычно дождь обладает слабой кислотностью (около 5,6 pH), так как в нем растворена угольная кислота из воздуха. В результате деятельности металлургических предприятий и других производств в атмосферу выбрасывается огромное количество сернистого газа, который взаимодействует с влажным воздухом, превращаясь в ионизированный сульфат SO_3^{2-} , потом — в сернистую кислоту. Она насыщает водяные пары в дождевых облаках, и на поверхность Земли обрушиваются кислотные дожди.

Другим веществом, вызывающим появление кислотных дождей, является NO — оксид азота (II) как результат деятельности тепловых электростанций и двигателей внутреннего сгорания. Окисляясь кислородом воздуха и связываясь с водой, NO превращается в азотную кислоту HNO_3 .

Современные данные, полученные в последние годы, показывают повышенную кислотность дождей: над Португалией и Ирландией она достигает величины $pH = 4,9$; над районами континентальной Европы — $pH = 4,1$; над некоторыми промышленными районами pH приближается к 3. В 1970-х годах кислотные дожди уничтожили целые леса в Германии. В континентальной Европе от 16% до 30% деревьев поражены кислотными дождями.

Озоновая дыра

Озон (O_3) защищает Землю, фильтруя ультрафиолетовые лучи. Слой озона держится на высоте от 20 до 60 км. Землю окружает приблизительно 5 млрд тонн озона. Разрушителями озона являются газы, содержащие галогены, например хлорфторуглеродороды, используемые как хладагенты и применяемые как распылители в различных аэрозольных баллончиках. Хлористые и фтористые углеводороды, поднимаясь в стратосферу, могут жить от 70 до 100 лет, уничтожая молекулы озона. Проникающий на Землю жесткий ультрафиолет вызывает рак кожи, наносит ущерб всему живому на земле. В 1987 г. 50 стран подписали соглашение, предусматривающее снижение производства хлорфторуглеродородов (фреонов) на 50%.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что можно считать основными отрицательными последствиями загрязнения человеком среды обитания?
2. Что необходимо учитывать при планировании перестройки природы?
3. Назовите причины парникового эффекта.
4. Чем вызывается увеличение содержания CO_2 в атмосфере?
5. Каковы последствия кислотных дождей?
6. Обладают ли кислотностью обычные дожди?
7. Назовите причину повышения кислотности дождей.
8. Каковы последствия кислотных дождей?
9. Какую роль играет озоновый слой в защите Земли?
10. Что является причиной разрушения озонового слоя?
11. К каким последствиям ведет разрушение озонового слоя?

ГЛАВА 50. В. И. ВЕРНАДСКИЙ О ВОЗНИКНОВЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

В. И. Вернадский полагал, что возникновение жизни на Земле следует рассматривать не как одномоментный результат случайно благоприятного сочетания атомов и молекул, а как длительное формирование биосферы — целостного единства живого с окружающими неорганическими условиями. В истории биологии нередко противопоставляли друг другу организм и среду.

Вид не эволюционирует под влиянием внутренних стимулов. Вместе с тем он не является пассивной жертвой окружающей среды, поскольку сам воздействует на ее формирование. Фактически эволюционирует биосфера как целое, где видообразование является лишь моментом развития этого целого.

Поставив проблему происхождения жизни на Земле как проблему формирования новой геологической оболочки планеты — биосферы, В. И. Вернадский исходил из того, что разнообразные биогеохимические функции, выполняемые в биосфере живым веществом на протяжении всего геологического времени, не могли быть уделом какого-либо биологического вида. Для этого требовалось сочетание многих видов. Другими словами, происхождение жизни могло быть лишь множественным.

Дальнейшее развитие жизни обусловлено появлением форм различного уровня сложности. Повышение неравномерности развития живого — таково основное направление эволюции биосферы.

Многообразие форм жизни, тесная зависимость видов организмов друг от друга и от абиологических факторов обусловили превращение биосферы в саморегулирующуюся систему.

Качественно новый этап в развитии биосферы начался в конце третичного — начале четвертичного периода в связи с появлением на Земле человека. Человек — единственное на

Земле живое существо, которое стало сознательно и целенаправленно подчинять себе окружающую природу. Человеческая деятельность стала активно влиять на круговорот веществ в биосфере. В настоящее время в результате научно-технической революции происходит быстрая перестройка природы. Сокращаются площади лесов, естественные сообщества организмов уступают место искусственным, исчезают некоторые виды животных и растений. Глубокое влияние на природу оказывает использование человеком готовых естественных форм и создание объектов, им аналогичных. В природе в земных условиях не встречаются самородные алюминий и магний. Химики синтезируют большое число сложнейших органических соединений, многие из которых не найдены в природе. В ядерных реакторах получены неизвестные ранее на Земле элементы, например технеций.

Путем искусственного отбора человек изменил многие органические формы, создал огромное число новых пород животных и сортов растений. Серьезные возможности для создания новых органических форм открывают методы биологической, в частности генетической инженерии. Пересадка из ядра в ядро генетического материала может привести к созданию необычных гибридов животных и растений.

Природная среда меняется в связи с трудовыми процессами человека. Прекратить воздействие на природу — это значит прекратить человеческую деятельность. Об этом не может быть и речи. Без труда не мыслимо существование человека. Следовательно, выход один — нужно разумное отношение к природе, исключающее противоречия между человеком и средой.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Как В. И. Вернадский представлял возникновение жизни на Земле?
2. Назовите основное направление эволюции биосферы.
3. Когда и в связи с чем начался качественно новый этап в развитии биосферы?
4. Что является причиной быстрой перестройки биосферы? Приведите примеры.
5. Что необходимо сделать для сохранения биосферы?

ГЛАВА 51. НООСФЕРА

Понятие «ноосфера» (сфера разума) было первоначально введено в науку французским философом Э. Ле Руа в 1927 г. Значительное развитие это понятие получило в труде «Феномен человека» французского палеонтолога и теолога П. Тейяра де Шардена. Однако эти ученые дали идеалистическое толкование ноосферы как особого надбиосферного «мыслительного пласта», окутывающего планету. По их мнению, это относительно стихийный процесс кристаллизации некоей внутренней божественной сути частиц материи, проявляющейся при их объединении. Оба французских ученых, говоря о развитии жизни на Земле и о роли человеческого разума в этом процессе, упустили самое главное — сложные и противоречивые отношения биосферы и человеческого общества с его социальными конфликтами и особыми общественными законами развития, сквозь призму которых преломляются отношения человека к природе. Поэтому преобразование биосферы в ноосферу не может быть стихийным процессом, кристаллизацией каких-то изначальных зачатков мирового разума. Превращение биосферы в качественно новое образование — ноосферу — должно определяться сознательной, разумной деятельностью самого человека.

В работе «Научная мысль как планетарное явление», углубляя и продолжая развивать учение о живом веществе в биосфере, В. И. Вернадский рассматривает следующий шаг в эволюции планеты. Считая человеческую деятельность новой геологической силой, Вернадский пишет: «В последнее тысячелетие наблюдается интенсивный рост влияния одного вида живого вещества — цивилизованного человечества — на изменение биосферы. Под влиянием научной мысли и человеческого труда биосфера переходит в новое состояние — ноосферу». В. И. Вернадский подчеркивает: «Биосфера XX столетия превращается в ноосферу, создаваемую прежде всего ростом науки, научного понимания и основанного на ней социального труда человечества».

По Вернадскому, ноосфера есть не нечто внешнее по отношению к биосфере, а новый этап в ее развитии, этап разумного

регулирования отношений человека и природы. Процесс перехода биосферы в ноосферу будет усиливаться по мере объединения человечества для решения общих глобальных проблем развития.

Вопросы и задания для самопроверки

1. Что такое ноосфера, с точки зрения Э. Ле Руа и Т. де Шардена?
2. Что не учли эти ученые, определяя понятие «ноосфера»?
3. Что представляет собой ноосфера, согласно В. И. Вернадскому?
4. Что способствует превращению биосферы в ноосферу?

Часть XI

ПРИМЕРЫ ЗАДАЧ ПО МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ И ГЕНЕТИКЕ

Задачи на определение нуклеотидного состава нуклеиновых кислот и аминокислотного состава белков

При решении задач на определение нуклеотидного состава ДНК, и-РНК и т-РНК, а также аминокислотного состава белков необходимо помнить о принципе комплементарности при репликации ДНК и транскрипции, а также о триплетности кода.

Задача № 1

Смысловая нить ДНК, соответствующая гену вазопрессина (гормона гипофиза, повышающего кровяное давление), содержит следующую последовательность нуклеотидов: АЦААТААААЦТТЦТААЦАГГАГЦАЦЦА. Определите:

- 1) последовательность нуклеотидов во второй нити ДНК;
- 2) последовательность нуклеотидов в и-РНК, соответствующей гену вазопрессина;
- 3) число аминокислот, входящих в состав вазопрессина.

Решение

Известно, что при репликации ДНК вторая цепь строится по принципу комплементарности таким образом, что напротив тимина в одной цепи всегда становится аденин, а напротив гуанина — цитозин (А — Т, Г — Ц).

Следовательно, вторая нить ДНК, соответствующая смысловой нити гена вазопрессина, должна содержать последо-

вательность нуклеотидов ТТТТАТТТТГААГАТТГТЦЦТЦГ-ТГГТ.

При синтезе и-РНК на смысловой нити ДНК (т. е. в процессе транскрипции) также соблюдается принцип комплементарности, однако в молекулах РНК отсутствует тимин, а вместо него аденину соответствует урацил. Поэтому последовательность нуклеотидов в и-РНК, соответствующей гену вазопрессина, следующая: УГУУАУУУУГААГАУУГУЦЦУЦГ-УГГУ.

Поскольку генетический код триплетен, то одной аминокислоте соответствует последовательность из трех нуклеотидов. Так как смысловая нить ДНК содержала всего 27 нуклеотидов, то в состав вазопрессина входит всего 9 аминокислот.

Задача № 2

Аланиновая т-РНК может содержать один из пяти вариантов антикодонов: ЦГА, ЦГГ, ЦГУ, ЦГЦ или УАГ. Определите, какими кодонами в молекуле и-РНК кодируется аминокислота аланин.

Решение

Согласно принципу комплементарности, в молекуле и-РНК могут содержаться следующие кодоны, соответствующие аланину: ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ и АУЦ.

Задачи по генетике

Среди генетических задач, предлагаемых на выпускных школьных и вступительных экзаменах в вузах, наиболее часто встречаются задачи по следующим разделам генетики: моногибридное скрещивание при разных типах взаимодействия аллельных генов; независимое комбинирование генов при дигибридном скрещивании; взаимодействие неаллельных генов; определение пола и наследование сцепленных с полом признаков; нарушение сцепления в результате кроссинговера и определение расстояния между генами по проценту кроссинговера.

Для правильного решения задачи необходимо прежде всего определить тот раздел генетики, к которому она относится. Легче всего определяются по условию задачи сцепленное с полом наследование и кроссинговер, а также независимое наследование генов при дигибридном скрещивании. В последнем случае в задаче рассматриваются два признака (например, форма и цвет).

Сложнее различить задачи на моногибридное скрещивание и взаимодействие неаллельных генов, так как в обоих случаях рассматривается только один признак. При этом следует прежде всего рассчитать расщепление в первом поколении, а при единообразии в нем — расщепление во втором поколении. При моногибридном скрещивании возможны следующие варианты расщепления: $3 : 1$ (полное доминирование); $1 : 2 : 1$ (неполное доминирование); $1 : 1$ (скрещивание гетерозиготы с гомозиготой по рецессиву — анализирующее) или $2 : 1$ (при летальности одной из гомозигот — плейотропное действие гена). При любых других вариантах расщепления — задача на взаимодействие неаллельных генов. Кодоминирование при моногибридном скрещивании рассматривается при решении задач на определение групп крови.

При взаимодействии неаллельных генов варианты расщеплений обычно укладываются в расщепление при дигибридном скрещивании в случае скрещивания двух дигетерозигот, т. е. $9 : 3 : 3 : 1$. При вариантах $9 : 3 : 3 : 1$; $9 : 6 : 1$; $9 : 7$ и $9 : 3 : 4$ имеет место комплементарное взаимодействие генов. В случаях расщепления $12 : 3 : 1$ и $13 : 3$ — доминантный эпистаз. При расщеплении $15 : 1$ полимерия некумулятивная, а при $1 : 4 : 6 : 4 : 1$ — кумулятивная.

Чтобы правильно рассчитать расщепление, рекомендуется суммарное число особей в поколении разделить на 16, а затем разделить число особей каждого фенотипического класса на полученную величину.

Следует отчетливо представлять, что при любом, даже самом невероятном условии задачи важно только учитывать число фенотипических классов и их количественное соотношение.

Моногибридное скрещивание

Задача № 1

При скрещивании растений гороха с зелеными и беловато-желтыми (бежевыми) семенами в первом поколении все семена оказались с зеленой окраской семядолей, а во втором поколении примерно $3/4$ семян имели зеленую, а $1/4$ — бежевую окраску семядолей. Объясните результаты скрещивания и напишите генотипы родительских форм, а также гибридов первого и второго поколений.

Решение

В первом поколении все семена имели зеленую окраску семядолей, следовательно, во-первых, зеленая окраска доминирует над бежевой, а во-вторых, скрещивались две гомозиготы (AA — зеленая окраска; aa — бежевая окраска). Гибриды первого поколения — гетерозиготы (Aa). Во втором поколении произошло расщепление, соответствующее второму закону Менделя, т. е. $3 : 1$. Следовательно, среди гибридов второго поколения $1/4$ была гомозиготна по рецессиву (aa — бежевые), $1/4$ гомозиготна по доминанте (AA — зеленые) и $1/2$ гетерозиготна (Aa — зеленые). В краткой форме решение задачи записывается следующим образом:

P	$AA \times aa$ зел. беж.
F_1	Aa зел.
F_2	$AA : 2Aa : aa$ зел. беж.

Задача № 2

Две черные самки мыши скрещивались с коричневым самцом. Одна самка в несколько пометов дала 20 черных и 17 коричневых потомков, а вторая в общей сложности — 33 черных. Определите генотипы родителей и потомков.

