

Для
поступающих
в ВУЗЫ

БИОЛОГИЯ



Для

поступающих

в ВУЗы
БИОЛОГИЯ

*Под редакцией академика РАМН,
профессора В. Н. Ярыгина*

ИЗДАНИЕ ШЕСТОЕ, ИСПРАВЛЕННОЕ



*Москва
"Высшая школа"
2003*

УДК 57
ББК 28.0
Б63

Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации

**А.Г. Мустафин, Ф.К. Лагуева, Н.Г. Быстренина,
Н.М. Вахтель, Г.Г. Гринева, О.А. Студитская**

Рецензенты:

кафедра биологии Московского медицинского стоматологического
института им. Н.А. Семашко (зав. кафедрой проф. И.М. Яровая);
кафедра биологии Ярославской государственной медицинской академии
(зав. кафедрой проф. Н.С. Титов)

ISBN 5-06-003749-5 © ФГУП «Издательство «Высшая школа», 2003

Оригинал-макет данного издания является собственностью издательства «Высшая школа», и его репродуцирование (воспроизведение) любым способом без согласия издательства запрещается.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебное пособие написано в соответствии с программой по биологии для поступающих в вузы и предназначено для повторения и закрепления знаний, полученных в школе, а также выработки четкости изложения, умения анализировать и обобщать явления и факты. Каждая глава пособия начинается с постановки задания и заканчивается схемой изложенного материала в виде ключевых слов и понятий, рубрикой “Проверьте себя” с комплексом заданий и задач, способствующих самоконтролю усвоения материала и формированию практических навыков.

При написании книги авторы стремились приблизить уровень знаний обучающихся к уровню, необходимому для поступления в медицинский институт, осуществить преемственность школьного и вузовского преподавания биологических дисциплин. Предлагаемая книга не подменяет, а лишь дополняет школьные учебники, она преподносит фактический материал в более сжатой форме, делая определенный акцент на изучении человека как биологического объекта. Авторы использовали многолетний опыт преподавания биологии в Российском государственном медицинском университете и Московской медицинской академии им. И.М. Сеченова в краткой и доступной форме изложить фактический материал с учетом современных достижений биологических наук.

Целью настоящего пособия является формирование поэтапного усвоения отдельных тем, что позволит учащимся систематизировать конкретный материал, стимулировать самостоятельность процесса познания, развить склонность к анализу и выработать биологическое мышление.

Приступая к изучению конкретных тем, следует учитывать последовательность осуществления операций организации самостоятельной работы. Каждая глава построена по единому плану и начинается с *постановки задания*, выполнение которого обеспечивает усвоение *информационной* части. После повторения темы целесообразно проверить правильность знания терминов, используя ключевые слова. Практическое применение фактического материала обеспечивается выполнением заданий и решением задач, приведенных в *тренировочной* части; самоконтроль усвоения знаний обеспечивает наличие ответов.

Авторы с благодарностью примут и учтут все замечания и пожелания, касающиеся формы и содержания пособия.

Авторы

ВВЕДЕНИЕ

Значение биологии как науки о жизни определяется тем, что она служит теоретической базой многих наук. Особое место принадлежит биологической подготовке в системе медицинского образования. Основные закономерности биологических процессов, имеющих универсальное значение в природе, в полной мере приложимы и к человеку, который представляет собой часть биосферы и является продуктом ее эволюции. Между биологией и медициной существует тесная связь. На всех этапах развития медицины уровень представлений о причинах и сущности заболеваний человека определялся уровнем знаний о природе и сущности живой материи. Поступательное развитие биологических наук с закономерной неизбежностью ведет к новым этапам развития медицины. Благодаря этому появляются возможности объяснить самые сложные процессы жизнедеятельности, а стало быть, и природу различных болезней человека, связанных с нарушением этих процессов.

Биология располагает огромным фактическим материалом, овладение которым является необходимым условием научного познания мира. Теоретические достижения биологических наук широко применяют в медицине и сельском хозяйстве. Многие биологические принципы и положения используют в технике; они являются основой ряда производств пищевой, легкой, микробиологической и других отраслей промышленности. Только на основе биологических исследований возможно решение глобальных проблем современного человечества — повышения продуктивности сельского хозяйства, рационального использования и возобновления биологических ресурсов, охраны природы и окружающей среды. Задача состоит не только в выявлении и устранении отрицательного воздействия человечества на окружающую среду, но и в научном определении режимов рационального использования резервов природы. Биологические науки лежат в основе возможности сохранения биосферы Земли с целью создания оптимальных условий для жизни людей на планете.

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Современная биология — комплексная система знаний, включающая в себя большое количество самостоятельных биологических наук. Познание жизни на различных уровнях ее организации, изучение различных свойств организмов и объектов живого, а также разнообразие используемых методов исследования позволяют выделить большое количество биологических дисциплин: молекулярную биологию, цитологию, гистологию, анатомию, физиологию, зоологию, ботанику, эмбриологию, генетику, эволюционное учение, экологию, биохимию, биофизику и пр.

Единые закономерности, характерные для всего живого и раскрывающие сущность жизни, ее формы и развитие, составляют *предмет общей биологии*.

Глава 1

ЖИЗНЬ. ЕЕ ВОЗНИКНОВЕНИЕ НА ЗЕМЛЕ. СВОЙСТВА И УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) абиогенный синтез простейших органических соединений;
 - б) небиологическая полимеризация малых органических молекул;
 - в) возникновение белкового синтеза, контролируемого нуклеиновыми кислотами;
 - г) формирование первых клеток.
2. Объяснить причины невозможности самозарождения жизни на Земле в современную эпоху.
3. Описать условия первичной атмосферы Земли, способствовавшие образованию органических соединений.
4. Охарактеризовать особенности нуклеиновых кислот, белков и липидов, лежащие в основе формирования клеточного уровня организации живой материи.

5. Показать отдельные этапы, из которых мог бы слагаться процесс развития жизни на Земле. Представлять, какими данными располагает наука в пользу того, что эти этапы в действительности имели место.
6. Дать определение жизни и описать основные свойства и уровни организации живого.

1.1. Происхождение жизни на Земле

В глубокой древности и в наши дни людей волнует вопрос происхождения жизни. На протяжении тысячелетий они верили в возможность самопроизвольного зарождения жизни, считая его обычным способом появления живых существ из неживой материи. По мнению многих ученых средневековья, рыбы могли зарождаться из ила, черви — из почвы, мыши — из тряпок, мухи — из гнилого мяса. В XVII в. итальянский ученый Ф. Реди экспериментально показал *невозможность самозарождения живого*. В нескольких стеклянных сосудах он поместил кусочки мяса. Часть из них он оставил открытыми, а часть прикрыл кисеей. Личинки мух появились только в открытых сосудах, в закрытых их не было.

Окончательно версия о постоянном самозарождении живых организмов была опровергнута в середине XIX в. Л.Пастером. Он поместил простерилизованный бульон в колбу с длинным узким горлышком S-образной формы. Бактерии или другие находящиеся в воздухе организмы оседали под действием силы тяжести в нижней, изогнутой, части горлышка, тогда как воздух поступал в саму колбу. Проходили месяцы, а содержимое колбы оставалось стерильным. Проникнуть в колбу и вызвать разложение бульона бактерии могли лишь при отламывании горлышка или поворачивании колбы так, чтобы раствор омывал колено горлышка и стекал обратно в колбу.

Эти и другие сходные опыты убедительно показывали, что в современную эпоху живые организмы любого размера происходят от других живых организмов. Таким образом, возникал вопрос о происхождении первых живых организмов.

Согласно теории креационизма, земная жизнь была создана в прошлом сверхъестественным существом. Представления о Божественном сотворении мира придерживаются последователи почти всех наиболее распространенных религиозных учений.

Не исключено, конечно, что жизнь возникла вовсе не на Земле, а занесена с других планет. Согласно гипотезе вечности жизни, завоевавшей популярность в XIX в., жизнь могла распространяться от одной галактики к другой в виде спор микроорганизмов, растений. Кроме того, по мнению некоторых ученых, Земля и, возможно, другие первоначально лишенные жизни планеты могли быть намеренно наделены жизнью какими-то разумными существами, обитателями тех районов Вселенной, которые в своем развитии опередили нашу цивилизацию на

миллиарды лет. Эти гипотезы в настоящее время нет возможности ни подтвердить, ни опровергнуть.

Отрицание факта самозарождения жизни в настоящее время не противоречит представлениям о принципиальной возможности развития жизни в прошлом из неорганической материи. На определенной стадии развития неорганической природы жизнь может возникнуть как результат естественных процессов.

В 20-е годы XX в. русский ученый А.И.Опарин и англичанин Дж. Холден высказали предположение о *самопроизвольном зарождении жизни из неорганической материи*. К настоящему времени учеными предложены более или менее вероятные объяснения, каким образом в первичных условиях Земли из неживой материи постепенно, шаг за шагом, развились разнообразные формы жизни. Более того, достоверность этих гипотетических путей удалось в какой-то мере подтвердить экспериментально.

Самой элементарной единицей организации материи, наделенной жизнью, является клетка. Другими словами, жизнь проявляется лишь по достижении особого уровня организации материи, возникающего в результате эволюции от неклеточного состояния (элементы, молекулы, надмолекулярные комплексы) до такой степени сложности, которой обладают клетки. Поэтому жизнь имеет свою историю, начавшуюся, по палеонтологическим данным, 3,5 млрд. лет назад.

Ученые считают, что Солнце и планеты Солнечной системы образовались примерно 4,5 млрд. лет назад из диффузного газопылевого облака, конденсировавшегося под действием сил гравитации. Первичная атмосфера Земли состояла, вероятно, главным образом из водяных паров, H_2 и CO_2 с небольшой примесью других газов (NH_3 , CH_4 , CO_2 , H_2S) при почти полном отсутствии O_2 (практически весь кислород, содержащийся в атмосфере в настоящее время, является продуктом фотосинтеза). Предполагают, что эта восстановленная атмосфера Земли стала местом абиогенного синтеза простейших органических соединений (мономеров), предшественников биологических макромолекул живого вещества и ряда других органических соединений.

Образование мономеров из газов, присутствующих в первичной атмосфере Земли, можно воспроизвести и изучить в лабораторных условиях (рис. 1.1). Возможными источниками энергии для образования органических веществ без участия живых организмов, видимо, являлись электрические разряды, ультрафиолетовое излучение, радиоактивные частицы, космические лучи, ударные волны от метеоритов, попадавших в земную атмосферу, теплота от интенсивной вулканической деятельности. В отсутствие кислорода, который мог бы их разрушить, а также живых организмов, которые использовали бы их в качестве пищи, абиогенно образовавшиеся органические вещества накапливались в Мировом

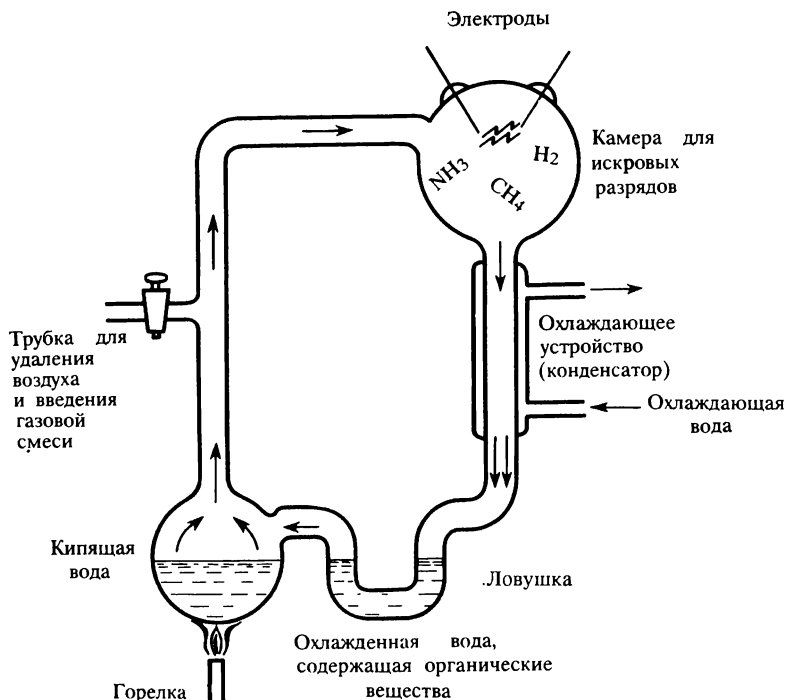


Рис. 1.1. Опыт, имитирующий условия первичной атмосферы Земли
 Через пары воды и смесь газов (NH_3 , CH_4 , H_2) пропускают электрический разряд.
 Органические вещества накапливаются в U-образной ловушке

океане, возникшем по мере охлаждения поверхности Земли вследствие конденсации водяных паров и выпадения осадков.

Следующим шагом было образование более крупных полимеров из малых органических мономеров, опять же без участия живых организмов. Американский ученый С.Фокс в результате нагревания смеси сухих аминокислот получил полипептиды различной длины. Они были названы протеиноидами, т.е. белковообразными веществами. Так же были получены полинуклеотиды при нагревании смеси нуклеотидов в присутствии фосфатов. Видимо, на первобытной Земле образование таких протеиноидов и полинуклеотидов со случайной последовательностью аминокислот или нуклеотидов могло происходить при испарении воды в водоемах, оставшихся после отлива. Если полимер образовался, он способен влиять на образование других полимеров. Некоторые протеиноиды способны, подобно ферментам, катализировать определенные химические реакции: именно эта способность, наверное, была главной чертой, определившей их

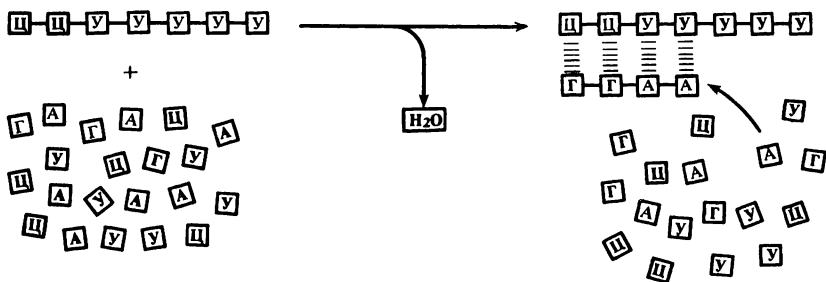


Рис. 1.2. Абиогенная полимеризация нуклеотидов (А, Г, Ц, У)

Нуклеотиды способны связываться друг с другом, образуя полинуклеотид (слева). Специфическое спаривание комплементарных нуклеотидов позволяет одному полинуклеотиду служить матрицей для синтеза другого (справа)

последующую эволюцию. Эксперименты показывают, что один полинуклеотид, возникший из смеси нуклеотидов, может служить матрицей для синтеза другого (рис. 1.2).

Многие ученые считают, что специфическое спаривание комплементарных нуклеотидов, вероятно, сыграло решающую роль в возникновении жизни. При благоприятных условиях в концентрированном растворе нуклеотидов полинуклеотид может *самовоспроизводиться*, но в процессе копирования не исключены ошибки, что неизбежно приведет к размножению новых разнообразных полимерных последовательностей РНК-подобных полинуклеотидов.

Последовательность нуклеотидов определяет разнообразные свойства молекул. В результате спаривания комплементарных нуклеотидов в цепи РНК-подобного полинуклеотида молекула принимает определенную трехмерную конфигурацию в растворе (рис. 1.3). От нее зависят стабильность и способность к размножению (некоторые молекулы могут быть

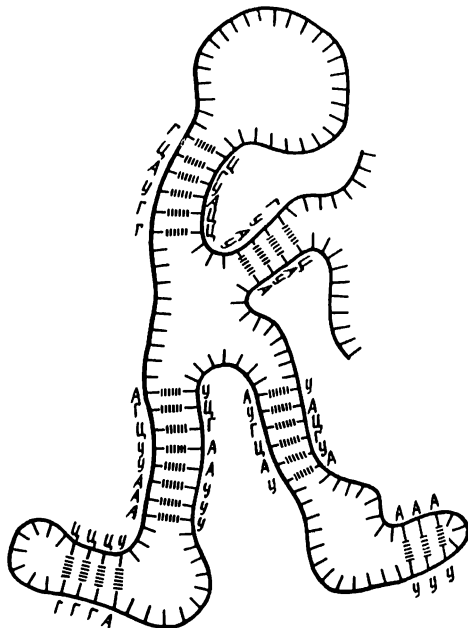


Рис. 1.3. Трехмерная структура РНК-подобного полинуклеотида

В результате спаривания комплементарных нуклеотидов из разных участков полинуклеотидная цепь принимает определенную форму

слишком длинными, чтобы являться хорошими матрицами, и не все молекулы могут одинаково успешно удваиваться).

Таким образом, одноцепочечные полинуклеотиды содержат определенную информацию в виде последовательности нуклеотидов и обладают на основе этой генетической информации пространственной структурой, обуславливающей их функции и реакцию на внешние условия. Возникновение таких самореплицирующихся молекул, обладающих информационными и функциональными свойствами, считают необходимой предпосылкой эволюционного процесса. Генетическая информация РНК-полимеров через посредство ее функционального (фенотипического) выражения в виде специфической пространственной укладки подвержена действию естественного отбора.

Полипептиды со случайной последовательностью, возникающие в результате абиогенных механизмов, вполне вероятно, имели каталитические свойства и, в частности, могли способствовать точности и скорости копирования молекул РНК, а также повышать стабильность копий. Можно предположить, что РНК-подобные полинуклеотиды со временем приобрели способность направлять сборку белков, а белки, в свою очередь, стали катализировать синтез новых копий РНК с большей эффективностью. Полинуклеотиды, способствующие синтезу определенных полипептидов, должны были получить большее преимущество в эволюционном процессе. Возникновение *белкового синтеза, контролируемого нуклеиновыми кислотами*, несомненно явилось наиболее важным этапом возникновения жизни на Земле.

Эволюционное развитие столь сложного механизма еще недостаточно выяснено, хотя отдельные элементы уже складываются в определенную картину. Между нуклеиновыми кислотами и белками постепенно сформировалась своеобразная специализация. Белки стали обеспечивать синтез новых нуклеиновых кислот, новых белков и других веществ, перераспределять энергию, необходимую для протекания биосинтетических реакций и пр., т.е. осуществлять *фенотипическое выражение генетической информации*, а нуклеиновые кислоты обеспечивали этот процесс необходимой информацией.

В дальнейшем роль первичного носителя генетической информации перешла к ДНК. Двухцепочечное строение ДНК обеспечивает большую стабильность хранимой генетической информации, а также и функционирование механизма репарации. За РНК закрепились роль "посредника": она переносит информацию от ДНК к белку. Все ныне существующие живые организмы (вирусы, прокариоты и эукариоты) характеризуются именно таким направлением потока информации. На основе этого кажутся менее правдоподобными модели, требующие, чтобы поток информации был направлен от примитивных белков к примитивным нуклеино-

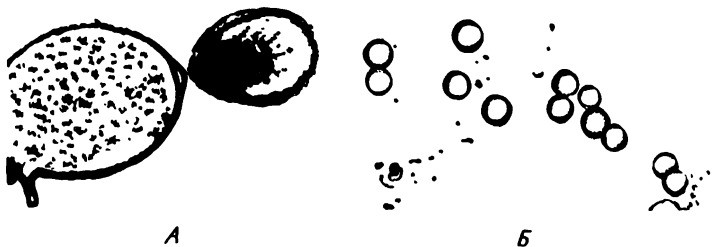


Рис. 1.4. Комплексы органических полимеров. А — коацерватные капли в водном растворе, полученные в лаборатории А.И.Опарина; Б — микросферы, полученные С.Фоксом при добавлении воды к протеиноидам (микросферы покрыты двойным слоем белка)

вым кислотам, в современных организмах ничего подобного не встречается.