Решение

Поскольку в потомстве второй самки наблюдалось единообразие (33 черных потомка), то, следовательно, черный цвет

доминирует, самка была гомозиготна по доминанте, а коричневый самец — гомозиготен по рецессиву.

$$\begin{array}{lcl}
 P & \sigma^{\text{aa}} \times \text{♀}^{\text{AA}} & \\
 & \text{коричн.} \quad \text{черн.} & \\
 F_1 & Aa & \\
 & \text{черн.} &
 \end{array}$$

В потомстве первой самки из 37 особей оказалось 17 коричневых, следовательно, она была гетерозиготной. Расщепление по фенотипу (20 черных и 17 коричневых) приблизительно соответствует расщеплению при анализирующем скрещивании (1 : 1).

$$\begin{array}{lcl}
 P & \sigma^{\text{aa}} \times \text{♀}^{\text{Aa}} & \\
 & \text{коричн.} \quad \text{черн.} & \\
 F_1 & aa : Aa & \\
 & \text{коричн.} \quad \text{черн.} &
 \end{array}$$

Задача № 3

У Володи и его родного брата Коли глаза серые, а у их сестры Наташи — голубые. Мама у этих детей голубоглазая, ее же родители имели серые глаза. Как наследуется голубая и серая окраска глаз? Какой цвет глаз у папы Володи, Коли и Наташи? Каковы генотипы всех членов семьи? Дайте аргументированный ответ.

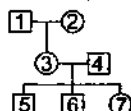
Решение

Родители матери имели серые глаза, а у нее глаза голубые. Следовательно, родители должны были быть гетерозиготными (потомство отличается от родителей). Поскольку они были сероглазыми, то, следовательно, серый цвет глаз доминантен. Чтобы у матери мог проявиться голубой цвет глаз, она должна быть гомозиготна по рецессиву (по данному признаку). Поскольку у детей цвет глаз разный (у братьев — серый, у Наташи — голубой), то у их отца цвет глаз должен быть серым, а сам он гетерозиготен по данному признаку.

Решение этой задачи удобно записать в виде родословной. При составлении родословных человека употребляются следующие символы:



Запись решения выглядит так:



1, 2 — родители матери, Aa
 3 — мать, aa
 4 — отец, Aa
 5, 6 — братья, Aa
 7 — сестра Наташа, aa

Задача № 4

Редкий аллель a вызывает у человека наследственную анофтальмию (отсутствие глазных яблок). Аллель A обуславливает нормальное развитие глаза. У гетерозигот глазные яблоки уменьшены. Супруги гетерозиготны по гену A . Определите расщепление в первом поколении по генотипу и фенотипу. Мужчина, гетерозиготный по гену A (с уменьшенными глазными яблоками), женился на женщине с нормальным развитием глаз. Какое расщепление по фенотипу окажется у его детей?

Решение

- Поскольку оба супруга гетерозиготны по гену A , то их генотипы одинаковы — $\overline{Aa}$ (черточка означает неполное доминирование). Расщепление по генотипу в первом поколении составит $AA : 2\overline{Aa} : aa$ (согласно второму закону Менделя). Поскольку доминирование неполное, то расщепление по фенотипу составит 1 (ребенок с нормальными глазами) : 2 (дети с уменьшенными глазными яблоками) : 1 (ребенок с анофтальмией). Т. е. при неполном доминировании расщепление по фенотипу совпадает (в количественном отношении) с расщеплением по генотипу.

$$P \quad \begin{array}{c} \sigma \overline{Aa} \\ \text{ум.} \end{array} \times \begin{array}{c} \text{♀ } \overline{Aa} \\ \text{ум.} \end{array}$$

$$F_1 \quad \begin{array}{ccc} AA & : & 2\overline{Aa} & : & aa \\ \text{норм.} & & \text{ум.} & & \text{анофт.} \end{array}$$

2. Поскольку у женщины нормальное развитие глаз, то она гомозиготна по доминантному гену A .

$$\begin{array}{lcl}
 P & \sigma \overline{Aa} & \times \quad \text{♀ } AA \\
 & \text{ум.} & \text{норм.} \\
 F_1 & AA & : \quad Aa \\
 & \text{норм.} & \text{ум.}
 \end{array}$$

Расщепление по фенотипу у детей мужчины с уменьшенными глазными яблоками и женщины с нормальными глазами составит 1 : 1, т. е. половина детей будут нести признак матери (нормальные глазные яблоки), а половина — отца (уменьшенные глазные яблоки).

Задача № 5

В родильном доме перепутали двух мальчиков (назовем их условно Икс и Игрек). Родители одного из них имеют I и IV группу крови, а родители второго — I и III. Лабораторный анализ показал, что у Игрека — I, а у Икса — II группа крови. Определите, кто чей сын.

Решение

Для правильного решения этой задачи надо вспомнить, что группа крови определяется не двумя, а тремя аллельными генами (имеет место множественный аллелизм). Гены встречаются попарно, но при этом гены I^A и I^B подавляют проявление гена i^0 , но не подавляют друг друга (имеет место кодоминирование). Таким образом, могут существовать четыре группы крови: I — i^0i^0 (ее иногда называют нулевой); II — I^AI^A или I^Ai^0 (группа A); III — I^BI^B или I^Bi^0 (группа B) и IV — I^AI^B (группа AB).

У родителей, имевших I и IV группы крови, в потомстве могут получиться лишь II и III группы:

$$\begin{array}{lcl}
 P & \sigma \begin{smallmatrix} i^0i^0 \\ (I) \end{smallmatrix} & \times \quad \text{♀ } \begin{smallmatrix} I^AI^B \\ (IV) \end{smallmatrix} \\
 F_1 & \begin{smallmatrix} I^Ai^0 \\ (II) \end{smallmatrix} & : \quad \begin{smallmatrix} I^Bi^0 \\ (III) \end{smallmatrix}
 \end{array}$$

У родителей, имевших I и III группы крови, возможны два варианта расщепления, в зависимости от того, был ли родитель с III группой гомо- или гетерозиготен:

$$\begin{array}{ll}
 \text{а) } P & \text{♀ } i^0 i^0 \times \text{♂ } I^B I^B \\
 & (I) \quad \quad (III) \\
 F_1 & I^B i^0 \\
 & (III)
 \end{array}
 \qquad
 \begin{array}{ll}
 \text{б) } P & \text{♀ } i^0 i^0 \times \text{♂ } I^B i^0 \\
 & (I) \quad \quad (III) \\
 F_1 & I^B i^0 : i^0 i^0 \\
 & (III) \quad \quad (I)
 \end{array}$$

Таким образом, I группа крови у Игрека могла получиться только в том случае, если родители имели I и III группы крови, причем один из родителей был гетерозиготен. II же группа крови у Икса могла получиться, если родители имели I и IV группы крови.

Задача № 6

При скрещивании хохлатых уток с нормальными было получено 135 утят, из них 62 хохлатых и 73 нормальных. От скрещивания хохлатых уток между собой также появились хохлатые и нормальные утята (92 и 44 соответственно), причем часть эмбрионов погибла перед вылуплением. Какого потомства следует ожидать при скрещивании нормальных уток между собой?

Решение

Количество полученных при скрещиваниях утят недостаточно велико, чтобы точно соблюдать количественные соотношения расщеплений. Все же расщепление при первом скрещивании приблизительно соответствует 1 : 1 (62 : 73). Это характерно для анализирующего скрещивания, когда гетерозигота скрещивается с гомозиготой по рецессиву (или в случае неполного доминирования, когда гетерозигота скрещивается с гомозиготой по доминанте). Следовательно, какие-то из уток были гетерозиготны. Поскольку при скрещивании хохлатых уток между собой в потомстве получилось расщепление, то именно хохлатые утки были гетерозиготны. Однако расщепление при скрещивании между собой отличалось от нормального менделевского (92 : 44 соответствует приблизительно 2 : 1). Следовательно, часть эмбрионов (гомозигот) погибла, что и подтверждено опытом. Можно предположить, что нормальные утки были гомозиготны по рецессиву, и, следовательно, при их скрещивании между собой можно ожидать единообразия в потомстве — все утята должны быть нормальными. Гомозиготные же по доминанте гибнут.

В данном случае имеет место плейотропное действие гена, при котором один и тот же ген может воздействовать на различные признаки организма. Такие примеры широко известны. У высших растений гены, обуславливающие красную окраску цветков, одновременно контролируют красную окраску стебля. У человека известен доминантный ген, определяющий признак «паучьи пальцы» (арахнодактилия). Одновременно он определяет аномалии хрусталика глаза и порок сердца. Признак платиновой окраски у лисиц контролируется доминантным геном, который существует только в гетерозиготном состоянии, поскольку обладает летальным действием в гомозиготном состоянии (не выживают гомозиготы по доминантному аллелю AA). По этой же схеме наследуется наличие (aa) и отсутствие (Aa) чешуи у зеркального карпа, серая (Aa) и черная (aa) окраска у каракулевых овец и т. п.

Дигибридное скрещивание

Задача № 7

При скрещивании рыжих тараканов (прусаков), имеющих узкое тело коричневого цвета (дикий фенотип), с особями оранжевой окраски, но с нормальной шириной тела, в первом поколении было получено 5330 особей дикого фенотипа. Во втором поколении наблюдалось следующее расщепление: 3242 особи дикого типа, 1085 особей с узким оранжевым телом, 1137 особей с широким коричневым телом и 360 особей с широким оранжевым телом.

Как наследуется форма и окраска тела у таракана-прусака? Напишите генотипы родителей и потомков.

Решение

В данном случае рассматриваются два признака — цвет и ширина тела, следовательно, это задача на дигибридное скрещивание.

В первом поколении все особи имели дикий фенотип. Это говорит о том, что, во-первых, скрещивались гомозиготы, а во-вторых, доминируют признаки дикого типа. Можно обозначить ген, определяющий узкое тело, как A , а широкое — a ; ген, определяющий коричневый цвет, — B , а оранжевый — b .

В таком случае рыжие тараканы-прусаки (родители) должны иметь генотип $AABB$, т. е. быть гомозиготными по обоим доминантным признакам. Особи же с оранжевой окраской и нормальной шириной тела были дигомозиготны по рецессиву, т. е. имели генотип $aavv$.

P	$\sigma^{\text{♂}}AABB \times \text{♀}aavv$ узкое широкое коричн. оранжев.
F_1	$AaBv$ все дикого типа

Для получения второго поколения скрещивали две дигетерозиготы из первого поколения.

P	$\sigma^{\text{♂}}AaBv \times \text{♀}AaBv$ узкое узкое коричн. коричн.
F_1	$9A-B- : 3A-vv : 3aaB- : 1aavv$ узкое узкое широкое широкое коричн. оранжев. коричн. оранжев.

Проверим соответствие теоретического расщепления практическому. Всего во втором поколении было получено 5824 особи. Разделив это число на 16, получим 364. Это приблизительно соответствует 360 особям с широким оранжевым телом ($aavv$). Особей дикого типа с узким коричневым телом было получено 3242. Разделив это число на 364 (т. е. на $1/16$), получим приблизительно 9 ($A-B-$). Особей с узким оранжевым телом (генотип $A- vv$) должно было быть $3/16$ от общего количества. Разделив их число (1085) на 364, получаем приблизительно 3. И наконец, особей с широким коричневым телом ($aaB-$) было всего 1137, т. е. также приблизительно $3/16$.

Таким образом, можно сделать вывод, что тараканы-прусаки имеют генотип $A-B-$; тараканы с широким оранжевым телом дигомозиготны по рецессиву ($aavv$); тараканы с узким оранжевым телом имеют генотип $A- vv$, а с широким коричневым — $aaB-$.

Задача № 8

У кур черная окраска оперения определяется геном E , бурая — e , наличие хохлы — C , отсутствие его — c . Бурый

хохлатый петух скрещен с черной курицей без хохла. В их потомстве половина цыплят черных хохлатых и половина бурых хохлатых. Каковы генотипы родителей — петуха и курицы?

Решение

В задаче рассматриваются два признака — цвет оперения и наличие или отсутствие хохла. Для удобства решения рекомендуется разобрать наследование каждого признака по отдельности.

Рассмотрим сначала окраску оперения. Бурый петух должен был иметь генотип ee (т. е. быть гомозиготным по рецессиву), в противном случае бурая окраска не могла бы проявиться. Черная курица могла быть гомозиготной по доминанте, т. е. иметь генотип EE . Но тогда, согласно первому закону Менделя, в первом поколении должно наблюдаться единообразие по данному признаку. Согласно же условию задачи, в потомстве половина цыплят — бурые. Следовательно, курица была гетерозиготна по гену окраски, т. е. имела генотип Ee .

Курица без хохла должна была иметь генотип ss , т. е. быть гомозиготной по рецессиву. Петух хохлатый, а поскольку в потомстве все цыплята оказались хохлатыми, то, следовательно, по этому признаку петух гомозиготен по доминанте и имеет генотип SS .

Таким образом, генотип курицы должен быть $Eess$, а генотип петуха — $eeSS$.

Задача № 9

Если отец глухонемой (рецессивный признак) с белым локоном надо лбом (доминантный признак), мать здорова и не имеет белой пряди, а ребенок родится глухонемой и с белым локоном надо лбом, то можно ли сказать, что он унаследовал признаки от отца?

Решение

Поскольку глухонмота — признак рецессивный, то отец гомозиготен по рецессиву (aa). Если бы мать была гомозиготна по доминанте по этому признаку, то генотип ребенка должен был бы быть Aa , т. е. фенотипически он был бы здоров. Поскольку ребенок глухонемой, то, следовательно, мать —

носителница признака глухонемоты и имеет генотип Aa . Значит, говорить о том, что ребенок унаследовал глухонемоту от отца, нельзя.

Что касается белого локона надо лбом, то мать его не имела и, следовательно, по этому признаку была гомозиготна по рецессиву (aa). Носителем доминантного аллеля B мог быть только отец. Следовательно, белую прядь надо лбом ребенок унаследовал от отца.

Задача № 10

Мать имеет свободную мочку уха (доминантный признак) и гладкий подбородок, а отец — несвободную мочку уха и треугольную ямку на подбородке (доминантный признак). Сын имеет свободную мочку уха и треугольную ямку на подбородке, а дочь имеет те же признаки, что и у матери. Напишите возможные генотипы родителей и детей.

Решение

Поскольку мать имеет свободную мочку уха, т. е. признак доминантный, то по этому признаку она должна быть или гомозиготной, или гетерозиготной. Ее генотип можно условно записать как $A?$. Отец же по этому признаку гомозиготен, но по рецессиву (иначе рецессивный признак проявиться не может), следовательно, его генотип aa .

Поскольку мать имеет гладкий подбородок, то ее генотип по этому признаку можно записать как aa . Отец же несет доминантный аллель этого гена и имеет генотип $B?$.

Сын имеет свободную мочку уха, т. е. доминантный признак, унаследованный от матери. Дочка является носителем того же признака. Поскольку потомство очень мало (всего два ребенка), сказать с уверенностью, была ли мать гомозиготна по доминанте или гетерозиготна, нельзя. Но и сын, и дочь должны быть гетерозиготны по этому признаку, так как отец был гомозиготен по рецессиву.