В экспериментах А.И.Опарина и С.Фокса было показано, что если смешать в водной среде различные виды полимеров, то они могут объединяться и образовывать более сложные агрегаты из разных молекул (рис.1.4,А,Б). Подобные комплексы органических полимеров в определенной степени обладают зачатками главных свойств современных клеток: в ряде случаев липиды образуют на поверхности клеток оболочки; эти системы способны избирательно поглощать вещества из окружающей среды и катализировать различные химические реакции; стабилизировать внутренние полимеры, а при достижении слишком больших размеров — распадаться на более мелкие фрагменты. Эксперименты Опарина и Фокса показывают, в какой мере поведение, напоминающее жизненные процессы, обусловлено физико-химическими особенностями. Разумеется, в этих экспериментах мы находим лишь аналогию живого.

В течение эволюции преимуществом должны были обладать комплексы молекул, в которых связи между нуклеиновыми кислотами и белками проявились более отчетливо. Так как удачные комбинации могли давать удачное потомство, то такие комплексы становились многочисленными. Следует допустить, что это был также период проб и ошибок, характеризующийся случайностью событий, причем, видимо, ошибки преобладали. Это вело к образованию короткоживущих комплексов, все особенности которых исчерпывались самим актом их возникновения.

Взаимодействие различных по особенностям агрегатов молекул со средой, различающейся содержанием в ней свободных молекул, могло создать необходимые условия для естественного отбора. Под его действием системы, оказавшиеся более удачными по своим свойствам, а также способные к более точному размножению,

стали преобладать над другими. Для отбора молекул нуклеиновых кислот по особенностям кодируемых ими белков необходимо, чтобы их комплекс находился в ограниченном отсеке (компартементе), обеспечивающем преимущественное использование этих белков для внутренних нужд. Поэтому наряду с возникновением контролируемого нуклеиновыми кислотами белкового синтеза *образование наружной мембраны* следует считать другим важным событием в эволюции жизни. Полагают, что формирование первых клеток произошло тогда, когда молекулы липидов в водной среде случайно образовали мембранные структуры, заключавшие в себе смесь самовоспроизводящихся молекул: нуклеиновых кислот и белков.

1.2. Начальные этапы развития жизни на Земле

Ученые считают, что первые примитивные клетки (прокариоты) появились в водной среде Земли 3,0 — 3,5 млрд. лет назад. Они питались синтезированными абиогенно органическими веществами или менее удачливыми своими собратьями; энергетические потребности удовлетворяли за счет брожения, т.е. были анаэробными гетеротрофами. Отбор среди клеток велся на способность получать энергию и вещества из окружающей среды более эффективным путем и обращать их на создание потомства.

При увеличении численности гетеротрофных прокариотических клеток запас органических соединений в первичном океане истощался. В этих условиях значительное преимущество при отборе должны были приобрести организмы, способные к автотрофности, т.е. к синтезу органических веществ из неорганических за счет реакций окисления и восстановления. Видимо, первыми автотрофными организмами были хемосинтезирующие бактерии. Следующим этапом было развитие реакций с использованием солнечного света — фотосинтез.

Для первых фотосинтезирующих бактерий источником электронов был сероводород (H_2S). Значительно позже у цианобактерий (синезеленых водорослей) развился более сложный процесс получения электронов из воды. В результате в качестве побочного продукта фотосинтеза в земной атмосфере начал накапливаться кислород. Это явилось предпосылкой для возникновения в ходе эволюции аэробного дыхания. Способность синтезировать при дыхании большее количество АТФ позволяла организмам расти и размножаться быстрее, а также усложнять свои структуры и обмен веществ.

Считают, что предками эукариот были прокариотические клетки. Согласно теории клеточного симбиоза, эукариотическая клетка представляет сложную структуру, состоящую из нескольких прокариотических клеток, которые взаимодополняют друг друга

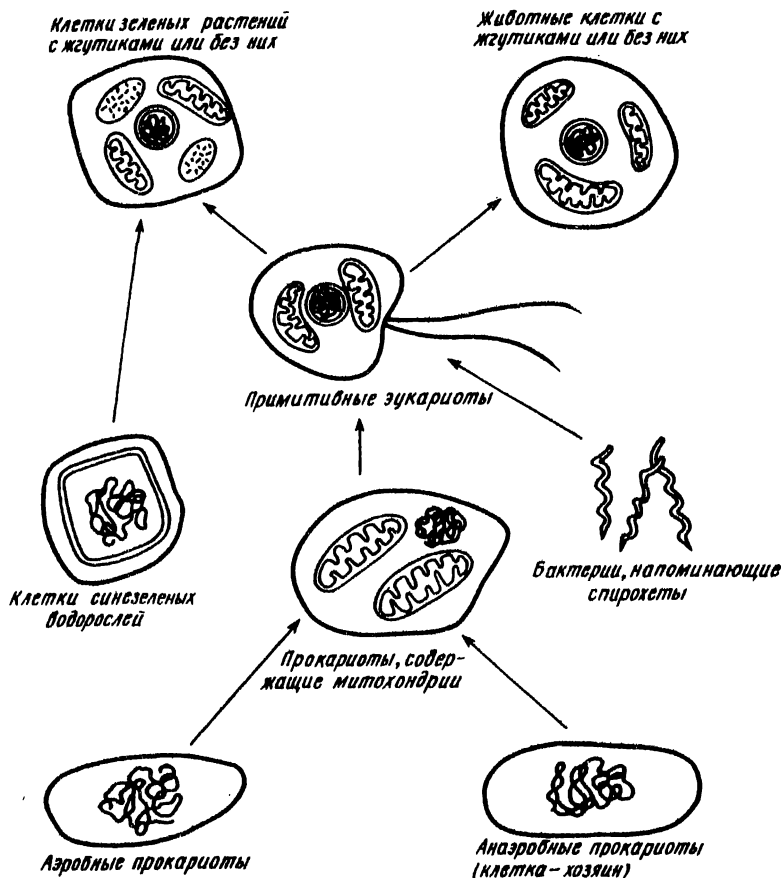


Рис. 1.5. Происхождение растительных и животных эукариотических клеток в соответствии с симбиотической теорией

в пределах общей клеточной мембраны (рис.1.5). Целый ряд данных свидетельствует о происхождении митохондрий и хлоропластов, а возможно, и жгутиков от ранних прокариотических клеток, ставших внутренними симбионтами большей по размерам анаэробной клетки. Объем эукариотических клеток по сравнению с прокариотическими, как правило, в 1000 раз больше. Соответственно в эукариотических клетках больше разнообразного клеточного материала.

Глубокие преобразования в строении и функционировании значительно увеличили эволюционные возможности эукариот, которые, появившись всего 0,9 млрд. лет назад, смогли достигнуть многоклеточного уровня и сформировать современную флору и фауну. Для сравнения следует сказать, что с момента появления

первых прокариотических клеток (3,5 млрд. лет назад) до появления первых эукариотических клеток потребовалось около 2,5 млрд. лет.

1.3. Определение, основные свойства и уровни организации живого

Итак, жизнь — это одна из форм существования материи, закономерно возникшая при определенных условиях. Одним из существенных свойств живого является **обмен веществ**. Организмы потребляют из окружающей среды энергию и вещества и используют их для обеспечения химических реакций, а затем возвращают в среду эквивалентное количество энергии и вещества в другой форме, менее пригодной для них. Организм — открытая система, находящаяся в стационарном состоянии: скорость поступления веществ и энергии из среды уравнивается скоростью переноса веществ и энергии из системы. Уже своим *химическим составом* (нуклеиновые кислоты, белки, липиды и др.) земные организмы достаточно четко отграничены от неживого. Хотя живые существа состоят из тех же атомов, что и неживая природа, эти элементы образуют в организме сложные молекулы, не встречающиеся в неживой природе.

Следующим обязательным свойством живых существ является способность к **самовоспроизведению** с сохранением у потомков строения и функций родительских форм. В основе наследственности лежит матричный принцип репликации и синтеза молекул нуклеиновых кислот. Новый организм возникает в большинстве случаев из особо устроенных половых клеток в ходе процессов роста и развития.

Взаимосвязь между поколениями осуществляется в процессе передачи наследственного материала и последующего на основе этой информации индивидуального развития — **онтогенеза**. Самоудвоение молекул ДНК делает возможным не только сохранение у потомков наследственных особенностей родителей, но и отклонение от них, т.е. **изменчивость**. При смене многочисленных поколений происходит изменение видов, или историческое развитие, — **филогенез**. Способность передавать в поколениях изменения наследственного материала лежит в основе **выработки адаптаций к среде**, эволюционного развития живой природы.

Для существования живого в меняющихся условиях окружающей среды необходимо внутреннее регулирование — **саморегуляция** различных процессов, подчинение их единому порядку поддержания постоянства внутренней среды — **гомеостаза**. Саморегуляция основана на *принципе обратной связи*: сигналом для включения того или иного регулируемого процесса может быть изменение состояния какой-либо системы, изменение концентрации веществ и т.д. В клетке такие системы построены на

химических принципах (процессы обмена веществ регулируются на основе биологического катализа), в животном многоклеточном организме — на основе гуморальной и нервной регуляции, в сообществах организмов — в зависимости от разнообразия внутри- и межвидовых взаимодействий.

Организмы обладают также свойством избирательно реагировать на воздействия внешней среды — раздражимостью. Раздражимостью называют способность организма отвечать на определенные воздействия специфическими реакциями. Наиболее яркой формой проявления раздражимости является движение. У растений это тропизмы, ростовые движения, у примитивных животных — таксисы. Реакции многоклеточных на раздражение осуществляются с помощью нервной системы и называются рефлексами. Сочетание раздражитель — реакция могут накапливаться в виде опыта, т.е. научения и памяти, и (по крайней мере у животных) использоваться в последующей деятельности.

Живые системы резко отличаются от неживых объектов своей исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. В то же время любой компонент биологической системы дискретен и целостен, т.е. состоит из отдельных, тесно связанных взаимодействующих частей, образующих структурно-функциональное единство.

Структурная сложность живого начинается с гигантских полимерных молекул и продолжается на уровне клеток многоклеточных организмов и надорганизменных сообществ. Все живое на Земле характеризуется иерархичностью (соподчиненностью) структурной организации. Функционирование биологических систем на менее сложном уровне является необходимой предпосылкой осуществления свойств живого на более высоком уровне (например, самовоспроизведение на уровне многоклеточного организма невозможно без репликации молекул ДНК, деления клеток и т.д.). Такая взаимосвязь и соподчиненность уровней организации живого является отражением иерархичного принципа строения биологических систем и лежит в основе биологической формы движения материи.