Треугольную ямку на подбородке сын унаследовал от отца, но поскольку у сестры такой ямки нет, то она гомозиготна по рецессиву, а следовательно, отец по этому признаку должен быть гетерозиготен.

Отсюда генотип матери можно записать как $A?aa$, генотип отца — $aaBb$, генотип сына $AaBb$, а генотип дочери — $Aaav$.

Взаимодействие неаллельных генов

Задача № 11

В первом поколении от скрещивания зеленого и белого волнистых попугайчиков все потомство оказалось зеленым. Во втором поколении выделяются следующие фенотипические классы в отношении: 29 зеленых : 8 желтых : 9 голубых : 2 белых. Каковы генотипы родителей и потомков? Какие еще два фенотипических класса попугайчиков можно скрестить, чтобы получить такое же расщепление в F_2 ?

Решение

В задаче рассматривается всего один признак — окраска оперения. В первом поколении получено единообразие. Все это говорит в пользу того, что это задача на моногибридное скрещивание. Однако во втором поколении получено расщепление, приблизительно соответствующее 9 : 3 : 3 : 1. Это означает, что в определении окраски оперения участвуют два гена, взаимодействующие между собой. Единообразие гибридов первого поколения указывает на то, что скрещивались две дигомозиготы — одна по доминанте, а другая по рецессиву. Поскольку в первом поколении все потомство оказалось зеленым, то, следовательно, именно зеленому цвету оперения соответствует генотип $AABB$. Белому же соответствует генотип $aavv$. В таком случае в первом поколении оказались дигетерозиготы $AaBv$.

Во втором поколении при скрещивании двух дигетерозигот получено четыре фенотипических класса: $9A-B-$ (зеленые) : $3aaB-$ (предположительно желтые) : $3A-av$ (предположительно голубые) : $1aavv$ (белые).

Следовательно, если оба гена — A и B — находятся в доминанте, то они определяют окраску зеленую, оба гена в рецессиве определяют белую окраску, ген v в гомозиготе по рецессиву — голубую, а ген a в гомозиготе по рецессиву — желтую окраску.

Для того чтобы во втором поколении получить такое же расщепление, надо скрестить две дигетерозиготы из первого поколения. Чтобы их получить, можно скрестить желтого

и голубого попугайчиков с генотипами *aaBB* (желтый) и *AAaa* (голубой). В F_1 -- *AaBb* (зеленые).

Задача № 12

При скрещивании собак черной и белой масти было получено примерно половина белых, $\frac{3}{8}$ — черных и $\frac{1}{8}$ — коричневых щенков. Как это можно объяснить? Каковы генотипы родителей и потомков?

Решение

В условии рассматривается всего один признак — масть. В первом поколении получено три фенотипических класса, что могло бы произойти в случае неполного доминирования при моногибридном скрещивании. Однако расщепление по фенотипу отличается от получаемого в таких случаях соотношения $1 : 2 : 1$. Следовательно, имеет место взаимодействие неаллельных генов. Но при скрещивании двух дигетерозигот никогда не получается расщепление $4 : 3 : 1$. Можно предположить, что одна особь была дигетерозиготна, а вторая гетерозиготна по одному гену и гомозиготна по рецессиву по другому. Поскольку в потомстве больше всего оказалось белых особей, то, видимо, именно они были дигетерозиготны. Тогда получается, что ген *A*, находясь в доминанте, подавляет проявление гена *B* и обуславливает белый цвет шерсти. Когда ген *a* гомозиготен по рецессиву, а ген *B* в доминанте, то цвет шерсти черный. Если же оба гена гомозиготны по рецессиву, то получается потомство коричневой масти.

Для того чтобы проверить это предположение, запишем предполагаемые генотипы родительских особей и составим решетку Пеннета.

P

$\sigma AaBa$ белый цв.	×	$\varphi aaBv$ черный цв.
----------------------------	---	------------------------------

Гаметы	AB, Ab, aB, ab	aB, ab
--------	------------------	----------

Гаметы	<i>AB</i>	<i>Aa</i>	<i>aB</i>	<i>aa</i>
<i>aB</i>	<i>AaBB</i>	<i>AsBs</i>	<i>aaBB</i>	<i>aaBs</i>
<i>as</i>	<i>AsBs</i>	<i>Aass</i>	<i>aaBs</i>	<i>aass</i>

Всего получается восемь вариантов сочетаний. Из них в четырех ($1/2$) ген *A* находится в доминанте и обуславливает белый цвет. В трех случаях ($3/8$) при гомозиготном по рецессиву гене *a* ген *B* находится в доминанте и обуславливает черный цвет шерсти. И только в одном случае ($1/8$), при дигомозиготном по рецессиву генотипе, в потомстве появляются коричневые щенки.

В данном случае имеется типичный пример доминантного эпистаза, когда ген *A* в доминанте подавляет проявление гена *B*, т. е. является ингибитором, или супрессором, этого гена.

Задача № 13

В прерии долгое время жили два табуна мустангов. Одни лошади были песочного цвета, а другие — серые с темным хвостом и гривой. Паслись они далеко друг от друга, никогда не встречались, скрещивались только в пределах своих табунов, и другой масти в табунах никогда не встречалось. Но однажды, после большого пожара, оба табуна встретились и переменялись. От смешанных браков стали рождаться жеребята, причем все песочного цвета. Когда жеребята подросли и стали скрещиваться между собой, в их потомстве единообразия не было. Из 178 жеребят 134 были песочного цвета, 11 серых с темным хвостом и гривой, а 33 были золотистыми с черной полосой вдоль хребта. Определите генотипы мустангов-родителей и их потомков.

Решение

В данном случае рассматривается один признак — окраска. При скрещивании в пределах табунов расщепления никогда не наблюдалось, следовательно, родители были гомозиготны. Во втором поколении произошло расщепление, приблизительно соответствующее соотношению $12:3:1$, что говорит о взаимодействии неаллельных генов по типу доминантного эпистаза (при наличии в доминанте гена-ингибитора проявляется один вариант признака; если ген-ингибитор в рецессиве, а второй ген в доминанте — другой вариант; если же оба гена в рецессиве — третий). Так как в первом поколении проявилась только песочная окраска, то ей соответствует доминантный ген-ингибитор.

P σ^{AACC} × ♀^{aacc}
песочн. серый

F_1 AaCc
песочн.

F_2 134 (12) песочных ($9A-C- + 3A-cc$) : 33 (3) золотистых ($aaC-$) : 11 (1) серых ($aacc$).

Задача № 14

При скрещивании двух белозерных растений кукурузы в первом поколении все растения также были белозерными, а во втором получено 138 белых семян и 39 пурпурных. К какому типу наследования относится этот случай? Определите генотипы всех форм.

Решение

Признак один — цвет. Единообразие в F_1 говорит о том, что скрещивались две гомозиготы. Расщепление же во втором поколении указывает на то, что имеет место взаимодействие неаллельных генов. Соотношение фенотипических классов соответствует соотношению приблизительно 13 : 3 (138/39). Следовательно, гены взаимодействуют по типу доминантного эпистаза.

P σ^{AABB} × ♀^{aavv}
белые белые

F_1 AaBv
белые

F_2 $9A-B- + 3A-vv$: $1aavv$: $3aaB-$
белые белые пурпурные

В этом случае ген А подавляет проявление гена В, но сам фенотипического проявления не имеет.

Задача № 15

В глухом лесу жили когда-то круглоухие чебурашки. Однажды во время охоты они нашли чебурашку из другого племени, который заблудился и сломал ногу. Охотники принесли его к себе в селение, вылечили и хотели отправить домой. Но он полюбил одну очаровательную чебурашечку и решил остаться с ней. Вскоре у них родились дети. Как же были потрясены родители и все жители селе-

ния, когда оказалось, что у всех детей уши были квадратные! Колдуны решили, что духи леса карают племя, но не убили маленьких чебурашек, а только отселили их, запретив браки между ними и круглоухими чебурашками.

Вскоре у чебурашек с квадратными ушами появилось потомство, но среди детишек оказалось 36 чебурашек с квадратными ушами, 25 — с круглыми, а 4 — с треугольными. Чебурашки не знали законов генетики. Можете ли вы объяснить, что произошло, определив генотипы родителей и потомков?

Решение

В задаче рассматривается один признак, но он встречается в трех вариантах (уши квадратные, круглые, треугольные). Задача могла бы быть на неполное доминирование, но полученное во втором поколении расщепление отличается от $1:2:1$ и составляет приблизительно $9:6:1$, следовательно, это задача на взаимодействие генов.

Расщепление $9:6:1$ характерно для скрещивания двух дигетерозигот, следовательно, чебурашки с квадратными ушами из F_1 были дигетерозиготны ($AaCc$). Поскольку в F_1 наблюдалось единообразие, то, следовательно, родители были гомозиготны, но по-разному. Можно предположить, что если любой из генов находится в гомозиготном по рецессиву состоянии, то проявляется один вариант признака (круглые уши), если оба гена одновременно находятся в доминантном состоянии, то проявляется другой вариант (квадратные уши), если же оба гена гомозиготны по рецессиву, то проявляется третий вариант (треугольные уши). В этом случае имеет место комплементарное взаимодействие генов.

$$P \quad \quad \quad \sigma^{\text{AAcc}} \times \text{♀} \text{aacc} \\ \quad \quad \quad \text{круглые} \quad \quad \quad \text{круглые}$$

$$F_1 \quad \quad \quad \text{AaCc} \\ \quad \quad \quad \text{квадратные}$$

$$F_2 \quad 36 (9) \text{ с квадратными } (A-B-) : 25 (6) \text{ с круглыми } (3A-cc + 3aaC-) : 4 (1) \text{ с треугольными ушами } (aacc).$$

Задача № 16

Жил в пустыне красивый белый верблюд. Давно пришла ему пора обзавестись семьей, но он мечтал взять в жены только белую же верблюдицу, чтобы у них были белоснежные дети. И вот однажды встретил он красавицу с шерстью белой, как снег на вершинах гор. Они поженились и вскоре верблюд стал отцом, но каково же было его разочарование, когда среди родившихся верблюжат оказались обычные желтые! Верблюдица поклялась, что не изменяла мужу, и верблюд ей поверил. Но сколько бы у них ни рождались дети, всегда среди белых верблюжат появлялись и желтые. В общей сложности родилось у них 48 потомков, среди которых было 27 белых и 21 желтый. Прав ли был верблюд, поверив жене? Как могла бы верблюдица объяснить ситуацию, если бы знала генетику?

Решение

В задаче рассматривается один признак — цвет шерсти. Следовательно, задача может быть на моногибридное скрещивание либо на взаимодействие неаллельных генов. Число особей в потомстве недостаточно, чтобы можно было сделать точный вывод. Расщепление похоже на соотношение 1 : 1, т. е. на анализирующее скрещивание. Но в этом случае родители должны были бы отличаться по цвету шерсти. Поскольку оба они белые, то, следовательно, здесь имеет место взаимодействие неаллельных генов. Соотношение особей в потомстве составляет 9 : 7, т. е. имеет место комплементарное взаимодействие, при котором наличие обоих генов в доминанте дает один вариант признака, а гомозиготность по рецессиву любого из генов — другой вариант.

$$\begin{array}{lcl}
 P & \sigma^{\text{CcEe}} \times \text{♀}^{\text{CcEe}} & \\
 & \text{белый} & \text{белая} \\
 F_1 & 27 \text{ (9) белых (C—E—)} : 21 \text{ (7) желтых (3C—ee + 3ccE— + 1ccee).} &
 \end{array}$$

Задача № 17

Сороконог шоколадного цвета взял в жены шоколадную же сороконожку. В положенный срок родились у них сороконожки, однако среди них были дети не только похо-

жие на папу и маму, но и малыши красивого золотистого цвета и темно-коричневые. Рождались у них еще дети, но каждый раз повторялось одно и то же. В общей сложности родились у них 330 сороконожек, из которых 190 были шоколадными, 60 — красивыми золотистыми, а 80 — темно-коричневыми. Определите генотипы сороконога, сороконожки и сороконожек-детюшек.

Решение

Рассматривается один признак — цвет, но расщепление в потомстве не соответствует ни одному из возможных вариантов при моногибридном скрещивании (3 : 1; 1 : 2 : 1; 1 : 1 или 2 : 1). Следовательно, имеет место взаимодействие неаллельных генов. Соотношение при расщеплении в потомстве составляет приблизительно 9 : 3 : 4. Это соответствует комплементарному взаимодействию при скрещивании двух дигетерозигот. При этом дигетерозиготные особи несут один вариант признака, один из генов в доминанте — другой вариант (например, $A - cc$), этот же ген в рецессиве — третий:

$$P \quad \begin{array}{cc} \sigma AaCc & \times & \text{♀ } AaCc \\ \text{шоколадный} & & \text{шоколадная} \end{array}$$

$$F_1 \quad 190 \text{ (9) шоколадных (A—C—)} : 60 \text{ (3) золотистых (A—cc)} : 80 \text{ (4) коричневых (3aaC— + 1aacc)}.$$

Задача № 18

При скрещивании двух растений пастушьей сумки, имевших треугольную форму плода, из 177 растений первого поколения у двенадцати плоды оказались овальной формы. Как можно объяснить такое необычное расщепление? Напишите генотипы родительских растений и их потомков. С каким растением надо скрестить родительские формы, чтобы подтвердить ваше предположение? Какие потомки и в каком соотношении ожидаются в результате этих скрещиваний?

Решение

Соотношение при расщеплении в первом поколении составляет приблизительно 15 : 1, что говорит в пользу некумулятивной полимерии. Родительские формы в этом случае

должны быть дигетерозиготны, а растения с плодами овальной формы из F_1 — дигомозиготны по рецессиву. Если провести скрещивание таких особей с любой из родительских, то должно получиться расщепление по фенотипу 3 : 1, т. е. на каждые три особи с плодом треугольной формы должна появиться одна особь с овальной формой плода:

$$\begin{array}{l}
 P \qquad \qquad \qquad \text{♀ } A_1a_1A_2a_2 \times \text{♂ } A_1a_1A_2a_2 \\
 \qquad \qquad \qquad \text{треуг.} \qquad \qquad \text{треуг.} \\
 F_1 \quad 165 \text{ (15) с треугольными плодами (9}A_1\text{—}A_2\text{—} + 3A_1\text{—} \\
 \qquad \qquad \qquad a_2a_2 + 3a_1A_1A_2\text{—}) : 12 \text{ (1) с овальными плодами} \\
 \qquad \qquad \qquad (a_1a_1a_2a_2); \\
 F_2 \quad (1A_1a_1A_2a_2 + 1a_1A_1A_2a_2 + 1A_1a_1a_2a_2) \text{ — с треугольными} \\
 \qquad \qquad \qquad \text{плодами;} \\
 \qquad \qquad \qquad 1a_1a_1a_2a_2 \text{ — с овальными плодами.}
 \end{array}$$

Задача № 19

От брака негров и белых рождаются мулаты. Анализ потомства большого числа браков между мулатами дал расщепление 1 : 4 : 6 : 4 : 1. Фенотипически это были черные и белые потомки, мулаты, а также темные и светлые мулаты. Определите количество генов, обуславливающих окраску кожи, характер их взаимодействия и генотипы родителей и потомков. Как по-вашему, может ли от брака белой женщины с мулатом или с африканским негром родиться совершенно черный ребенок — негр? Почему?