Все многообразие живой природы можно свести к пяти структурным уровням и выделить наиболее значимые биологические явления, специфичные данному уровню (табл. 1.1).

Биосистемы образуются из объединения множества компонентов в более крупные структурно-функциональные единицы, обладающие новыми свойствами, не встречающимися по отдельности у входящих в них составных частей. Например, такие популяционные свойства, как длительное в течение многих поколений существование в среде, генофонд, возрастной и половой состав и др., отсутствуют у отдельных составляющих их особей.

Т а б л и ц а 1.1. Иерархия организации живого

Уровни организации	Молекулярно-генетический	Клеточный	Организменный (онтогенетический)	Популяционно-видовой	Биогеоценотический
Биологические явления	Репликация Рекомбинация Репарация Транскрипция Трансляция	Наименьшая самовоспроизводящаяся единица жизни	Организм — самостоятельное существо в среде системы. Реализация наследственной информации	Популяция — единица эволюции. Обмен генетической информацией при свободном скрещивании	Круговорот веществ и поток энергии
Биосистемы	Генетические системы	Клеточные системы: ткани органы	Системы организмов	Популяционные системы	Экосистемы

Современному состоянию исследований в области молекулярной биологии соответствует определение явления жизни, данное отечественным ученым М.В.Волькенштейном: "Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот".

Ключевые слова и понятия

Абиогенный синтез органических соединений	иерархичность
Автотрофность	наследственность
Аэробные гетеротрофы	обмен веществ
Анаэробные гетеротрофы	онтогенез
Гипотеза вечности жизни	раздражимость
Образование наружной мембраны	рост и развитие
Образование полимеров из мономеров	самовоспроизведение
Первичная атмосфера Земли	саморегуляция
Планеты Солнечной системы	филогенез
Полинуклеотиды	химический состав
Полипептиды	Уровни организации живого:
Прокариотические клетки	биогеоценотический
Развитие жизни из неорганической материи	клеточный
Самовоспроизводящиеся молекулы	молекулярно-генетический
Свойства живого:	организменный
гомеостаз	популяционно-видовой
изменчивость	Фотосинтетики
	Хемосинтетики
	Эукариотические клетки

Проверьте себя

1. Какие условия первичной атмосферы Земли способствовали синтезу органических соединений?
 - а) Наличие возможных источников энергии для образования химических связей; б) присутствие значительного количества кислорода; в) наличие водяных паров с примесью других газов при почти полном отсутствии кислорода; г) наличие в атмосфере Земли разнообразных микроорганизмов.

2. Какие свойства полинуклеотидов играли значительную роль в возникновении жизни?
- а) Специфическое спаривание комплементарных нуклеотидов; б) способность образовывать в водных растворах мембранные структуры; в) способность содержать информацию; г) способность принимать в растворе определенную трехмерную структуру; д) способность обеспечивать синтез органических веществ из неорганических.
3. Расположите названные структуры и процессы в последовательности их появления в процессе эволюции:
- а) фотосинтез; б) прокариотические клетки; в) дыхание; г) хемосинтез; д) абиогенный синтез мономеров; е) эукариотические клетки; ж) образование наружной мембранной оболочки; з) образование комплекса самовоспроизводящихся молекул; и) брожение.
4. Самозарождение жизни на Земле в настоящее время является маловероятным, так как:
- а) ультрафиолетовое излучение Солнца губительно действует на живые организмы; б) кислород атмосферы мог бы разрушить образовавшиеся органические соединения; в) на Земле слишком мало действующих вулканов; г) ныне существующие живые организмы использовали бы в качестве пищи вещества, из которых могла бы возникнуть жизнь.
5. Укажите биологические явления, характерные для определенных уровней организации живого — популяционно-видового (1), клеточного (2), организменно-го (3), биогеоценотического (4), молекулярно-генетического (5):
- а) круговорот веществ и поток энергии; б) транскрипция; в) обмен генетической информацией при свободном скрещивании; г) наименьшая единица воспроизведения живого; д) трансляция; е) наименьшая единица, самостоятельно существующая в среде; ж) наименьшая единица эволюции; з) репликация ДНК.

Р а з д е л I

ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ

Цитология (от греч. *цитос* — клетка, *логос* — наука) — наука о клетке. Клетка является элементарной, т.е. наименьшей, самостоятельной единицей строения, функционирования и развития всех живых организмов. Знание основ химической и структурной организации, принципов функционирования и механизмов развития клетки исключительно важно для понимания сходных черт, присущих сложно устроенным организмам растений, животных и человека.

Изучение основ цитологии мы начинаем с анализа химического состава клетки.

Глава 2

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТКИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) полимер, мономер;
 - б) углевод, моносахарид, дисахарид, полисахарид;
 - в) липид, жир, глицерин, жирная кислота;
 - г) аминокислота, полипептид, белок;
 - д) катализатор, фермент, активный центр;
 - е) нуклеиновая кислота, нуклеотид;
 - ж) АТФ, ГТФ, ЦТФ, ТТФ, УТФ, РНК, ДНК;
 - з) конформация, первичная, вторичная, третичная, четвертичная структуры макромолекулы;
 - и) денатурация, ренатурация.
2. Охарактеризовать атомный (элементарный) состав клетки, привести примеры макро-, микро- и ультрамикрорезультатов, объяснить их значение в клетке.
3. Систематизировать и привести примеры неорганических и органических веществ клетки.
4. Перечислить и обсудить свойства воды и неорганических ионов; охарактеризовать их роль в клетке (живом организме).
5. Перечислить четыре основные группы органических соединений клетки и представлять роль каждого из них.

2.1. Атомный (элементарный) состав клетки

Из 110 элементов Периодической системы Менделеева в состав организмов входит более половины, причем 24 из них являются обязательными и обнаруживаются почти во всех типах клеток. По процентному содержанию в клетке химические элементы делятся на три группы: макро-, микро- и ультрамикрорезультаты.

Макроэлементы в сумме составляют порядка 98% всех элементов клетки и входят в состав жизненно важных биологических веществ. К ним относят водород (> 60%), кислород (~ 25%), углерод (~ 10%), азот (~ 3%). К микроэлементам принадлежит восемь элементов, содержание которых в клетке исчисляется десятymi и сотыми долями процента и в сумме составляет менее 2 — 3%. Это магний, натрий, кальций, железо, калий, сера, фосфор, хлор. К группе ультрамикроэлементов относят цинк, медь, йод, фтор, марганец, кобальт, кремний и другие элементы, содержащиеся в клетке в исключительно малых количествах (суммарное содержание порядка 0,1%).

Несмотря на низкое содержание в живых организмах, микро- и ультрамикроэлементы играют чрезвычайно важную роль: они входят в состав различных ферментов, гормонов, витаминов и обуславливают тем самым нормальное развитие и функционирование структур клетки и организма в целом. Так, например, медь является составной частью ряда ферментов, занятых в процессах тканевого дыхания. Цинк — необходимый компонент почти ста ферментов, в частности ДНК- и РНК-полимераз; он содержится также в гормоне поджелудочной железы — инсулине. Кобальт входит в состав витамина В₁₂, регулирующего кроветворную функцию. Железо является компонентом гемоглобина, а йод — гормона щитовидной железы — тироксина.

Роль ряда ультрамикроэлементов в организме еще не уточнена или даже неизвестна (мышьяк). При недостатке этих элементов в почве, а следовательно, в воде и пищевых продуктах снижается их содержание в организме. При этом развиваются различные патологические состояния (сахарный диабет, эндемический зоб, злокачественная анемия и др.).

2.2. Молекулярный состав клетки

Химические элементы входят в состав клеток в виде ионов или компонентов молекул неорганических и органических веществ. Относительно простые химические соединения, которые встречаются как в живой, так и в неживой природе (в минералах, природных водах), называют неорганическими (или минеральными) веществами. Многообразные соединения углерода, синтезируемые преимущественно живыми организмами, называют органическими веществами.

2.2.1. Неорганические вещества

Вода — одно из самых распространенных веществ на Земле и преобладающий компонент всех живых организмов. Среднее содержание воды в клетках большинства организмов составляет около 70% (в клетках медузы — 96%). Количество воды в

различных органах и тканях варьирует и зависит от уровня их обменных процессов. У человека содержание воды в клетках костной ткани составляет 20%, а в клетках головного мозга — до 85%.

Вода в клетке находится в двух формах: *свободной* и *связанной*. Свободная вода составляет 95% всей воды клетки; на долю связанной воды, входящей в состав фибриллярных структур и соединенной с некоторыми белками, приходится 4 — 5%.

Вода обладает рядом свойств, имеющих исключительно важное значение для живых организмов. Уникальные свойства воды определяются структурой ее молекул. Молекула воды является *диполем*. Атом кислорода в ней ковалентно связан с двумя атомами водорода. Положительные заряды сосредоточены у атомов водорода, так как кислород электроотрицательнее водорода. Молекулы воды способны образовывать между собой водородные связи. По прочности водородная связь примерно в 20 раз слабее ковалентной, поэтому она легко разрывается, например при испарении воды.

Из-за высокой полярности молекул вода является лучшим из известных растворителей. Вещества, хорошо растворимые в воде, называют гидрофильными. К ним относят многие кристаллические соли, ряд органических веществ — спирты, сахара, некоторые белки (например, альбумины, гистоны). Вещества, плохо или вовсе не растворимые в воде, называют гидрофобными. Последние представлены жирами, нуклеиновыми кислотами, некоторыми белками (глобулины, фибриллярные белки).

Высокая *теплоемкость* воды, т.е. способность поглощать теплоту при минимальном изменении собственной температуры, делает ее идеальной жидкостью для поддержания теплового равновесия клетки и организма. Так как на испарение воды расходуется много теплоты, то, испаряя воду, организмы могут защищать себя от перегрева (например, при потоотделении).

Вода обладает высокой *теплопроводностью*, обеспечивая возможность равномерного распределения теплоты между тканями организма.

Вода является *дисперсионной средой*, играющей важную роль в коллоидной системе цитоплазмы, определяет структуру и функциональную активность многих макромолекул, служит основной средой для протекания химических реакций и непосредственным участником реакций синтеза и расщепления органических веществ, обеспечивает транспортировку веществ в клетке и организме (диффузия, кровообращение, восходящий и нисходящий ток растворов по телу растения и др.).

Вода практически не сжимается, создавая *тургорное давление* и определяя объем и упругость клеток и тканей.

Неорганические ионы имеют немаловажное значение для обеспечения процессов жизнедеятельности клетки — это катионы

(K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , NH_4^+) и анионы (Cl^- , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HCO_3^- , NO_3^-) минеральных солей. Концентрация катионов и анионов в клетке и в окружающей ее среде резко различна. Внутри клетки преобладают ионы K^+ и крупные органические ионы, в околоклеточных жидкостях всегда больше ионов Na^+ и Cl^- . Вследствие этого образуется разность зарядов внешней и внутренней поверхностей мембраны клетки, между ними возникает *разность потенциалов*, обуславливающая такие важные процессы, как передача возбуждения по нерву или мышце.

Содержащиеся в организме ионы имеют важное значение для поддержания постоянства реакций среды в клетке и в окружающих ее растворах, т.е. являются *компонентами буферных систем*. Наиболее значимые буферные системы млекопитающих — фосфатная и бикарбонатная.

Фосфатная буферная система состоит из $H_2PO_4^-$ и HPO_4^{2-} и поддерживает pH внутриклеточной жидкости в пределах 6,9 — 7,4. Главной буферной системой внеклеточной среды (плазмы крови) служит *бикарбонатная система*, состоящая из H_2CO_3 и HCO_3^- и поддерживающая pH на уровне 7,4.

Соединения азота, фосфора, кальция и другие неорганические вещества служат источником строительного материала для синтеза органических молекул (аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и др.) и входят в состав ряда опорных структур клетки и организма.

Некоторые неорганические ионы (например, ионы кальция и магния) являются активаторами и компонентами многих ферментов, гормонов и витаминов. При недостатке этих ионов нарушаются жизненно важные процессы в клетке.

Немаловажные функции в живых организмах выполняют *неорганические кислоты* и их *соли*. Соляная кислота входит в состав желудочного сока животных и человека, ускоряя процесс переваривания белков пищи. Остатки серной кислоты, присоединяясь к нерастворимым в воде чужеродным веществам, придают им растворимость, способствуя выведению из организма. Неорганические натриевые и калиевые соли азотистой и фосфорной кислот, кальциевая соль серной кислоты служат важными компонентами минерального питания растений, их вносят в почву в качестве удобрений. Соли кальция и фосфора входят в состав костной ткани животных.

2.2.2. Органические вещества

Клетки содержат множество разнообразных органических соединений: углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты и др. Основу органических веществ составляют атомы углерода, способные вступать друг с другом в прочные ковалентные связи и

образовывать разнообразные по форме каркасы органических молекул. В зависимости от молекулярной массы и структуры различают малые низкомолекулярные органические молекулы — мономеры — и более крупные, высокомолекулярные макромолекулы — полимеры. Мономеры служат строительными блоками для полимеров.

Полимеры представляют собой линейные или разветвленные цепи, содержащие большое число мономерных звеньев. Полимеры, представленные одним видом мономеров, называют гомополимерами, несколькими различными мономерами — гетерополимерами. Полимер, в молекуле которого группа мономеров периодически повторяется, называют *регулярным*. Известны также *нерегулярные* полимеры, в молекулах которых нет видимой повторяемости мономерных звеньев. Свойства биополимеров зависят от числа, состава и порядка расположения составляющих их мономеров. Возможность изменения состава и последовательности мономеров в структуре полимера лежит в основе образования значительного числа вариантов биологических макромолекул, обладающих различными свойствами. Этот принцип играет важную роль в понимании многообразия живых организмов.

2.2.2.1. Углеводы

Как следует из названия, углеводы представляют собой соединения углерода и воды; их формула $C_n(H_2O)_n$. Содержание углеводов в животных клетках составляет 1 — 5%, а в некоторых клетках растений достигает 70%.

Различают три основных класса углеводов : моносахариды, олигосахариды и полисахариды, различающиеся числом мономерных звеньев.

Моносахариды — бесцветные, твердые кристаллические вещества, легко растворимые в воде, но нерастворимые в неполярных растворителях, имеющие, как правило, сладкий вкус. В зависимости от числа атомов углерода различают *триозы*, *тетрозы*, *пентозы*, *гексозы* и *гептозы*. Наиболее распространены в природе гексозы (глюкоза, фруктоза) — основные источники энергии в клетках (при полном расщеплении 1г глюкозы высвобождается 17,6 кДж энергии) и пентозы (рибоза, дезоксирибоза), входящие в состав нуклеиновых кислот.

Два или несколько ковалентно связанных друг с другом с помощью гликозидной связи моносахарида образуют ди- или олигосахариды. Дисахариды также широко распространены в природе: наиболее часто встречаются *мальтоза*, или солодовый сахар, состоящий из двух молекул глюкозы; *лактоза*, входящая в состав молока и состоящая из галактозы и глюкозы; *сахароза*, или свекловичный сахар, включающий глюкозу и фруктозу. Дисахариды, как и моносахариды, растворимы в воде и обладают сладким вкусом.

Полисахариды содержат большое число моносахаридных остатков и обладают высокой молекулярной массой. Они утрачивают сладкий вкус и способность растворяться в воде. Полисахариды — это биополимеры. В составе живых организмов имеется много разнообразных полисахаридов. Наиболее широко распространены такие полимеры глюкозы, как *крахмал* и *гликоген*, используемые клетками растений и животных для запасаания энергии, а также *целлюлоза* и *хитин*, обеспечивающие прочность покровных структур растений, грибов и животных.

Некоторые углеводы способны образовывать комплексы с липидами и белками, формируя сложные углеводы типа гликолипидов и гликопротеинов. Большинство мембранных и секретируемых клеткой белков относится к гликопротеинам.

Биологическое значение углеводов состоит в том, что они являются мощным и богатым *источником энергии*, необходимой клетке для осуществления различных форм активности. Полисахариды — удобная форма *накопления энергоемких моносахаридов*, а также *незаменимый защитный и структурный компонент* клеток и тканей животных, растений и микроорганизмов. Некоторые полисахариды входят в состав клеточных мембран и служат *рецепторами*, обеспечивая узнавание клеток друг другом и их взаимодействие.

2.2.2.2. Липиды

Липиды представляют собой органические вещества, не растворимые в воде, но растворимые в неполярных растворителях — эфире, хлороформе, бензоле. Они обнаруживаются во всех без исключения клетках и разделены на несколько классов, выполняющих специфические биологические функции. Наиболее распространенными в составе живой природы являются *нейтральные жиры*, или *триацилглицерины*, *воска*, *фосфолипиды*, *стеролы*. Содержание липидов в разных клетках сильно варьирует: от 2 — 3 до 50 — 90% в клетках семян растений и жировой ткани животных.

Структурными компонентами большинства липидов являются *жирные кислоты*, молекулы которых содержат две части: длинноцепочечный углеводородный "хвост", имеющий гидрофобный характер, и карбоксильную группу, крайне гидрофильную. Жирные кислоты являются ценным источником энергии. При окислении 1г жирных кислот высвобождается 38 кДж энергии и синтезируется в два раза большее количество АТФ, чем при расщеплении такого же количества глюкозы.

Жиры — наиболее простые и широко распространенные липиды. Они представляют собой эфиры трехатомного спирта (глицерина) и трех молекул жирных кислот. Жиры являются основной *формой запасаания* липидов в клетке. У позвоночных животных примерно половина *энергии*, потребляемой клетками в

состоянии покоя, образуется за счет окисления жиров. Жиры используются также в качестве *источника воды* (при сгорании 1г жира образуется 1,1г воды). Это особенно ценно для арктических и пустынных животных, обитающих в условиях дефицита свободной воды. У многих млекопитающих под кожей откладывается толстый слой подкожного жира, который благодаря низкой теплопроводности *защищает* организм от переохлаждения.

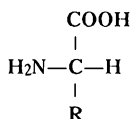
Воска — это сложные эфиры, образуемые жирными кислотами и многоатомными спиртами. У позвоночных животных воска секретируются кожными железами. Покрывая кожу и ее производные (волосы, шерсть, мех, перья), воска смягчают их и предохраняют от действия воды. Листья и плоды многих растений покрыты защитным восковым налетом. Воска вырабатываются и используются в очень больших количествах морскими организмами, особенно планктонными.

Фосфолипиды, в состав молекул которых входит остаток фосфорной кислоты, являются *основой всех клеточных мембран*.

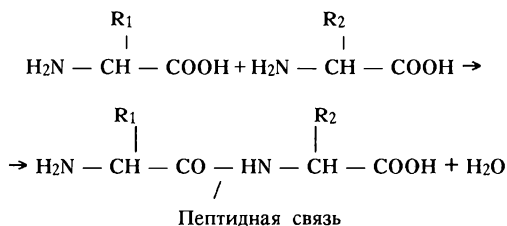
Стероиды составляют группу липидов, не содержащих жирных кислот и имеющих особую структуру. К ним относится ряд гормонов, в частности кортизон, вырабатываемый корой надпочечников, различные половые гормоны, а также холестерин — важный компонент клеточных мембран у животных.

2.2.2.3. Белки

Белки представляют собой самый многочисленный и наиболее разнообразный класс органических соединений клетки. Белки — это биологические гетерополимеры, мономерами которых являются аминокислоты. Все аминокислоты имеют как минимум по одной аминогруппе ($-\text{NH}_2$) и карбоксильную группу ($-\text{COOH}$) и различаются структурой и физико-химическими свойствами радикалов (R).



Аминокислоты, соединяясь друг с другом ковалентными *пептидными связями*, образуют различной длины пептиды:



Пептиды, содержащие от нескольких аминокислотных остатков до нескольких десятков, существуют в организме в свободной форме и обладают *высокой биологической активностью*. К ним относят ряд гормонов (окситоцин, адренокортикотропный гормон), некоторые очень токсичные ядовитые вещества (например, аманитин грибов), а также многие антибиотики, производимые микроорганизмами.