Решение

Расщепление, получаемое в потомстве от брака между мулатами (1 часть — негры, 4 части — темные мулаты, 6 частей — мулаты, 4 части — светлые мулаты и 1 часть — белые) соответствует случаю расщепления при дигибридном наследовании. Следовательно, в определении цвета кожи у человека участвуют два неаллельных гена, имеющих одинаковое фенотипическое проявление и взаимодействующих по типу кумулятивной полимерии. При этом степень пигментации будет зависеть от числа доминантных аллелей. Обозначим гены как A_1 и A_2 . Тогда генотип негра — $A_1A_1A_2A_2$, белого — $a_1a_1a_2a_2$, мулата — $A_1a_1A_2a_2$. Расщепление по генотипам в случае брака между мулатами будет выглядеть так:

Гаметы	A_1A_2	A_1a_2	a_1A_2	a_1a_2
A_1A_2	$A_1A_1A_2A_2$ негр	$A_1A_1A_2a_2$ темный мулат	$A_1a_1A_2A_2$ темный мулат	$A_1a_1A_2a_2$ мулат
A_1a_2	$A_1A_1A_2a_2$ темный мулат	$A_1A_1a_2a_2$ мулат	$A_1a_1A_2a_2$ мулат	$A_1a_1a_2a_2$ светлый мулат
a_1A_2	$A_1a_1A_2A_2$ темный мулат	$A_1a_1A_2a_2$ мулат	$a_1a_1A_2A_2$ мулат	$a_1a_1A_2a_2$ светлый мулат
a_1a_2	$A_1a_1A_2a_2$ мулат	$A_1a_1a_2a_2$ светлый мулат	$a_1a_1A_2a_2$ светлый мулат	$a_1a_1a_2a_2$ белый

На вопрос о том, может ли от брака белой женщины и негра родиться совершенно черный ребенок, можно ответить «нет», так как происходит скрещивание: $A_1A_1A_2A_2 \times a_1a_1a_2a_2$. В этом случае ребенок всегда будет с промежуточным цветом кожи — мулат. От брака белой женщины с мулатом (возможные генотипы: $A_1a_1A_2a_2$; $A_1A_1a_2a_2$; $a_1a_1A_2A_2$) тем более возможно рождение мулатов, светлых мулатов и белых, но не негров.

Задача № 20

Растение тыквы с белыми удлиненными плодами скрестили с растением, у которого были зеленые дисковидные плоды. В первом поколении от этого скрещивания получили растения с белыми дисковидными плодами, а во втором получили расщепление: 548 растений с белыми дисковидными плодами, 355 с белыми шаровидными, 61 — с белыми удлиненными, 129 — с желтыми дисковидными, 95 — с желтыми шаровидными, 14 — с желтыми удлиненными, 49 — с зелеными дисковидными, 28 — с зелеными шаровидными, 5 — с зелеными удлиненными плодами.

Как наследуется окраска и форма плодов у фигурных тыкв? Определите генотипы родителей.

Решение

Рассматриваются два признака — окраска и форма плода, но наследуются они по-разному. Во втором поколении на 964 белых плода приходится 238 желтых и 82 зеленых, но на

726 дисковидных — 478 шаровидных и 80 удлинённых. Суммируя все плоды, полученные во втором поколении (1284), и разделив это число на 16, получаем для окраски плодов соотношение: 12 белых : 3 желтых : 1 зелёный, что характерно для доминантного эпистаза при скрещивании двух дигетерозигот. Для формы плода получаем соотношение: 9 дисковидных : 6 шаровидных : 1 удлинённый, что указывает на взаимодействие неаллельных генов по типу комплементарности также при скрещивании двух дигетерозигот. В таком случае можно утверждать, что в первом поколении все особи были дигетерозиготны по обоим признакам. Поскольку в первом поколении наблюдалось единообразие, то родительские растения должны были быть дигомозиготны по признакам формы и цвета. Так как в первом поколении все плоды были белые дисковидные, то именно эти признаки должны быть доминантными.

В таком случае генотипы родительских форм должны были быть: для растения с белыми удлинёнными плодами — *AABVccEE*, а для растения с зелёными дисковидными плодами — *aaavCCEE*, если гены *A* и *B* отвечают за цвет, а гены *C* и *E* — за форму плода.

Определение пола и сцепленное с полом наследование

Задача № 21

У курицы вследствие заболевания яичник дегенерировал, а из правой гонады развился семенник. В результате эта особь стала функционировать как самец. Какое соотношение по полу следует ожидать от скрещивания такой особи с нормальной курицей?

Решение

Известно, что у всех птиц гетерогаметным является женский пол. Следовательно, исходно генотип курицы был ХУ. При переопределении пола в результате заболевания генотип особи не изменился. Хотя она и функционировала как петух, у нее образовывались в равном соотношении два типа спер-

матозондов: с X -хромосомой и Y -хромосомой. Скрещивание данной особи с нормальной самкой можно записать следующим образом:

$$\begin{array}{rcll}
 P & & \text{♀}XY & \times & XY & \text{переопределенный самец} \\
 & & \swarrow \searrow & & \swarrow \searrow & \\
 \text{Гаметы} & & X & Y & X & Y \\
 F_1 & & 1XX : 2XY : 1YY & & & \\
 & & \sigma & \text{♀} & \text{гибнут} &
 \end{array}$$

Значит, в потомстве от скрещивания переопределенной особи с нормальной курицей ожидается следующее соотношение по полу: 2 части курочек : 1 часть петушков.

Задача № 22

У кошек черная окраска шерсти контролируется доминантным геном A , локализованным в X -хромосоме. Аналогичного локуса в Y -хромосоме нет. Кошки с генотипом $X^A X^a$ имеют черепаховую окраску из чередующихся черных и рыжих пятен. При генотипе $X^a X^a$ окраска рыжая. Какое потомство следует ожидать от скрещивания черной кошки с рыжим котом, рыжей кошки с черным котом, черепаховой с рыжим и черным котами? Почему так редки черепаховые коты? Напишите возможный генотип черепахового кота.

Решение

- P $\text{♀}X^A X^A$ (черн.) $\times$ $\text{♂}X^a Y$ (рыж.)
 F_1 $X^A X^a$ (все кошки черепаховые) : $X^A Y$ (все коты черные).
- P $\text{♀}X^a X^a$ (рыж.) $\times$ $\text{♂}X^A Y$ (черн.)
 F_1 $X^A X^a$ (все кошки черепаховые) : $X^a Y$ (все коты рыжие).
- P $\text{♀}X^A X^a$ (череп.) $\times$ $\text{♂}X^a Y$ (рыж.)
 F_1 $X^a X^a$ (рыжая кошка) : $X^A X^a$ (черепаховая кошка) : $X^A Y$ (черный кот) : $X^a Y$ (рыжий кот).
- P $\text{♀}X^A X^a$ (череп.) $\times$ $\text{♂}X^A Y$ (черн.)

F_1 $X^A X^a$ (черепаховая кошка) : $X^A X^A$ (черная кошка) :
 $X^A Y$ (черный кот) : $X^a Y$ (рыжий кот).

Поскольку в Y -хромосоме нет локуса, соответствующего гену окраски шерсти, то коты не могут быть гетерозиготными по этому признаку. Следовательно, не может быть и черепаховой окраски у котов. Она может встречаться лишь в тех редких случаях, когда у кошки при гаметогенезе имеет место нерасхождение половых хромосом и она образует гаметы $X^A X^A$, $X^A X^a$ или $X^a X^a$ в зависимости от своего генотипа. В таком случае при слиянии гамет $X^A X^a$ и Y может получиться кот с генотипом $X^A X^a Y$ и черепаховой окраской.

Задача № 23

Классическая гемофилия передается как рецессивный, сцепленный с X -хромосомой признак. Мужчина, больной гемофилией, женится на женщине, не имеющей этого заболевания. У них рождаются нормальные дочери и сыновья, которые вступают в брак с лицами, не страдавшими гемофилией. Обнаружится ли у внуков вновь гемофилия и какова вероятность появления больных в семье дочери и в семье сына?

Решение

Больной гемофилией мужчина должен иметь генотип $X^a Y$. Его жена может быть либо гетерозиготна по этому признаку, либо гомозиготна по доминанте. Судя по тому, что в их потомстве не было больных, она была гомозиготна, т. е. имела генотип $X^A X^A$. В таком случае все сыновья имели генотип $X^A Y$, а все дочери являлись носителями этого признака в скрытом виде, т. е. были гетерозиготны ($X^A X^a$).

Отсюда следует, что в потомстве сына, при условии, что он вступает в брак с женщиной, не страдающей гемофилией и гомозиготной по этому признаку, не будет больных детей. Если же женщина окажется по этому признаку гетерозиготной, то может появиться больной сын с генотипом $X^a Y$, но причина будет не в отце, а в гетерозиготности матери.

В потомстве же дочери может появиться больной сын с вероятностью 25%, причем рецессивный ген он получит от матери.

P $\text{♀} X^1 X^a \times \text{♂} X^1 Y$
 F_1 $X^1 X^1; X^1 X^a; X^1 Y$ — две дочери и сын здоровые;
 $X^a Y$ — сын — гемофилик.

Задача № 24

Какое потомство может получиться в браке между женщиной с нормальным зрением и женщиной-дальтоником при нерасхождении у нее X -хромосом?

Решение

Исходя из условия задачи, родители будут иметь следующие генотипы: отец $X^1 Y$, мать $X^a X^a$ — дальтоник. Тогда с учетом нерасхождения X -хромосом у женщины получится следующее потомство:

Гаметы	$X^a X^a$	0
X^1	$X^1 X^a X^a$ женщина с X -трисомией, имеющая нормальное зрение	$X^a X^a Y$ мужчина с синдромом Клайнфельтера, дальтоник
Y	$X^1 0$ женщина с синдромом Шерешевского—Тернера и нормальным зрением	$Y 0$ гибнет до рождения

Кроссинговер и расстояние между генами

Задача № 25

У кукурузы доминантные гены коричневой окраски и гладкой формы семян сцеплены и локализованы в одной хромосоме, рецессивные гены белой окраски и морщинистой формы семян — в другой, гомологичной. При анализирующем скрещивании дигетерозиготного растения (из F_1) с чистосортным растением, дающим белые морщинистые семена, получено по 4000 семян, похожих на родительские формы, 152 белых гладких и 149 коричневых морщинистых семян кукурузы.

Объясните: а) какие из этих семян являются результатом кроссинговера и сколько процентов они составляют? б) когда и в скольких случаях (процентах) произошёл в клетках перекрест хромосом?

Решение

Дигетерозиготное растение из первого поколения имело коричневые гладкие семена и генотип $\frac{AB}{ab}$. Чистосортное растение, дающее белые гладкие семена, должно было иметь генотип $\frac{ab}{ab}$ в противном случае оно не было бы чистосортным и давало расщепление при самоопылении. При скрещивании должно было получиться 50% коричневых гладких семян с генотипом $\frac{AB}{ab}$ и 50% белых морщинистых с генотипом $\frac{ab}{ab}$.

Всего в потомстве получили 4301 семя, из которых лишь 4000 были фенотипически сходны с родительскими формами. Они составили 93% от общего числа семян. Следовательно, 7% семян были кроссоверными. Эти 7% составили белые гладкие и коричневые морщинистые семена, получившиеся в соотношении 1 : 1 (152 : 149). Следовательно, кроссинговер прошёл в 7% случаев.

Коричневые морщинистые семена должны иметь генотип $\frac{Ab}{ab}$, а белые гладкие — $\frac{aB}{ab}$, значит, кроссинговер прошёл в дигетерозиготной особи $\frac{AB}{ab}$.

Задача № 26

При скрещивании серых дрозофил с нормальными крыльями и гетерозиготных по двум признакам (указанные гены у них сцеплены) с черными дрозофилами, обладающими зачаточными крыльями, получено в потомстве 40% серых с нормальными крыльями, 10% черных с нормальными крыльями, 40% черных с зачаточными крыльями и 10% серых с зачаточными крыльями дрозофил. Чем это объяснить?

Решение

Поскольку дигетерозиготные дрозофилы были серыми с нормальными крыльями, то эти признаки доминируют. Следовательно, дрозофилы черные с зачаточными крыльями должны были быть дигомозиготны по рецессиву. Так как признаки окраски и размера крыльев сцеплены, то в результате скрещивания должно получиться расщепление в соотношении 1 : 1 (как при анализирующем моногибридном скрещивании). В потомстве должно было быть 50% особей серых с нормальными крыльями и 50% — черных с зачаточными крыльями. Появление в потомстве двух новых фенотипических классов говорит о том, что у особей дигетерозиготных в ряде случаев прошел кроссинговер. Поскольку появилось по 10% особей, отличающихся по фенотипу от родительских форм, то, следовательно, кроссинговер прошел в 20% случаев. Так же можно выразить и расстояние между генами — в процентах кроссинговера.

1. Без кроссинговера:

$$\begin{array}{rcc}
 P & \frac{AB}{ab} & \times \quad \frac{ab}{ab} \\
 & \text{сер. норм.} & \text{черн. зач.} \\
 \\
 F_1 & \frac{AB}{ab} & \frac{ab}{ab} \\
 & \text{сер. норм.} & \text{черн. зач.}
 \end{array}$$

2. При кроссинговере:

$$\begin{array}{rcc}
 P & \frac{Ab}{aB} & \frac{ab}{ab} \\
 \\
 F_1 & \frac{Ab}{ab} & \frac{aB}{ab} \\
 & \text{сер. зач.} & \text{черн. норм.}
 \end{array}$$

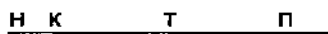
Задача № 27

В условной хромосоме расположены четыре гена: К, Н, П, Т. Наследуются они сцепленно, но не всегда, часто сцепленность нарушается в результате перекреста. Генетический анализ показал, что гены Н и К наследуются сцеп-

ленно в четыре раза чаще, чем гены Н и Т, и в 6 раз чаще, чем гены К с П. Определите последовательность линейного расположения этих генов и относительное расстояние между ними в одной хромосоме (ответ изобразите графически).

Решение

Чем чаще гены наследуются сцепленно, тем ближе друг к другу они расположены в хромосоме. Поскольку гены Н и К вместе наследуются в 4 раза чаще, чем Н и Т, то они и расположены в 4 раза ближе друг к другу. Поскольку эти же гены сцепленно наследуются в 6 раз чаще, чем гены К и П, то, следовательно, расстояние между генами К и П в 6 раз больше, чем между Н и К.



ПРИМЕРЫ ТЕСТОВЫХ ЗАДАНИЙ ПО КУРСУ «ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ»

В настоящее время для оценки знаний учащихся и уровня подготовки абитуриентов во многих школах и вузах используется система тестирования. Предлагаемые в пособии тесты рассчитаны на учащихся старших классов и выпускников средней школы, изучивших курс общей биологии, отвечающий обязательному минимуму содержания общего и среднего (полного) образования по данному предмету.

В пособии предлагается шесть вариантов тестов, охватывающих практически весь курс общей биологии. Раздел I содержит задания, к каждому из которых даны несколько вариантов ответа; среди них верным является только один. Раздел II содержит задания, к каждому из которых даны варианты ответа, среди которых может быть несколько верных. Раздел III содержит утверждения (верные или неверные), с которыми необходимо согласиться («Да») или не согласиться («Нет»). Раздел IV содержит утверждения, которые необходимо завершить, дополнив соответствующими терминами или формулами. Раздел V содержит таблицы, ячейки которых необходимо заполнить. Раздел VI предлагает варианты рисунков и схем, которые могут быть предложены на экзамене. Схемам следует дать названия (в экзаменационном варианте они отсутствуют) и нанести на них соответствующие обозначения.

Прежде чем приступать к работе с тестами, рекомендует-ся внимательно прочитать изложенный в пособии материал. Для проверки правильности ответа следует обратиться к соответствующему разделу пособия. В случае, если ответ окажется неверным, необходимо перечитать раздел и еще раз ответить на вопросы тестов по данной теме.

Раздел I. Выберите один вариант ответа

1. Способность живых организмов поддерживать постоянство химического состава и интенсивность течения физиологических процессов называется:
 - а) наследственность;
 - б) ассимиляция;
 - в) гомеостаз;
 - г) катаболизм.
2. Целостность многоклеточного организма обеспечивается:
 - а) клеточным строением;
 - б) разнообразием тканей;
 - в) наличием органов и систем органов;
 - г) взаимосвязями клеток, тканей, органов, систем органов.
3. Что представляет собой ткань у многоклеточных организмов:
 - а) совокупность сходных по строению и происхождению клеток, выполняющих общую функцию;
 - б) совокупность клеток в одном и том же органе;
 - в) покров тела;
 - г) связанные друг с другом клетки.
4. Клеточная теория была сформулирована:
 - а) А. Левингуком;
 - б) Т. Шванном;
 - в) К. Бэрм;
 - г) Л. Пастером.
5. Мономером гликогена является:
 - а) L-галактоза;
 - б) L-фруктоза;
 - в) D-глюкоза;
 - г) D-рибоза.
6. Основу клеточной стенки растительных клеток образуют:
 - а) моносахариды;
 - б) полисахариды;
 - в) липиды;
 - г) фибриллярные белки.

7. К ненасыщенным жирным кислотам относится:
 - а) оленновая;
 - б) пальмитиновая;
 - в) стеариновая;
 - г) миристиновая.
8. Основными компонентами всех клеточных мембран являются:
 - а) гликолипиды;
 - б) фосфолипиды;
 - в) липопотеины;
 - г) холестерин и другие стероиды.
9. Мономерами белков являются:
 - а) γ -L-аминокислоты;
 - б) азотистые основания;
 - в) α -D-аминокислоты;
 - г) α -L-аминокислоты.
10. Некоторые аминокислоты называют незаменимыми, так как:
 - а) без них невозможно построение белковых молекул;
 - б) они синтезируются только животными организмами;
 - в) они синтезируются только растениями и большей частью микроорганизмов;
 - г) они синтезируются только грибами и некоторыми микроорганизмами.
11. Четвертичная структура характерна:
 - а) для всех белков;
 - б) для фибриллярных белков;
 - в) для многих ферментов;
 - г) для интегральных белков мембран.
12. Остатки аминокислот связаны в молекуле белка:
 - а) сложноэфирной связью;
 - б) ковалентной связью;
 - в) пептидной связью;
 - г) дисульфидной связью.
13. Мономерами нуклеиновых кислот являются:
 - а) аминокислоты;
 - б) пептиды;

- в) нуклеотиды;
 - г) нуклеозиды.
14. Нуклеотид состоит из последовательно соединенных остатков:
- а) аминокислоты, азотистого основания и пентозы;
 - б) фосфорной кислоты, азотистого основания и пентозы;
 - в) фосфорной кислоты, гексозы и азотистого основания;
 - г) двух азотистых оснований и пентозы.
15. Катализаторами химических реакций в клетке являются:
- а) нуклеиновые кислоты;
 - б) липиды;
 - в) все белки;
 - г) белки-ферменты.
16. При образовании полинуклеотидной цепи связь образуется между:
- а) азотистыми основаниями;
 - б) остатками сахара;
 - в) остатком фосфорной кислоты одного нуклеотида и остатком сахара другого нуклеотида;
 - г) остатком сахара одного нуклеотида и азотистым основанием другого нуклеотида.
17. Информационная РНК:
- а) хранит наследственную информацию;
 - б) поддерживает структуру субъединиц рибосом;
 - в) активировывает аминокислоты;
 - г) несет информацию о последовательности аминокислот в белках.
18. Билипидный слой плазматической мембраны обеспечивает:
- а) рецепторную функцию;
 - б) барьерную функцию;
 - в) транспортную функцию;
 - г) сигнальную функцию.
19. Интегральные глобулярные белки связаны с липидами мембраны:
- а) ковалентными связями;
 - б) водородными связями;

- в) гидрофобными взаимодействиями;
 - г) дисульфидными связями.
20. Клеточный центр принимает участие:
- а) в репликации ДНК;
 - б) в формировании веретена деления;
 - в) в энергетическом обмене;
 - г) в пластическом обмене.
21. В области первичной перетяжки хромосомы расположена:
- а) центросома;
 - б) нуклеосома;
 - в) центромера;
 - г) центриоль.
22. В области вторичной перетяжки хромосомы расположены гены, кодирующие:
- а) структуру рибосомальных белков;
 - б) т-РНК;
 - в) р-РНК;
 - г) белки митохондрий и пластид.
23. Фотолиз воды происходит:
- а) в темновой фазе фотосинтеза;
 - б) в фотофизической фазе фотосинтеза;
 - в) в фотохимической фазе фотосинтеза;
 - г) в процессе хемосинтеза.
24. Из фотосистемы II электрон передается:
- а) на внешнюю сторону мембраны тилакоидов;
 - б) на внутреннюю сторону мембраны тилакоидов;
 - в) в фотосистему I;
 - г) на молекулу воды.
25. Гликолиз происходит:
- а) в цитоплазме;
 - б) в матриксе митохондрий;
 - в) в стромах пластид;
 - г) на мембранах митохондрий.
26. Диссимиляция — это процесс:
- а) расщепления веществ;
 - б) биосинтеза;

- в) выделения;
 - г) всасывания.
27. Термин «анаболизм» — синоним термина:
- а) транспирация;
 - б) диссимиляция;
 - в) ассимиляция;
 - г) трансляция.
28. Витамины входят в состав:
- а) РНК;
 - б) АТФ;
 - в) ферментов;
 - г) гликолипидов.
29. Генетический материал вируса окружен:
- а) вирионом;
 - б) капсидом;
 - в) капсулой;
 - г) полупроницаемой мембраной.
30. Репликация ДНК происходит в периоде:
- а) G_0 ;
 - б) S ;
 - в) G_1 ;
 - г) G_2 .
31. Центральная многоклеточная часть семязачатка называется:
- а) нуклеонид;
 - б) нуклеосома;
 - в) нуклеус;
 - г) нуцеллус.
32. При образовании гастролы путем эпиболлии происходит:
- а) впячивание бластодермы;
 - б) перемещение клеток бластодермы в бластоцель;
 - в) деление клеток бластодермы параллельно поверхности;
 - г) обрастание мелкими клетками одного полюса крупных клеток другого полюса.
33. Процесс передачи наследственной информации от одного поколения к другому называется:
- а) наследственностью;

- б) наследованием;
 - в) генетической информацией;
 - г) репликацией.
34. Один из пары альтернативных признаков, не проявляющийся при скрещивании в первом поколении, называется:
- а) гомозиготным;
 - б) доминантным;
 - в) рецессивным;
 - г) гетерозиготным.
35. Скрещивание, при котором форма с доминантным признаком скрещивается с гомозиготой по рецессивному признаку, называется:
- а) альтернативным;
 - б) обратным;
 - в) анализирующим;
 - г) прямым.
36. В клетках человека содержится:
- а) 48 хромосом;
 - б) 23 хромосомы;
 - в) 46 хромосом;
 - г) 21 пара хромосом.
37. Болезнь Дауна определяется:
- а) моносомией X-хромосомы;
 - б) трисомией по 21-й хромосоме;
 - в) трисомией X-хромосомы;
 - г) моносомией по 21-й хромосоме.
38. В результате инбридинга:
- а) повышается уровень гетерозиготности особей;
 - б) повышается уровень устойчивости к неблагоприятным условиям среды;
 - в) повышается уровень гомозиготности особей;
 - г) повышается число мутировавших генов.
39. Наиболее распространенным методом генной инженерии является:
- а) близкородственное скрещивание;
 - б) получение мутаций;

- в) получение плазмид, содержащих чужеродный ген;
 - г) использование условий среды, близких к критическим.
40. Положение о том, что усложнение организации происходит под действием внутренне присущего всем живым существам стремления к совершенствованию, заложенного Богом, принадлежит:
- а) Ж. Кювье;
 - б) Э. Дарвину;
 - в) Ч. Дарвину;
 - г) Ж.-Б. Ламарку.
41. Какой из элементарных эволюционных факторов не ведет к изменению генотипического состава популяции:
- а) изоляция;
 - б) мутационный процесс;
 - в) популяционные волны?
42. К рудиментам у человека относится:
- а) наличие хвоста;
 - б) многососковость;
 - в) наличие аппендикса;
 - г) излишне выступающие клыки.
43. Основоположителем современного учения о биосфере является:
- а) В. В. Докучаев;
 - б) А. И. Опарин;
 - в) В. И. Вернадский;
 - г) Дж. Бернал.
44. Предметом исследования экологии являются:
- а) клетки;
 - б) органы;
 - в) организмы;
 - г) надорганизменные системы.
45. Что изучает экология как биологическая наука:
- а) результат воздействия человека на природу;
 - б) взаимоотношения организмов и среды обитания;
 - в) правовые нормы природопользования;
 - г) только взаимоотношения между организмами;

- д) закономерности жизнедеятельности организмов в их естественной среде обитания с учетом изменений, вносимых в среду человеком.
46. К какому классу экологических факторов относится соленость воды:
- а) абиотические;
 - б) биотические;
 - в) антропогенные.
47. Какое из межвидовых отношений относится к сожитель-ствам:
- а) конкуренция;
 - б) паразитизм;
 - в) хищничество.
48. В какой из предложенных пар организмы вступают друг с другом в конкурентные отношения:
- а) рак-отшельник и актиния;
 - б) береза и ель;
 - в) лев и гиена;
 - г) акула и рыба-прилипала.
49. Фактор, уровень воздействия которого оказывается близким к пределам выносливости данного организма, называется:
- а) компенсаторным;
 - б) абиотическим;
 - в) лимитирующим;
 - г) пессимумом.
50. Биосфера — это:
- а) среда обитания только человека;
 - б) вода и суша, населенные в настоящий момент живыми организмами;
 - в) наиболее крупная экосистема планеты, поддерживающая глобальный круговорот веществ;
 - г) совокупность живых организмов, населяющих Землю, исключая человека.

Раздел II. Выберите все правильные ответы в каждом задании

1. Микроэлементы входят в состав:
 - а) нуклеиновых кислот;
 - б) ферментов;
 - в) гликокаликса;
 - г) гормонов;
 - д) витаминов.
2. Углеводы выполняют в клетке и организме следующие функции:
 - а) определяют антигенные свойства клеток;
 - б) образуют клеточные мембраны;
 - в) выполняют защитную функцию;
 - г) являются запасными питательными веществами;
 - д) обладают ферментативной активностью.
3. Липиды выполняют в клетке и организме следующие функции:
 - а) ферментативную;
 - б) энергетическую;
 - в) гормональную;
 - г) переноса наследственной информации;
 - д) являются компонентами клеточных мембран;
 - е) транспортную;
 - ж) защитную.
4. Третичная структура белка обеспечивается:
 - а) пептидными связями;
 - б) ковалентными связями;
 - в) водородными связями;
 - г) сложноэфирными связями;
 - д) дисульфидными связями;
 - е) гидрофобными взаимодействиями.
5. Нуклеотиды играют важную роль в жизнедеятельности клетки, так как:
 - а) входят в состав белков;
 - б) способны накапливать энергию за счет образования макроэргических связей;

- в) являются мономерами нуклеиновых кислот;
 - г) обладают высокой ферментативной способностью.
6. Основными функциями плазматической мембраны являются:
- а) барьерная;
 - б) ферментативная;
 - в) транспортная;
 - г) двигательная;
 - д) рецепторная;
 - е) сигнальная.
7. Фагоцитоз не характерен для клеток:
- а) растений;
 - б) животных;
 - в) грибов;
 - г) лишайников.
8. Отличие активного мембранного транспорта от диффузии состоит в:
- а) возможности переноса веществ против градиента концентрации;
 - б) необходимости наличия специальных белков-переносчиков;
 - в) необходимости затраты энергии;
 - г) невозможности поглощения твердых веществ.
9. Периферические белки плазматической мембраны:
- а) связаны с полярными головками липидных молекул электростатическими взаимодействиями;
 - б) образуют сплошной слой;
 - в) полупогружены в мембрану;
 - г) связывают мембрану с над- и субмембранными системами поверхностного аппарата.
10. Рибосомы:
- а) относятся к мембранным органоидам;
 - б) состоят из двух субъединиц;
 - в) все рибосомы эукариотической клетки одинаковы;
 - г) в состав рибосом входят РНК, ДНК и белки;
 - д) участвуют в синтезе белка.