Белки представляют собой высокомолекулярные полипептиды, в состав которых входят от ста до нескольких тысяч аминокислот.

Среди белков организма выделяют **простые белки**, состоящие только из аминокислот, и **сложные**, включающие помимо аминокислот так называемые *простетические группы* различной химической природы. *Липопротеины* имеют в своем составе липидный компонент, *гликопротеины* — углеводный. В состав *фосфопротеинов* входят одна или несколько фосфатных групп. *Металлопротеины* содержат различные металлы; *нуклеопротеины* — нуклеиновые кислоты. Простетические группы обычно играют важную роль при выполнении белком его биологической функции.

Белки отличаются друг от друга прежде всего числом, составом и последовательностью аминокислотных остатков. Последовательность аминокислот в составе полипептидной цепи представляет **первичную структуру** белка и определяется последовательностью нуклеотидов в участке молекулы ДНК, кодирующем данный белок. Первичная структура любого белка уникальна и определяет его форму, свойства и функции. Молекулы белков могут принимать различные *пространственные формы* или *конформации*. Различают вторичную, третичную и четвертичную структуры белковой молекулы (рис.2.1).

Вторичная структура большинства белков имеет вид спирали и возникает в результате образования водородных связей между —СО- и NH-группами разных аминокислотных остатков полипептидной цепи.

Третичная структура имеет вид клубка, или глобулы, и образуется в результате сложной пространственной укладки молекулы белка. Для каждого вида белка характерна специфическая форма глобулы. Прочность третичной структуры обеспечивается разнообразными связями, возникающими между радикалами аминокислот (дисульфидными, ионными, гидрофобными).

Некоторые белки имеют **четвертичную структуру**, которая представляет собой сложный комплекс, объединяющий несколько третичных структур (например, белок гемоглобин образован четырьмя глобулами), удерживающихся нековалентными связями: ионными, водородными и гидрофобными.

Изменение специфической конформации, а следовательно, свойств и биологической активности нативного белка называют **денатурацией**. Денатурация может быть *обратимой* и *необратимой*. В первом случае нарушается четвертичная, третичная

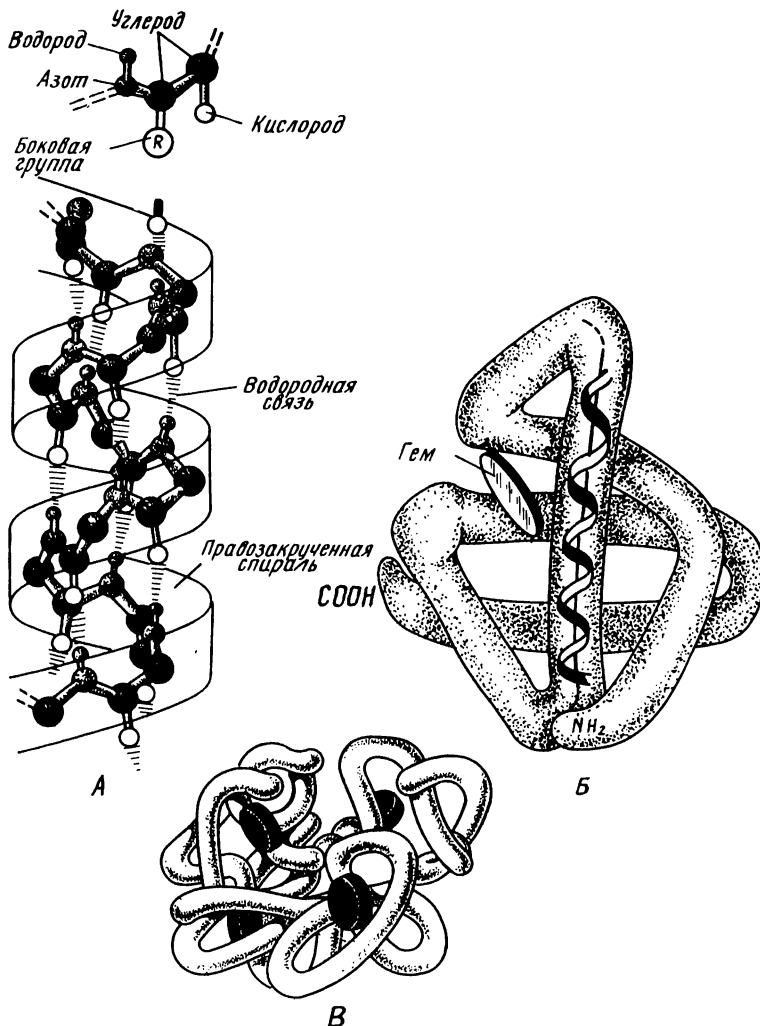


Рис. 2.1. Уровни структурной организации белка. А — вторичная структура (спираль); Б — третичная структура (глобула миоглобина); В — четвертичная структура (комплекс глобул гемоглобина)

или вторичная структура и возможен обратный процесс восстановления конформации — ренатурация, во втором — происходит разрыв пептидных связей в составе первичной структуры. Денатурация вызывается химическими воздействиями, высокой температурой (выше 45°C), облучением, высоким давлением и т.д. Изменение конформации белковой молекулы лежит в основе ряда их функций (сигнальные, антигенные свойства и др.).

Белки выполняют в организме чрезвычайно важные и многообразные функции, перечисленные в табл.2.1, но несомненно наиболее значительной является *каталитическая*, или *ферментативная*, функция.

Т а б л и ц а 2.1. Некоторые функции, выполняемые белками

Класс	Выполняемая функция	Примеры белков
Ферменты	Служат катализаторами определенных химических реакций; у разных организмов обнаружено более 2000 различных ферментов	Амилаза расщепляет крахмал до глюкозы; липаза расщепляет жиры до глицерина и жирных кислот
Структурные белки	Являются структурными компонентами биологических мембран и многих внутриклеточных органелл, главным компонентом опорных структур организма	Коллаген хрящей и сухожилий, эластин соединительной ткани, кератин волос и ногтей
Сократительные белки	Обеспечивают движение клеток, внутриклеточных структур	Актин и миозин мышечного волокна, тубулин микротрубочек
Транспортные белки	Связывают и переносят специфические молекулы и ионы из одного органа в другой	Гемоглобин переносит кислород, сывороточный альбумин — жирные кислоты
Пищевые белки	Питают зародыш на ранних стадиях развития и запасают биологически ценные вещества и ионы	Казеин молока; ферритин, запасающий железо в селезенке
Защитные белки	Предохраняют организм от вторжения других организмов и от повреждений	Антитела, вырабатываемые лимфоцитами, блокируют чужеродные антигены; фибриноген и тромбин, предохраняющие организм от кровопотери
Регуляторные белки	Участвуют в регуляции активности клетки и организма	Инсулин регулирует обмен глюкозы; гистоны — генную активность

Ферменты являются *катализаторами*, т.е. ускорителями, увеличивающими скорость биохимических реакций в десятки и сотни миллионов раз. Ферменты высокоспецифичны: каждый фермент катализирует определенный тип реакций, в которых участвуют определенные виды молекул субстратов. *Специфичность* фермента определяется особенностями структуры его активного центра, строго соответствующего структуре одного или нескольких субстратов. В ходе реакции фермент связывает субстрат, последовательно изменяет его конфигурацию, образуя ряд промежуточных молекул, дающих в конечном итоге продукты реакции. Активность фермента зависит от ряда факторов: температуры и реакции среды, наличия или отсутствия ряда веществ (например, витаминов, служащих коферментами). При расщеплении 1 г белков высвобождается 17,6 кДж энергии.

Нуклеиновые кислоты составляют 1—5% сухой массы клетки и представлены моно- и полинуклеотидами. Мононуклеотид состоит из одного *пуринового* (аденин — А, гуанин — Г) или *пиримидинового* (цитозин — Ц, тимин — Т, урацил — У) азотистого основания, пятиуглеродного сахара (рибоза или дезоксирибоза) и 1—3 остатков фосфорной кислоты.

Название нуклеотидов определяется видом основания и пентозы, входящих в их состав (адениловый рибонуклеотид, тимидиловый дезоксирибонуклеотид). В зависимости от числа фосфатных групп различают моно-, ди- и трифосфаты нуклеотидов, например аденозинмонофосфат — АМФ, гуанозиндифосфат — ГДФ, уридинтрифосфат — УТФ, тимидинтрифосфат — ТТФ и т.д.

Мононуклеотиды выполняют в клетке исключительно важные функции. Они выступают в качестве источников энергии, причем АТФ является универсальным соединением, энергия которого используется почти во всех внутриклеточных реакциях, энергия ГТФ необходима в белоксинтезирующей деятельности рибосом. Производные нуклеотидов служат также переносчиками некоторых химических групп, например НАД (никотинамиддинуклеотид) — переносчик атомов водорода.

Однако наиболее важная роль нуклеотидов состоит в том, что они служат строительными блоками для сборки полинуклеотидов: РНК и ДНК (рибонуклеиновых и дезоксирибонуклеиновых кислот).

РНК и ДНК — это линейные полимеры, содержащие от 70—80 до 10^9 мононуклеотидов, которые соединяются ковалентными *фосфодиэфирными связями*, возникающими между гидроксильной группой пентозы одного нуклеотида и фосфатной группой следующего нуклеотида. Образующиеся полинуклеотидные цепи представляют собой сахарофосфатный остов, на котором "сидит" четыре вида азотистых оснований. Полинуклеотидные цепи ДНК и РНК отличаются друг от друга размерами, видом сахара и пиримидиновых оснований в составе нуклеотидов.

Нуклеотид РНК содержит пятиуглеродный сахар — рибозу, одно из четырех азотистых оснований (аденин, гуанин, урацил или цитозин) и остаток фосфорной кислоты. Нуклеотиды, входящие в состав ДНК, содержат пятиуглеродный сахар — дезоксирибозу, одно из четырех азотистых оснований (аденин, гуанин, тимин или цитозин) и остаток фосфорной кислоты.