11. Аппарат Гольджи выполняет функции:
 - а) накопления синтезированных на мембранах эндоплазматической сети продуктов;
 - б) синтеза белков;
 - в) образования лизосом;
 - г) превращения и сортировки поступивших веществ;
 - д) синтеза липидов;
 - е) образование компонентов надмембранной части поверхностного аппарата.
12. Лизосомы:
 - а) являются немембранными органоидами клетки;
 - б) осуществляют внутриклеточное пищеварение;
 - в) содержат ферменты в активном состоянии;
 - г) принимают участие в самопереваривании отдельных органоидов.
13. Поверхностный аппарат ядер клеток эукариот:
 - а) обособлен от общей мембранной системы клетки;
 - б) является частью общей мембранной системы цитоплазмы;
 - в) имеет одну мембрану;
 - г) имеет две мембраны.
14. Ядрышко:
 - а) является самостоятельным органоидом клетки;
 - б) является субсистемой ядра;
 - в) осуществляет синтез белков рибосом;
 - г) в нем происходят синтезы р-РНК;
 - д) в нем происходят синтезы всех видов РНК;
 - е) в нем образуются субъединицы рибосом.
15. В состав хроматина входят:
 - а) ДНК;
 - б) РНК;
 - в) липиды;
 - г) белки;
 - е) углеводы.
16. Клеточная стенка бактерий:
 - а) образована полисахаридами;
 - б) образована полисахаридами, белками, липидами;

- в) выполняет только защитную и барьерную функции;
 - г) способна регулировать обмен между клеткой и окружающей средой;
 - д) содержит ферменты;
 - е) выполняет роль внеклеточного органоида.
17. В фотоллизе воды принимает участие:
- а) фотосистема I;
 - б) фотосистема II;
 - в) хлорофилл П-680;
 - г) хлорофилл П-700.
18. В световой фазе фотосинтеза получают:
- а) АТФ;
 - б) глюкоза;
 - в) НАД · Н;
 - г) кислород.
19. Принципы, на которых основан процесс репликации ДНК:
- а) комплементарность;
 - б) консервативность;
 - в) полуконсервативность;
 - г) прерывистость;
 - д) параллельность;
 - е) антипараллельность.
20. В процессе мейоза:
- а) происходит сокращение числа хромосом в клетке в 4 раза;
 - б) происходит сокращение числа хромосом в клетке в 2 раза;
 - в) генетический материал остается неизменным;
 - г) происходит перегруппировка родительских наборов хромосом;
 - д) происходит обмен участками гомологичных хромосом.
21. Естественный партеногенез встречается в природе:
- а) у птиц;
 - б) у насекомых;
 - в) у земноводных;
 - г) у млекопитающих;
 - д) у растений.

22. В процессе дробления:
 - а) размеры бластомеров увеличиваются;
 - б) митотические циклы дробящейся зиготы имеют типичную интерфазу;
 - в) деления митоза быстро следуют одно за другим;
 - г) бластомеры содержат сравнительно мелкие ядра и сравнительно большое количество цитоплазмы.
23. Провизорные органы:
 - а) защищают зародыш от неблагоприятных условий среды;
 - б) обеспечивают жизненные функции зародыша;
 - в) функционируют временно;
 - г) обеспечивают связь зародыша с материнским организмом.
24. Основные принципы гибридологического анализа:
 - а) скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному виду;
 - б) скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному роду;
 - в) скрещиваемые организмы должны четко различаться по всем признакам;
 - г) скрещиваемые организмы должны четко различаться по отдельным признакам;
 - д) исследуемые признаки должны воспроизводиться из поколения в поколение при скрещивании в пределах родительской формы;
 - е) необходимы характеристика и количественный учет всех классов расщепления.
25. Клетки эукариот могут быть:
 - а) одноядерными;
 - б) двоядерными;
 - в) многоядерными;
 - г) безъядерными.
26. Где в клетке осуществляется синтез белков:
 - а) в митохондриях;
 - б) в пластидах;
 - в) на шероховатой ЭПС;
 - г) в ядре.

27. Эндоплазматическая сеть (ЭПС) участвует:
- а) в транспорте веществ в клетке;
 - б) в синтезе белков;
 - в) в синтезе нуклеиновых кислот;
 - г) в синтезе липидов.
28. Каждый вид организмов характеризуется:
- а) определенным числом хромосом;
 - б) определенной формой хромосом;
 - в) определенной величиной хромосом;
 - г) наличием вторичной перетяжки на всех хромосомах.
29. Первый закон Менделя не выполняется, если:
- а) изучаемый ген находится в половой хромосоме;
 - б) скрещивание является дигибридным, а изучаемые гены сцеплены друг с другом;
 - в) родительские организмы не гомозиготны;
 - г) один из аллелей, находясь в гомозиготе, вызывает смертельный исход.
30. В чем заключается сходство между митохондриями и хлоропластами:
- а) в наличии рибосом;
 - б) в наличии ДНК;
 - в) в наличии выростов внутренней мембраны;
 - г) в способности к синтезу АТФ.
31. Двойное оплодотворение встречается:
- а) у насекомых;
 - б) у покрытосеменных растений;
 - в) у голосеменных растений;
 - г) у земноводных;
 - д) у мхов.
32. Типичный сперматозоид имеет:
- а) ядро;
 - б) митохондрии;
 - в) аппарат Гольджи;
 - г) рибосомы;
 - д) центриоль.

33. Каждая хромосома представляет собой:
 - а) несколько групп сцепления генов;
 - б) группу сцепления генов;
 - в) совокупность аллельных генов;
 - г) связанную с белками молекулу ДНК.
34. Широта нормы реакции:
 - а) различна для разных признаков;
 - б) одинакова у всех организмов данного вида;
 - в) одинакова для всех признаков;
 - г) представляет собой пределы, в которых может изменяться фенотип при неизменном генотипе.
35. Наследственную изменчивость подразделяют на:
 - а) мутационную;
 - б) модификационную;
 - в) комбинативную;
 - г) фенотипическую.
36. Комбинативная изменчивость обеспечивается в результате:
 - а) независимого расхождения разных пар гомологичных хромосом при мейозе;
 - б) мутаций;
 - в) кроссинговера;
 - г) различий в процессах сперматогенеза и овогенеза;
 - д) свободного сочетания гамет при оплодотворении.
37. Мутации:
 - а) всегда являются вредными;
 - б) могут быть как полезными, так и вредными;
 - в) возникают закономерно при конкретном воздействии;
 - г) представляют собой качественные изменения;
 - д) сходные мутации могут возникать неоднократно.
38. Основными методами селекции являются:
 - а) искусственный отбор;
 - б) естественный отбор;
 - в) скрещивание;
 - г) использование мутационного процесса.
39. Искусственный отбор:
 - а) проводится всегда в сторону адаптивного проявления признака;

- б) ведется по ограниченному числу признаков;
 - в) идет в условиях строго контролируемых скрещиваний небольшого числа особей;
 - г) проводится при условиях, выбранных селекционером.
40. В селекции различают следующие типы отбора:
- а) естественный;
 - б) массовый;
 - в) комбинативный;
 - г) индивидуальный.
41. К элементарным факторам эволюции относят:
- а) мутационный процесс;
 - б) популяционные волны;
 - в) борьбу за существование;
 - г) изоляцию.
42. Основными формами естественного отбора являются:
- а) стабилизирующий;
 - б) дестабилизирующий;
 - в) дизруптивный;
 - г) движущий.
43. К доказательствам эволюции органического мира относятся:
- а) биогеографические;
 - б) эмбриологические;
 - в) экологические;
 - г) палеонтологические;
 - д) морфологические и анатомические;
 - е) генетические;
 - ж) этологические.
44. К критериям вида относятся:
- а) генетические;
 - б) морфологические;
 - в) физиолого-биохимические;
 - г) географические.
45. К абиотическим факторам относятся:
- а) химический состав почвы;
 - б) химический состав воды;
 - в) температура;

- г) освещенность;
 - д) смена сезонов;
 - е) промышленные выбросы CO_2 в атмосферу.
46. Выберите правильное определение:
- а) первичная сукцессия — формирование нового биоценоза на абсолютно лишенном жизни месте;
 - б) интенсивность воздействия экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма, называется пессимумом.
47. Автотрофный тип питания характерен для:
- а) хемосинтезирующих бактерий;
 - б) земноводных;
 - в) грибов;
 - г) растений;
 - д) цианобактерий;
 - е) паразитических организмов.
48. Воздействие живого вещества на поверхностные оболочки планеты определяется следующими геохимическими функциями живых организмов:
- а) окислительно-восстановительной;
 - б) накопительной;
 - в) газовой;
 - г) концентрационной.
49. К различным видам сожительства относятся:
- а) паразитизм;
 - б) хищничество;
 - в) конкуренция;
 - г) компенсализм;
 - д) квартиранство;
 - е) симбиоз.
50. Численность популяции:
- а) всегда выше у растений, чем у животных;
 - б) зависит от условий среды обитания;
 - в) является видоспецифичным признаком;
 - г) прямо пропорциональна размерам особей.

Раздел III. Согласны ли вы со следующими утверждениями (выберите «Да» или «Нет»)