Данные рентгеноструктурного анализа показали, что молекулы ДНК большинства живых организмов, за исключением некоторых фагов, состоят из двух полинуклеотидных цепей, антипараллельно направленных и ориентированных таким образом, что их

сахарофосфатные остовы оказываются снаружи, а азотистые основания — внутри. Основания располагаются парами друг против друга и соединяются водородными связями. Спаривание происходит только между *комплементарными* (подходящими друг другу) основаниями: одним пуриновым и одним пиримидиновым. Пара А — Т соединяется двумя, а Г — Ц — тремя водородными связями. Молекула ДНК имеет форму двойной спирали, в которой полинуклеотидные цепи закручены вокруг воображаемой центральной оси. Спираль ДНК характеризуется рядом параметров. Ширина спирали около 2 нм. Шаг или полный оборот спирали составляет 3,4 нм и содержит 10 пар комплементарных нуклеотидов (рис.2.2).

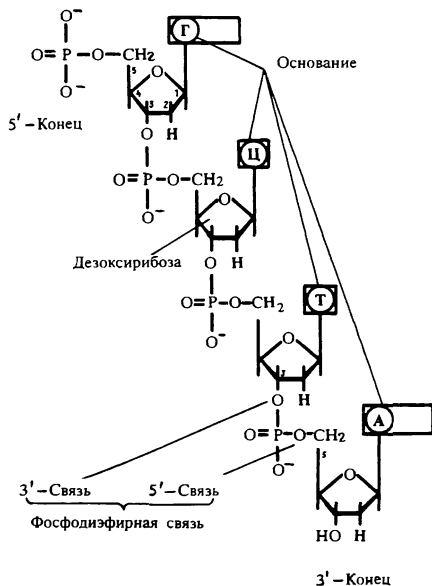
ДНК обладает уникальными свойствами: способностью к самоудвоению (репликации) и способностью к самовосстановлению (репарации).

Репликация осуществляется под контролем ряда ферментов и протекает в несколько этапов. Она начинается в определенных точках молекулы ДНК. Специальные ферменты разрывают водородные связи между комплементарными азотистыми основаниями, и спираль раскручивается. Полинуклеотидные цепи материнской молекулы удерживаются в раскрученном состоянии и служат матрицами для синтеза новых цепей.

С помощью фермента ДНК-полимеразы из имеющихся в среде трифосфатов дезоксирибонуклеотидов (дАТФ, дГТФ, дЦТФ, дТТФ) комплементарно материнским цепям собираются дочерние цепи. Репликация осуществляется одновременно на обеих материнских цепях, но с разной скоростью и с некоторыми отличиями. На одной из цепей (лидирующей) сборка дочерней цепи идет непрерывно, на другой (отстающей) — фрагментарно. В последующем синтезированные фрагменты сшиваются с помощью фермента ДНКлигазы. В результате из одной молекулы ДНК образуется две, каждая из которых имеет материнскую и дочернюю цепи. Синтезированные молекулы являются точными копиями друг друга и исходной молекулы ДНК. Такой способ репликации называется *полуконсервативным* и обеспечивает точное воспроизведение в дочерних молекулах той информации, которая была записана в материнской молекуле (рис 2.3).

Репарацией называют способность молекулы ДНК «исправлять» возникающие в ее цепях изменения. В восстановлении исходной структуры ДНК участвует не менее 20 белков: узнающих измененные участки ДНК и удаляющих их из цепи, восстанавливающих правильную последовательность нуклеотидов и сшивающих восстановленный фрагмент с остальной молекулой ДНК.

Перечисленные особенности химической структуры и свойств ДНК обуславливают выполняемые ею функции. ДНК *записывает, хранит, воспроизводит* генетическую информацию, *участвует* в



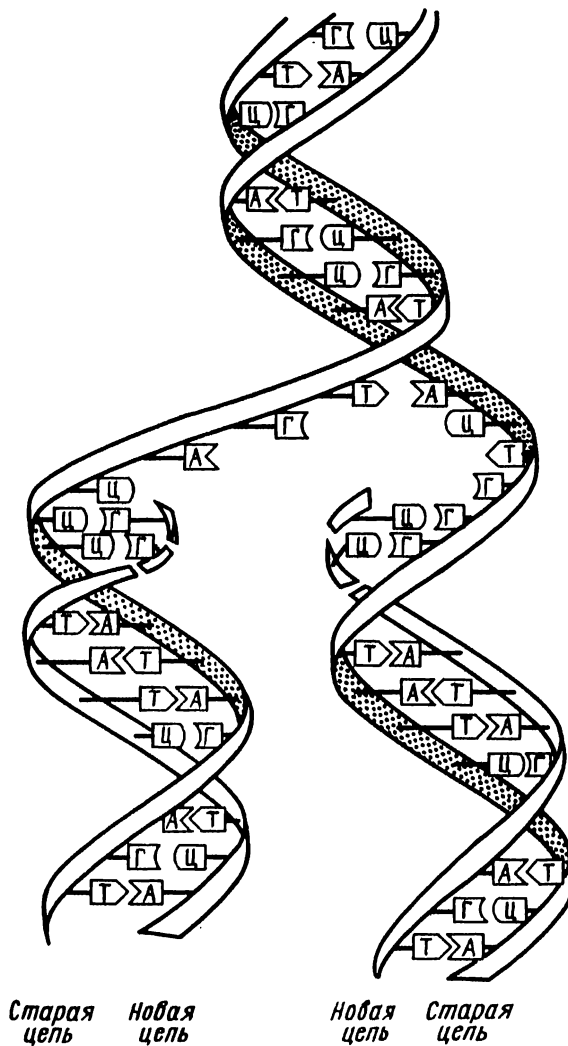
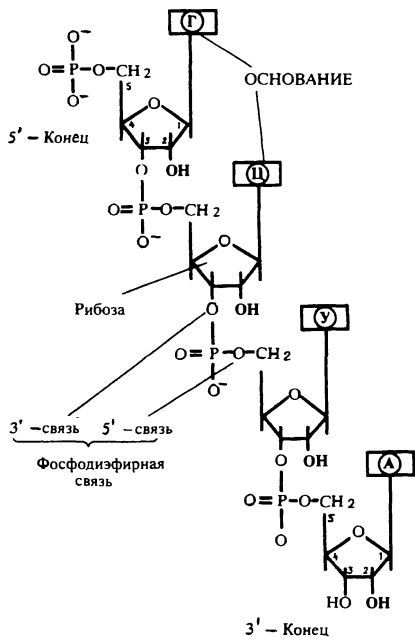


Рис. 2.3. Репликация ДНК

Водородные связи, соединяющие комплементарные основания двойной спирали ДНК, последовательно разрушаются. Каждая из старых цепей служит матрицей для образования новой цепи: при помощи ДНК-полимеразы дезоксирибонуклеозидтрифосфаты выстраиваются с комплементарными азотистыми основаниями против старой цепи и соединяются друг с другом ковалентными связями (между дезоксирибозой одного нуклеотида и фосфорной кислотой соседнего — фосфодиэфирная связь)



процессах ее реализации между новыми поколениями клеток и организмов.

Рибонуклеиновые кислоты — РНК — представлены разнообразными по размерам, структуре и выполняемым функциям молекулами (рис.2.4). Все молекулы РНК являются копиями определенных участков молекулы ДНК и, помимо уже указанных отличий, оказываются короче ее и состоят из одной цепи. Между отдельными комплементарными друг другу участками одной цепи РНК возможно спаривание оснований (А с У, Г с Ц) и образование спиральных участков. В результате молекулы приобретают специфическую конформацию.

Матричная, или информационная, РНК (мРНК, иРНК) синтезируется в ядре под контролем фермента РНК-полимеразы комплементарно информативным последовательностям ДНК, переносит эту информацию на рибосомы, где становится матрицей для синтеза белковой молекулы. В зависимости от объема копируемой информации молекула мРНК может иметь различную длину и составляет около 5% всей клеточной РНК.

Рибосомная РНК (рРНК) синтезируется в основном в ядрышке, в области генов рРНК и представлена разнообразными по молекулярной массе молекулами, входящими в состав большой и малой субчастиц рибосом. На долю рРНК приходится 85% всей РНК клетки.

Транспортная РНК (тРНК) составляет около 10% клеточной РНК. Существует более 40 видов тРНК. При реализации генетической информации каждая тРНК присоединяет определенную аминокислоту и транспортирует ее к месту сборки полипептида. У эукариот тРНК состоят из 70—90 нуклеотидов и имеют структуру в виде «клеверного листа» (рис. 2.4). Петля 1 обеспечивает контакт с рибосомой, петля 3 — с ферментами, петля 2 несет антикодон; к акцепторному концу прикрепляется аминокислота.

Ключевые слова и понятия

Аминокислоты	Нуклеотид
Антипараллельность	Полимер
АТФ	Полимераза
Буферная система	Пентоза
Воска	Пептидная связь
Гликозидная связь	Пептиды
Глобулярные белки	Реакция среды
Гидрофильность	РНК
Гуанин	Репарация
Денатурация	Репликация
Диполь	Тимин
ДНК	Тургор
Ковалентная связь	Триацилглицерины
Комплементарность	Ультрамикрорезлементы
Конформация	Урацил
Макрорезлементы	Фермент
Микрорезлементы	Фосфодиэфирная связь
Мономер	Цитозин

Проверьте себя

1. Перечислите известные вам макроэлементы (1) и микроэлементы (2):
а) натрий; б) водород; в) железо; г) кобальт; д) сера; е) фосфор; ж) углерод; з) кислород; и) медь; к) хлор; л) калий; м) кальций; н) азот.
2. Какие из перечисленных ниже веществ являются мономерами?
а) Аминокислоты; б) жирные кислоты; в) нуклеозиды; г) глюкоза; д) пептиды; е) нуклеотиды.
3. Укажите функции, выполняемые углеводами:
а) энергетическая; б) каталитическая; в) структурная; г) защитная; д) информационная; е) регуляторная; ж) запасная.
4. Приведите примеры и особенности структуры сложных белков:
а) рибонуклеаза; б) гемоглобин; в) гликопротеин; г) металлопротеин; д) состоит только из аминокислот; е) состоит из нескольких субъединиц; ж) содержат различные простетические группы.
5. Какие из перечисленных ниже веществ являются компонентами нуклеотидов ДНК (1) и РНК (2)?
а) Рибоза; б) фосфорная кислота; в) аденин; г) тимин; д) дезоксирибоза; е) урацил; ж) гуанин; з) цитозин.
6. Каким способом осуществляется репликация ДНК у про- и эукариот?
а) Консервативным; б) полуконсервативным; в) дисперсным.