№ п/п	Утверждение	Да Нет
1	Универсальной структурной единицей живой материи является клетка	
2	Клетки могут возникать из неклеточного вещества	
3	Клетки всех организмов имеют одинаковое строение и состав	
4	Любой многоклеточный организм представляет собой совокупность автономных клеток	
5	Клетки многоклеточных организмов связаны между собой, образуя целостную систему	
6	Вирусы имеют клеточное строение	
7	В состав всех нуклеиновых кислот входят аденин, тимин, гуанин, цитозин	
8	В живых организмах встречается всего 20 аминокислот	
9	Аминокислоты, входящие в состав белков, являются D-изомерами	
10	В живых организмах углеводы представлены в основном D-изомерами	
11	В составе РНК тимин заменен на урацил	
12	Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, связанных водородными связями и закрученных в двойную спираль	
13	Две полинуклеотидных цепи в молекуле ДНК обращены друг к другу остатками сахара	
14	В молекуле ДНК азотистые основания располагаются друг против друга произвольно	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
15	В молекуле ДНК напротив тимина в одной цепи всегда стоит аденин, а напротив гуанина – цитозин	
16	Молекула ДНК может замыкаться в кольцо	
17	Молекулы р-РНК могут образовывать двойную спираль	
18	Центральная петля молекулы т-РНК содержит антикодон	
19	Информационная РНК синтезируется на матрице ДНК по принципу комплементарности	
20	т-РНК самая высокомолекулярная из всех рибонуклеиновых кислот	
21	Молекулы т-РНК имеют форму «клеверного листа»	
22	Молекула т-РНК содержит антикодон, соответствующий той аминокислоте, которую переносит данная т-РНК	
23	Известно всего 20 разновидностей т-РНК	
24	т-РНК не имеет антикодонов к трем кодонам	
25	Каждая аминокислота кодируется одним нуклеотидом	
26	Каждый кодон кодирует только одну аминокислоту	
27	Генетический код триплетен	
28	Генетический код вирусов отличается от генетического кода клеточных организмов	
29	Каждая аминокислота шифруется только одним кодоном	
30	Все аминокислоты шифруются более чем одним кодоном	
31	Более чем одним кодоном шифруются не все аминокислоты	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
32	Внутри гена есть триплеты, обозначающие прекращение синтеза одной полипептидной цепи	
33	Митохондрии встречаются в клетках всех организмов	
34	В матриксе митохондрий содержатся ДНК, рибосомы и различные включения	
35	Митохондрии участвуют во всех процессах дыхания	
36	Внутренняя мембрана митохондрий имеет избирательную проницаемость	
37	Митохондрии — полуавтономные органоиды	
38	Основная функция митохондрий — осуществление кислородного этапа дыхания	
39	Митохондрии печени и почек способны накапливать вредные вещества, изолируя их от цитоплазмы	
40	Шероховатая ЭПС образована системой переплетающихся трубочек, каналов, пузырьков	
41	Одна из главных функций шероховатой ЭПС — обеспечение синтеза белков на прикрепленных рибосомах	
42	В мембранах гладкой ЭПС происходит синтез липидов	
43	В гладкой ЭПС происходит обезвреживание вредных продуктов обмена	
44	Мембраны гладкой ЭПС не могут переходить в мембраны шероховатой ЭПС	
45	Ядерный аппарат есть в клетках всех организмов	
46	Ядерный аппарат клеток прокариот не отделен от цитоплазмы	
47	Вторичная перетяжка встречается у всех хромосом	
48	В области вторичной перетяжки хромосомы сосредоточены гены, кодирующие р-РНК	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
49	Зона первичной перетяжки делит хромосому на два равных плеча	
50	В зоне первичной перетяжки хромосомы расположена центромера	
51	Клеточная стенка растительных клеток образована полисахаридами, главным образом целлюлозой	
52	Роль митохондрий в клетках растений выполняют пластиды	
53	Роль вторичных лизосом в растительной клетке выполняет вакуоль	
54	В растительных клетках отсутствуют центриоли	
55	В клетках прокариот отсутствуют органоиды мембранной природы	
56	В клетках прокариот энергетический обмен обеспечивается внутриклеточными мембранами	
57	Рибосомы прокариот выполняют ту же функцию, что и рибосомы эукариот, но отличаются от последних константой седиментации	
58	В клетках прокариот отсутствует ядерный аппарат	
59	Бактериальная хромосома – сверхскрученная кольцевая молекула ДНК	
60	Бактериальная хромосома имеет нуклеосомную организацию	
61	Плазмиды – короткие линейные двухцепочечные молекулы ДНК	
62	Плазмиды – кольцевые двухцепочечные молекулы ДНК	
63	Плазмиды не несут генов	
64	В процессе фотосинтеза фотосистемы I и II работают независимо друг от друга	
65	Электрон из фотосистемы I переносится на внешнюю сторону мембраны тилакоида	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
66	Фотосинтез не является мембранозависимым процессом	
67	Энергия кванта света, поглощенного фотосистемой I, запасается в виде макроэргической связи в молекуле АТФ	
68	Кислород является побочным продуктом фотосинтеза	
69	Получающийся в процессе фотосинтеза кислород выделяется из молекул CO_2	
70	Восстановление CO_2 до углеводов происходит в темновой фазе фотосинтеза	
71	Основным путем восстановления CO_2 в процессе фотосинтеза является цикл Кальвина	
72	Хемосинтез способны осуществлять все живые организмы	
73	Гетеротрофными называются организмы, способные образовывать органические вещества из неорганических	
74	Все этапы дыхания являются мембранозависимыми процессами	
75	В процессе дыхания выделяют две основные стадии: гликолиз и кислородный этап	
76	Кислородный этап дыхания происходит в матриксе и на мембранах крист митохондрий	
77	В процессе дыхания окислителем является молекулярный кислород	
78	В процессе дыхания молекулярный кислород является акцептором электронов	
79	Процесс, подобный молочнокислому брожению, может идти в тканях животных при недостатке кислорода	
80	Брожение является процессом более древним и энергетически более выгодным, чем дыхание	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
81	В процессе транскрипции матрицей для синтеза РНК служат обе цепи молекулы ДНК одновременно	
82	В процессе трансляции принимают участие активированные аминокислоты	
83	Активация аминокислот в процессе трансляции происходит на рибосомах	
84	Объединение субъединиц рибосом происходит только после начала собственно трансляции	
85	При начале трансляции и-РНК встраивается в большую субъединицу рибосомы	
86	В большой субъединице рибосомы располагается донорный участок	
87	Антикодон т-РНК должен быть комплементарен кодону и-РНК, находящемуся в акцепторном участке рибосомы	
88	Между аминокислотами, расположенными в донорном и акцепторном участках рибосомы, замыкается пептидная связь	
89	Антикодоны в молекулах т-РНК имеются ко всем кодам и-РНК	
90	После образования пептидной связи между аминокислотами рибосома как бы перемещается по нити и-РНК на один триплет	
91	Организация генома и структура бактериальных генов была установлена Ф. Жакобом и Ж. Моно	
92	В геноме прокариот все гены организованы в опероны	
93	Оперон состоит из промотора, оператора и группы структурных генов	
94	У прокариот регуляция генной активности определяется в основном субстратом	
95	Структура генов и организация генома одинаковы у всех организмов	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
96	Все вирусы содержат в качестве наследственного материала ДНК	
97	Фагами называются все вирусы	
98	Многие вирусы, помимо белкового капсида, имеют внешнюю оболочку, содержащую липиды	
99	Вирусы размножаются как внутри живых организмов, так и вне их	
100	Ретровирусы способны переносить гены между организмами разных видов и классов	
101	В интерфазе мейоза II не происходит удвоения ДНК	
102	В профазе митоза каждая хромосома состоит из одной хроматиды	
103	Хромосомы прикрепляются к нитям веретена деления своими концами	
104	Клетки растений и животных делятся перетяжкой	
105	В результате митотического деления происходит точное воспроизводство генетического материала и его равномерное распределение между дочерними клетками	
106	В основе полового размножения лежит митотическое деление	
107	В результате мейоза из одной клетки, имеющей полный набор хромосом, получаются две клетки с половинным набором хромосом	
108	В метафазе I мейоза в экваториальной плоскости клетки располагаются биваленты	
109	В метафазе II мейоза по экватору веретена деления располагаются биваленты	
110	Мейоз приводит к образованию новых комбинаций генов	
111	В результате первого деления мейоза образуются две гаплоидные клетки	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
112	В организме человека диплоидными не являются гаметы и зрелые эритроциты	
113	Бесполое размножение встречается у всех организмов	
114	Вегетативное размножение встречается у некоторых многоклеточных животных	
115	Изолецитальные яйца встречаются у иглокожих, низших хордовых и млекопитающих	
116	Телолецитальные яйца содержат небольшое количество желтка	
117	Микроспорогенез – процесс образования женских спор у растений	
118	В процессе микроспорогенеза мейозом делятся все клетки материнской спорогонной ткани	
119	Микроспоры делятся мейозом	
120	Мужской гаметофит цветковых растений называется пыльцевым зерном	
121	Мегаспорогенез происходит в семязачатках, развивающихся в завязи пестика	
122	В процессе мегаспорогенеза мейозом делятся все клетки ядра семязачатка	
123	Женский гаметофит покрытосеменных растений называется зародышевым мешком	
124	Зародышевый мешок содержит 8 диплоидных ядер	
125	В результате двойного оплодотворения у покрытосеменных растений получается диплоидная зигота и триплоидная клетка, из которой затем развивается эндосперм	
126	Наружное оплодотворение встречается у большинства наземных животных	
127	Для наружного оплодотворения нужно большее количество гамет, чем для внутреннего	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
128	В яйцеклетку может проникнуть только один сперматозоид	
129	При полиспермии с ядром яйцеклетки сливаются ядра всех сперматозоидов, проникших в нее	
130	Зигота — одноклеточная стадия развития многоклеточного организма	
131	Клетки зародыша, начиная с бластулы, принято называть эмбриональными клетками	
132	У вторичноротых животных бластопор превращается в окончательный рот	
133	Третий зародышевый листок развивается у всех многоклеточных организмов	
134	Ткани нервной системы развиваются из мезодермы	
135	Наружный покров кожи и его производные развиваются из эктодермы	
136	На самых ранних стадиях развития зародыша бластомеры равнонаследственны	
137	Бластомеры равнонаследственны во время всего периода дробления	
138	По мере развития зародыша возрастает влияние клеток друг на друга	
139	Условия жизни личинки и взрослой особи всегда одинаковы	
140	Организм, произошедший от слияния гамет, несущих различные наследственные задатки, называется гомозиготным	
141	Получаемое во втором поколении расщепление 3 : 1 является расщеплением по генотипу	
142	При скрещивании двух гетерозигот всегда соблюдается расщепление по фенотипу 3 : 1	
143	Один ген может быть представлен только двумя аллелями	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
144	При скрещивании двух дигетерозигот всегда наблюдается расщепление по генотипу 9 : 3 : 3 : 1	
145	При скрещивании дигетерозиготы с дигомозиготой по рецессиву наблюдается расщепление по фенотипу 1 : 1 : 1 : 1	
146	Третий закон Менделя называется законом расщепления	
147	Гены, тесно сцепленные между собой, наследуются всегда вместе по моногибридному типу	
148	Чем больше расстояние между генами в хромосоме, тем выше возможность кроссинговера	
149	Частота кроссинговера не отражает расстояния между генами в хромосоме	
150	Женский пол всегда гомогаметен	
151	Признаки, определяемые генами, находящимися в Х-хромосоме, называются признаками, сцепленными с полом	
152	У птиц женский пол гомогаметен	
153	Пол всегда определяется сочетанием половых хромосом	
154	Норма реакции — пределы, в которых в зависимости от условий среды изменяется генотип	
155	Способность к модификационным изменениям наследуется и характеризует генетически заданную норму реакции	
156	Реализация наследственной информации не зависит от условий среды	
157	Один и тот же генотип способен давать различные фенотипы	
158	Фенотипическая изменчивость происходит в пределах нормы реакции по каждому конкретному признаку	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
159	Комбинативная изменчивость является результатом мутации	
160	Инбридинг применяется для разложения популяции на гомозиготные линии	
161	Чем таксономически ближе организмы, тем большее сходство наблюдается в спектре их изменчивости	
162	Ж.-Б. Ламарк выделил два независимых направления эволюции: градацию и изменения под воздействием окружающей среды	
163	Существование в настоящее время и низших, и высших форм жизни Ж.-Б. Ламарк объяснял ее постоянным самозарождением	
164	Ч. Дарвин первым открыл естественный отбор как явление природы	
165	Ч. Дарвин был первым биологом, вскрывшим реально существующие в природе движущие силы эволюции	
166	Современная теория эволюции отвечает на вопрос, как формируется адаптивная организация биологических систем	
167	Соматические мутации закрепляются в поколениях как при бесполом, так и при половом размножении	
168	Все мутации, как правило, адаптивны	
169	Возникающие мутации, как правило, рецессивны	
170	Генотипическая изменчивость поставляет материал для эволюции	
171	Причиной генотипической изменчивости являются мутации	
172	Закон Харди-Вайнберга справедлив для любой популяции	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
173	Элементарной эволюционной единицей является особь	
174	Популяция занимает свободную экологическую нишу	
175	Популяция формирует собственную экологическую нишу	
176	Движущей и направляющей силой эволюции является мутационный процесс	
177	Действие популяционных волн предполагает избирательное уничтожение особей	
178	Изоляция закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференциации	
179	Изоляция создает новые генотипы и внутривидовые формы	
180	Естественный отбор — направленный эволюционный фактор	
181	Борьба за существование может быть как прямой, так и опосредованной	
182	Внутривидовая борьба за существование менее напряженная, чем межвидовая	
183	Внутривидовые отношения могут быть конкурентными, нейтральными или играть роль взаимопомощи	
184	Единственной объективной мерой борьбы за существование служит соотношение между числом родившихся особей и числом особей, достигших половой зрелости	
185	Симбиоз есть одна из форм борьбы за существование	
186	Дизруптивный отбор направлен против особей с крайним проявлением признаков	
187	Стабилизирующий отбор направлен против особей со средним проявлением признаков	

№ п/п	Утверждение	Да, Нет
188	Движущий отбор способствует изменению среднего значения признака или свойства	
189	Основной критерий вида заключается в его генетическом единстве	
190	Близкородственные виды могут скрещиваться и давать плодовитое потомство	
191	Вид — генетически устойчивая система	
192	Вид формирует систему популяций, образующих общий ареал	
193	Результатом микроэволюции является образование популяции	
194	Единственным источником новых генов в популяции является мутационный процесс	
195	Все признаки организмов имеют адаптивное значение	
196	Общая дегенерация является биологическим регрессом и ведет к вымиранию групп	
197	Общая дегенерация представляет собой вторичное упрощение организации	
198	В результате развития ароморфозов организмы получают качественно новые возможности для освоения ресурсов внешней среды	
199	Специализация — крайний вариант идиоадаптации	
200	Общая дегенерация часто связана с переходом к паразитическому образу жизни	
201	Идиоадаптации — принципиальные изменения в строении и функции органов, повышающие уровень организации	
202	Возникновение фотосинтеза было крупнейшим ароморфозом	
203	Появление полового процесса было крупной идиоадаптацией	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
204	Становление ароморфозов осуществляется, как правило, на основе малоспециализированных групп предков	
205	Согласно гипотезе панспермии, жизнь занесена на землю из космоса	
206	Гипотеза биохимической эволюции впервые была сформулирована А. И. Опариным	
207	В настоящее время невозможно в лабораторных условиях получить органические вещества из неорганических	
208	Свободный кислород содержался в первичной атмосфере Земли	
209	Большое значение для развития жизни на Земле имел переход некоторых организмов к автотрофному (фототрофному) типу питания	
210	В настоящее время выделяют три надцарства органического мира: архен, эубактерии и эукариоты	
211	Надцарство эукариот разделяется на три царства	
212	Архен являются эукариотическими организмами	
213	В основе современных представлений о происхождении многоклеточных организмов лежит гипотеза фагоцитоза	
214	Атавизмы встречаются у всех организмов данного вида	
215	Рудиментарные органы сохраняются в течение всей жизни у всех представителей данного вида	
216	Человек и человекообразные обезьяны имели общих предков	
217	Человек произошел от современных человекообразных обезьян	
218	Австралопитеки перешли к двуногому хождению при выпрямленном положении тела	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
219	Границей, отделяющей человека от животных, является трудовая деятельность, в первую очередь производство орудий труда	
220	Архантропы занимают промежуточное положение между человеком современного типа и австралопитековыми	
221	Ранние неандертальцы морфологически были более примитивны, чем поздние (классические) неандертальцы	
222	Наиболее ранними представителями людей современного типа были кроманьонцы	
223	Биологические эволюционные факторы действуют на всех этапах становления рода <i>Ното</i>	
224	На поздних этапах становления человека современного типа решающую роль стали играть социальные факторы	
225	Между расами людей существуют четкие границы	
226	Различия между расами обусловлены признаками, связанными с частными приспособлениями к конкретным условиям среды	
227	Люди разных рас принадлежат к одному роду, но к разным видам	
228	Расизм оправдывает социальную несправедливость некими биологическими законами	
229	По мнению социал-дарвинистов, конкуренция, борьба за существование и естественный отбор являются движущими силами общественного развития	
230	Наиболее крупной экосистемой планеты является биосфера	
231	Изначальным источником энергии почти для всего живого на Земле является Солнце	
232	Циркуляция в биосфере химических элементов называется биогеохимическим циклом	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
233	Парниковый эффект связан с повышением содержания в атмосфере углекислого газа	
234	Озоновый слой вокруг Земли появился в связи с деятельностью человека	
235	Разумное отношение к природе должно исключать противоречия между человеком и средой его обитания	
236	Ноосфера есть новый этап развития биосферы	
237	Биотические факторы — совокупность всех условий среды, влияющих на организм	
238	Биотические факторы не оказывают влияния на абиотическую среду	
239	Экологические факторы могут оказывать как прямое, так и опосредованное воздействие на организм	
240	Эффект воздействия экологического фактора на организм зависит только от природы фактора	
241	Одним из способов защиты растений от действия низких температур является появление стелющихся форм	
242	Интенсивность метаболизма у холоднокровных животных пропорциональна температуре окружающей среды	
243	У животных, впадающих в спячку, температура тела всегда постоянна	
244	Для всех наземных растений большая влажность является благоприятным фактором	
245	У растений, живущих во влажных местах, хорошо развита корневая система	
246	У светолюбивых растений увеличение освещенности всегда вызывает повышение интенсивности фотосинтеза	
247	Свет является важным сигнальным фактором для большинства животных	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
248	Все признаки организмов имеют адаптивное значение	
249	Адаптации всегда относительны	
250	Раз выработанная адаптация проявляется при любых изменениях среды	
251	На длину светового дня реагируют только растения	
252	Конкуренция всегда ведет к вытеснению одного вида другим	
253	Живые организмы могут воздействовать друг на друга посредством специфически действующих продуктов обмена	
254	Хищничество встречается только у животных	
255	Действие биотических факторов может быть прямым и косвенным	
256	Деятельность человека всегда оказывает отрицательное воздействие на жизнедеятельность живых организмов	
257	Отношения хищник-жертва способствуют морфофизиологическому прогрессу жертвы, но не хищника	
258	Роль хищников в природе всегда отрицательна	
259	Пределы выносливости для гамет и эмбрионов обычно шире, чем для взрослых организмов	
260	Для рыб одним из лимитирующих факторов является содержание в воде кислорода	
261	В разной экологической обстановке для каждого вида лимитирующие факторы постоянны	
262	Каждый вид формирует свою экологическую нишу как сумму экологических ниш популяций, составляющих вид	
263	Популяции разных видов объединяются в единую биологическую систему на почве пищевых и пространственных взаимодействий	

№ п/п	Утверждение	Да Нет
264	Величина ареала популяции животных зависит от размера особей	
265	Ареал популяции всегда постоянен	
266	Падение численности ниже оптимальной может привести к исчезновению популяции	
267	У большинства видов смертность взрослых особей выше, чем в раннем возрасте	
268	Расселение особей и занятие ими новых площадей позволяет снизить внутривидовую конкуренцию	
269	Биогеоценоз — биологическая макросистема, образованная биоценозом и биотопом	
270	Между звеньями цепи питания осуществляется передача вещества, но не энергии	
271	При сезонных изменениях погоды биоценоз, как правило, погибает	
272	Сукцессия, развивающаяся на месте ранее существовавшего биоценоза, называется первичной	
273	Вторичные сукцессии всегда являются следствием хозяйственной деятельности человека	
274	Чем больше видовое разнообразие биоценоза, тем он нестабильнее	
275	Смена флоры и фауны по геологическим периодам представляет собой экологическую сукцессию	

Раздел IV. Допишите фразу, вставив необходимые термины или символы

R

|

1. Общая формула $\text{H}_2\text{N}-\text{CH}-\text{COOH}$ описывает структуру _____.

2. Нарушение пространственной структуры белков называется _____.

3. Связь $-\text{C}-\text{NH}$ называется _____.

||

|

O

4. Фрагменту цепи ДНК ГЦТЦААГАЦТГА комплементарен следующий фрагмент молекулы и-РНК _____.

5. Кодону в и-РНК АГЦ комплементарен в т-РНК антикодон _____.

6. Поглощение клеткой частиц диаметром > 1 мм называется _____, поглощение частиц $< 0,3$ мкм и капелек жидких жиров _____.

7. В состав ДНК входят азотистые основания _____, _____, _____ и _____. В РНК _____ замещен на _____.

8. Периферические белки мембраны, углеводные компоненты мембранных гликолипидов и гликопротеинов, а также рабочие части интегральных белков, выступающие над мембраной, образуют _____.

9. Внутренняя мембрана митохондрий образует выросты, называемые _____.

10. Система внутренних мембран хлоропластов образует плоские мешочки, называемые _____. Они собраны в стопки, называемые _____, и погружены в _____. В мембранах _____ сосредоточены _____ и _____ фотосинтеза.

11. При контакте лизосомы с фагоцитированной частицей образуется _____, которая после переваривания содержимого превращается во _____.

12. Самопереваривание отдельных органоидов и участков цитоплазмы клеток лизосомами называется _____.
13. Пространство между двумя ядерными мембранами называется _____.
14. Деконденсированный хроматин называется _____, а конденсированный — _____. Процессы транскрипции проходят на _____.
15. Бактериальная хромосома называется _____.
16. К энергетическому обмену относятся _____, _____ и _____.
17. Обмен веществ в организме называют _____.
18. Совокупность ферментативных реакций, направленных на расщепление сложных органических веществ, называется _____. К реакциям _____ относятся _____, _____, _____.
19. Совокупность химических процессов в живом организме, направленных на образование и обновление структурных частей клеток и тканей, называется _____.
20. Общее уравнение фотосинтеза записывается как _____.
21. В процессе фотосинтеза энергия Солнца запасается в виде _____.
22. Уравнение $\text{НОН} \rightarrow 0,5\text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2\bar{e}$ описывает _____.
23. Преобразование трансмембранного электрохимического потенциала ионов водорода, образующегося в световой фазе фотосинтеза, в энергию макроэргической связи АТФ называется _____.
24. Процесс получения энергии для синтеза органических соединений за счет окисления органических веществ называется _____.
25. Общее уравнение дыхания записывается как _____.
26. Уравнение $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 2\text{АДФ} + 2\text{H}_3\text{PO}_4 + 2\text{НАД} \rightarrow 2\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3 + 2\text{НАД} \cdot \text{H} + 2\text{АТФ} + 2\text{H}_2\text{O}$ описывает процесс _____.
27. Цепь реакций, приводящих к полному окислению пировиноградной кислоты до CO_2 и воды, называется _____.

28. Суммарный энергетический выход всего процесса дыхания составляет _____.
29. Процесс синтеза АТФ в процессе дыхания называется _____.
30. Цикл Кребса называют еще циклом _____.
31. Процесс получения энергии за счет окисления глюкозы при отсутствии или недостатке кислорода называется _____.
32. Уравнение $\text{CH}_3\text{COCOON} + 2\text{H} \rightarrow \text{C}_2\text{H}_5\text{OH} + \text{CO}_2$ описывает _____.
33. Удвоение молекул ДНК называется _____.
34. Процесс переноса информации с двуцепочечной молекулы ДНК на одноцепочечную молекулу РНК называется _____.
35. Отдельная вирусная частица называется _____.
36. Время существования клетки от деления до деления и образования двух клеток нового поколения называется _____.
37. Процесс синтеза белка на рибосомах, направляемый матрицей и-РНК, называется _____.
38. С момента разделения хроматид в анафазе митоза их называют _____.
39. В результате объединения гомологичных хромосом в профазе I мейоза образуются _____.
40. Процесс объединения гомологичных хромосом в профазе I мейоза называется _____.
41. Кроссинговером называется процесс _____.
42. Ряд процессов, обуславливающих встречу мужских и женских гамет, называется _____.
43. Соединение двух гамет называется _____. В результате получается _____.
44. Развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки называется _____.
45. Клетки, образующиеся в процессе дробления зиготы, называются _____.

46. Полость бластулы называется _____, а слой клеток, окружающих ее, — _____.
47. Образующиеся в процессе _____ зародышевые листки называются _____, _____ и _____.
48. Периоды, во время которых зародыш наиболее чувствителен к повреждению различными факторами, называют _____.
49. Способность клеток реагировать на влияние других клеток образованием определенных структур называется _____.
50. Непрямое постэмбриональное развитие называется _____. В этом случае зародышевый период развития заканчивается стадией _____.
51. Внезародышевые органы, функционирующие временно и обеспечивающие связь зародыша со средой, называются _____.
52. Процесс индивидуального развития организмов называется _____.
53. Совокупность наследственных задатков организма называется _____, а совокупность всех элементарных признаков организма _____.
54. Скрещивание организмов, различающихся по одному признаку, называется _____.
55. Организм, произошедший от слияния гамет, несущих одинаковые аллели гена, называется _____, а от несущих разные аллели гена _____.
56. Первый закон Менделя называется _____.
57. Второй закон Менделя выражается соотношением _____, где _____ — потомки с _____ проявлением признака, а _____ — с рецессивным. Этот закон называется _____.
58. Расщепление по фенотипу 3 : 1 соответствует расщеплению по генотипу _____.
59. Гены, расположенные на одних и тех же участках гомологичных хромосом и отвечающие за проявление одного

и того же признака, называются _____, или _____.

60. Правило, согласно которому каждая из гомологичных хромосом, расходящихся в мейозе в разные гаметы, содержит только один аллель гена, называется _____.
61. Третий закон Менделя называется _____.
62. Хромосомы, различающиеся у особей мужского и женского пола, называются _____ хромосомами, а одинаковые — _____ хромосомами.
63. В основе модификационной изменчивости лежит _____.
64. Гибридная мощность, проявляющаяся в превосходстве гибрида над родительскими формами, называется _____.
65. Совокупность методов, позволяющих переносить генетическую информацию из одного организма в другой, называется _____.
66. Близкородственное скрещивание называется _____, а неродственное — _____.
67. Наследуемые изменения генетического материала называются _____.
68. Процесс адаптивного преобразования популяций называется _____. Эволюцию надвидовых таксонов называют _____.
69. Уравнение Харди–Вайнберга записывается как _____, или _____.
70. Появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в процессе эволюции, называется _____.
71. Органы, имеющие общий план строения, развивающиеся из сходных эмбриональных зачатков и выполняющие как сходные, так и различные функции, называются _____.
72. Органы, имеющие разное происхождение, но сходные внешние и выполняющие сходные функции, называются _____.

73. Пространственное сожительство, полезное для одного вида и безразличное для другого, называется _____.
74. Взаимовыгодное сожительство организмов, относящихся к разным видам, называется _____.
75. Взаимоотношения на базе пищевых связей, при которых один из партнеров извлекает выгоду, а для другого эти связи безразличны, называется _____.
76. Сравнительно упрощенные, утратившие в процессе эволюции свое первоначальное значение образования называются _____.
77. _____ — межвидовые взаимоотношения, при которых один вид (_____) живет за счет другого (_____), используя его в качестве среды обитания и источника пищи.
78. Реакция организма на суточные изменения длины светового дня называется _____.
79. Последовательная смена биоценозов в пределах одного биотопа называется _____.

Раздел V. Заполните таблицу или пустые ячейки на схеме

- Заполните пустые ячейки на схеме.
Уровни организации живой материи:
молекулярный _____, _____, _____, _____;
популяционный _____, _____.
- Перечислите основные функции белков и приведите наиболее характерные примеры:

№ п/п	Функция	Примеры белков
1		
2		
3		
4		
5		
6		
7		

- Эмбриональный период начинается с образования _____ и делится на стадии _____, _____ и _____.
- Заполните решетку Пеннета для скрещивания двух дигетерозигот. Напишите расщепления по генотипу и фенотипу: _____.
- У отца — II, а у матери — III группа крови. У них родилось четверо детей. Впишите в пустые ячейки таблицы генотипы родителей:

Фенотип детей	Генотип отца	Генотип матери
У всех детей IV группа крови		
Все дети имеют разные группы крови		

6. Известно три основных пути достижения биологического прогресса:

а) _____;

б) _____;

в) _____.

7. Поставьте в соответствующих ячейках знак «+»

Изменение	Ароморфоз	Идиоадапция
Развитие четырехкамерного сердца у животных		
Возникновение многоклеточности у животных и растений		
Превращение части листьев в усики у гороха		
Появление проводящих тканей у наземных растений		
Появление теплокровности у птиц и млекопитающих		
Изменение формы клюва у птиц		
Возникновение фотосинтеза		
Возникновение полового процесса		
Появление внутреннего оплодотворения		
Появление хобота у слонов		

8. Поставьте в соответствующих ячейках знак «+»

Органы и признаки у человека	Рудименты	Атавизмы
Хвостовые позвонки		
Ушные мышцы		
Развитие густого волосяного покрова		

Аппендикс		
Развитие дополнительных пар молочных желез		
Сильное выпячивание клыков		
Полулуная складка в углу глаза		

9. Поставьте в соответствующих ячейках знак «+»

Способ клеточного деления	Митоз	Мейоз
Обеспечивает сохранение числа хромосом в ряду клеточных поколений		
Обеспечивает сохранение числа хромосом в ряду поколений при половом размножении		
Обеспечивает редукцию числа хромосом вдвое у дочерних клеток по сравнению с материнской		
Обуславливает идентичность особей в ряду поколений многоклеточных организмов при бесполом размножении		

10. Поставьте в соответствующих ячейках знак «+»

Организмы	Продуценты	Консументы первого порядка	Консументы второго порядка	Редуценты
Зеленые растения				
Травоядные животные				

Бактерии-хемосинтетики				
Плотоядные животные				
Грибы				
Цианобактерии				
Бактерии гниения и брожения				
Зерноядные птицы				
Хищники, питающиеся травоядными животными				

Раздел VI. Работа с рисунками и схемами

Подпишите рисунок и обозначения на нем.

1. Строение клеточной мембраны.
2. Строение митохондрий.
3. Строение хлоропластов.
4. Строение животной клетки.
5. Строение растительной клетки.
6. Строение вируса.
7. Строение сперматозоида.
8. Строение трехслойной гастролы.
9. Схема сперматогенеза.
10. Схема овогенеза.
11. Схема «Способы видообразования».

Определите по схеме способ деления клетки (мейоз или митоз). Подпишите названия фаз клеточного деления.

Левитин Михаил Гершович,
Левитина Татьяна Павловна

Общая биология

Пособие для поступающих в вузы

Главный редактор
Заведующий редакцией
Руководитель проекта
Литературный редактор
Художник
Корректор
Верстка

*Е. Строганова
Л. Винокуров
Т. Смирнова
И. Вернидуб
К. Радзевич
Н. Шелковникова
Л. Егорова*

Лицензия ИД № 05784 от 07.09.2001.

Налоговая льгота — общероссийский классификатор продукции ОК 005-93,
том 2; 95 3005 — литература учебная.

Подписано к печати 28.09.2004. Формат 84×108¹/₃₂. Усл. п. л. 21,84.

Тираж 4000 экз. Заказ № 1040.

ООО «Питер Принт», 194044, Санкт-Петербург, пр. Б. Сампсониевский, д. 29а.

Отпечатано с готовых диапозитивов в ФГУП ИПК «Лениздат»

Федерального агентства по печати и массовым коммуникациям

Министерства культуры и массовых коммуникаций РФ.

191023, Санкт-Петербург, наб. р. Фонтанки, 59.

ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВА ИЗДАТЕЛЬСКОГО ДОМА «ПИТЕР»

предлагают эксклюзивный ассортимент компьютерной, медицинской,
психологической, экономической и популярной литературы

РОССИЯ

Москва м. «Калужская», ул. Бутлерова, д. 176, офис 207, 240; тел./факс (095) 777-54-67;
e-mail: sales@piter.msk.ru

Санкт-Петербург м. «Выборгская», Б. Сампсониевский пр., д. 29а;
тел. (812) 103-73-73, факс (812) 103-73-83; e-mail: sales@piter.com

Воронеж ул. 25 января, д. 4; тел. (0732) 39-61-70;
e-mail: piter-vm@vmail.ru; piter@comch.ru

Екатеринбург ул. 8 Марта, д. 267б; тел./факс (343) 225-39-94, 225-40-20;
e-mail: piter-ural@r66.ru

Нижний Новгород ул. Премудрова, д. 31а; тел. (8312) 58-50-15, 58-50-25;
e-mail: piter@infonet.nnov.ru

Новосибирск ул. Немировича-Данченко, д. 104, офис 502;
тел./факс (3832) 54-13-09, 47-92-93, 11-27-18, 11-93-18; e-mail: piter-sib@nisp.ru

Ростов-на-Дону ул. Каливинская, д. 17а; тел. (8632) 95-36-31, (8632) 95-36-32;
e-mail: jupiter@rost.ru

Самара ул. Новосадовая, д. 4; тел. (8462) 37-06-07; e-mail: piter-volga@sama.ru

УКРАИНА

Харьков ул. Суздальские ряды, д. 12, офис 10-11; тел. (057) 712-27-06, 712-40-88;
e-mail: piter@tender.kharkov.ua

Киев пр. Красных Казаков, д. 6, корп. 1; тел./факс (044) 490-35-68, 490-35-69;
e-mail: office@piter-press.kiev.ua

БЕЛАРУСЬ

Минск ул. Бобруйская, д. 21, офис 3; тел./факс (37517) 226-19-53; e-mail: piter@mail.by

 Ищем зарубежных партнеров или посредников, имеющих выход на зарубежный рынок.
Телефон для связи: (812) 103-73-73.
E-mail: grigorjan@piter.com

 Издательский дом «Питер» приглашает к сотрудничеству авторов.
Обращайтесь по телефонам: Санкт-Петербург — (812) 327-13-11,
Москва — (095) 777-54-67.

 Заказ книг для вузов и библиотек: (812) 103-73-73.
Специальное предложение — e-mail: kozin@piter.com