Глава 3

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) мембрана, плазмалемма, канальцево-вакуолярная система, полуавтономные органоиды;
б) митохондрии и синтез АТФ;
в) пластиды и фотосинтез;
г) рибосомы и биосинтез белка;
д) микротрубочки, клеточный центр, реснички, жгутики;
е) ядро, хроматин, хромосомы, кариотип.
2. Сформулировать и разъяснить суть положений современной клеточной теории.
3. Продемонстрировать существующее в природе многообразие клеток и клеточных организмов (про- и эукариоты, одно- и многоклеточные, растения, грибы, животные).
4. Описать структуру и свойства биологических мембран.
5. Описать структуру и функции клеточной оболочки, цитоплазмы и содержащихся в ней структур.

История цитологии тесно связана с изобретением, использованием и усовершенствованием микроскопа. С момента первого описания англичанином Р. Гуком (1665) *целлюль*, или *клеток*, в тонком срезе пробковой ткани дерева накопилось огромное количество сведений, фактов и доказательств клеточного состава растений, животных и микроорганизмов.

Одним из крупнейших обобщений XIX в. стала *клеточная теория*, изложенная в трудах Т. Шванна, М. Шлейдена и Р.

Вирхова. В XIX—XX вв. благодаря применению более современных методов цитологического анализа были получены новые данные, позволившие подтвердить, уточнить и дополнить клеточную теорию.

Современная клеточная теория включает следующие положения:

— все живые организмы состоят из клеток (исключение составляют вирусы); клетки одноклеточных и многоклеточных животных и растительных организмов сходны (гомологичны) по строению, химическому составу, принципам обмена веществ и основным проявлениям жизнедеятельности; именно клетка обладает всей совокупностью черт, характеризующих живое. *Клетка — элементарная структурная, функциональная и генетическая единица живого;*

— все живые организмы развиваются из одной или группы клеток; каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки. *Клетка — элементарная единица развития живого;*

— в сложных многоклеточных организмах клетки дифференцируются, специализируясь по выполнению определенной функции; клетки объединены в ткани и органы, функционально связанные в системы, и находятся под контролем межклеточных, гуморальных и нервных форм регуляции. *Клетка — функциональная единица в многоклеточном организме.*

Клетка — это элементарная живая система, способная к самообновлению, саморегуляции и самовоспроизведению.

3.1. Типы клеточной организации

Среди всего многообразия ныне существующих на Земле организмов выделяют две группы: вирусы и фаги, не имеющие клеточного строения; все остальные организмы представлены разнообразными клеточными формами жизни. Различают два типа клеточной организации: прокариотический и эукариотический.

Клетки прокариотического типа устроены сравнительно просто. В них нет морфологически обособленного ядра, единственная хромосома образована кольцевидной ДНК и находится в цитоплазме; мембранные органеллы отсутствуют (их функцию выполняют различные впячивания плазматической мембраны); в цитоплазме имеются многочисленные мелкие рибосомы; микротрубочки отсутствуют, поэтому цитоплазма неподвижна, а реснички и жгутики имеют особую структуру. Особенности структуры прокариотических клеток определяют специфический характер процессов обмена веществ, жизнедеятельности и размножения. К прокариотам относят бактерий. Они были единственной формой жизни на Земле по крайней мере в течение 2 млрд. лет. Одну из групп фотосинтезирующих бактерий (синезеленые водоросли,

или цианобактерии) раньше относили к водорослям. Однако в настоящее время их рассматривают как специфическую группу бактерий.

Большинство современных живых организмов относится к одному из трех царств — растений, грибов и животных, объединяемых в надцарство эукариот.

Для *растительных клеток* характерно наличие толстой целлюлозной клеточной стенки, различных пластид, крупной центральной вакуоли, смещающей ядро к периферии. Клеточный центр высших растений не содержит центриоли. В качестве резервного питательного углевода клетки растений запасают крахмал.

В *клетках грибов* клеточная оболочка содержит хитин, в цитоплазме имеется центральная вакуоль, отсутствуют пластиды. Только у некоторых грибов в клеточном центре встречается центриоль. Главным резервным полисахаридом является гликоген.

Животные клетки имеют, как правило, тонкую клеточную стенку, не содержат пластид и центральной вакуоли, для клеточного центра характерна центриоль. Запасным углеводом является гликоген.

В зависимости от количества клеток, из которых состоят организмы, последние делят на одноклеточные и многоклеточные. Одноклеточные организмы состоят из одной-единственной клетки, выполняющей функции целостного организма. Многие из этих клеток устроены гораздо сложнее, чем клетки многоклеточного организма. Одноклеточными являются все прокариоты, а также простейшие, некоторые зеленые водоросли и грибы.

Тело *многоклеточных организмов* состоит из множества клеток, объединенных в ткани, органы и системы органов. Клетки многоклеточного организма специализированы для выполнения определенной функции и могут существовать вне организма лишь в среде, близкой к физиологической (например, в условиях культуры тканей). Клетки в составе многоклеточного организма

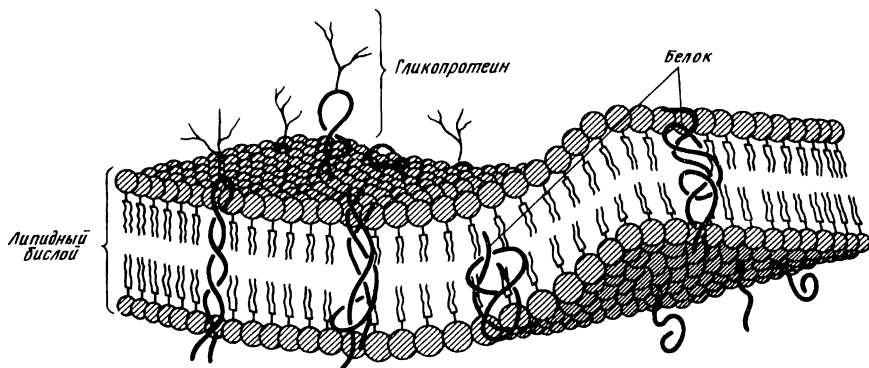


Рис. 3.1. Модель биологической мембраны

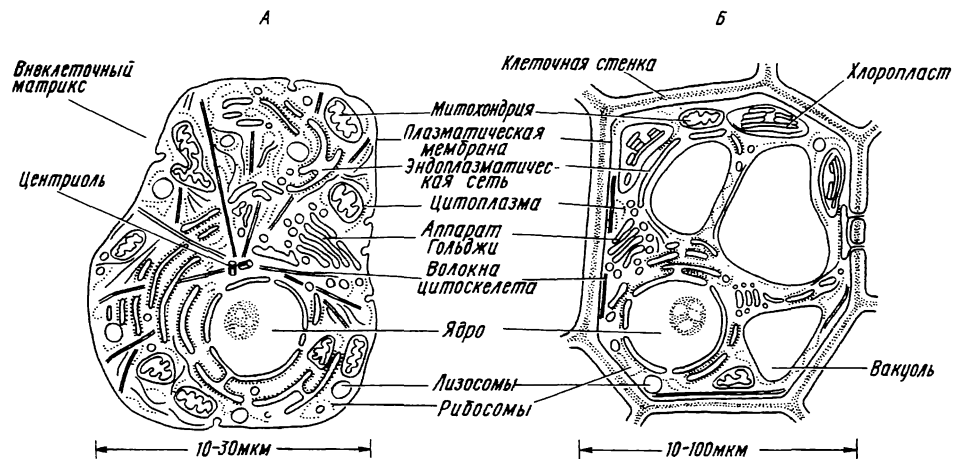


Рис. 3.2. Электронно-микроскопическое строение животной (А) и растительной (Б) клеток

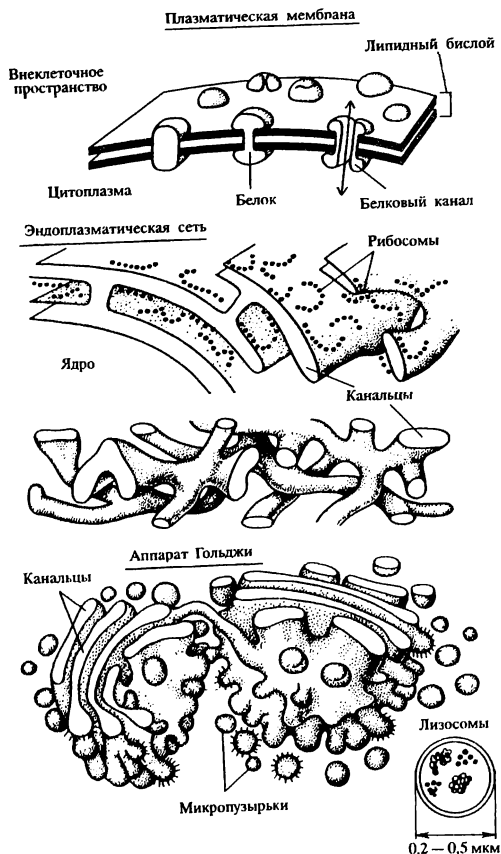


Рис. 3.3. Органоиды эукариотической клетки

различаются по размерам, форме, структуре и выполняемым функциям. Несмотря на индивидуальные особенности, все клетки построены по единому плану и имеют много общих черт.

Основу структурной организации клетки составляют биологические мембраны (рис.3.1). Мембраны состоят из белков и липидов. Липиды (в основном фосфолипиды) образуют жидкий бимолекулярный слой, в котором гидрофобные хвосты молекул обращены внутрь мембраны, а гидрофильные — к ее поверхностям. Молекулы белков способны перемещаться в слоях липидов, располагаясь либо на внешней или внутренней поверхности мембраны, либо пронизывая ее насквозь. В состав мембран входят также углеводы в виде гликолипидов и гликопротеинов, располагающихся на внешней поверхности мембраны. Набор белков и углеводов на поверхности мембраны каждой клетки специфичен

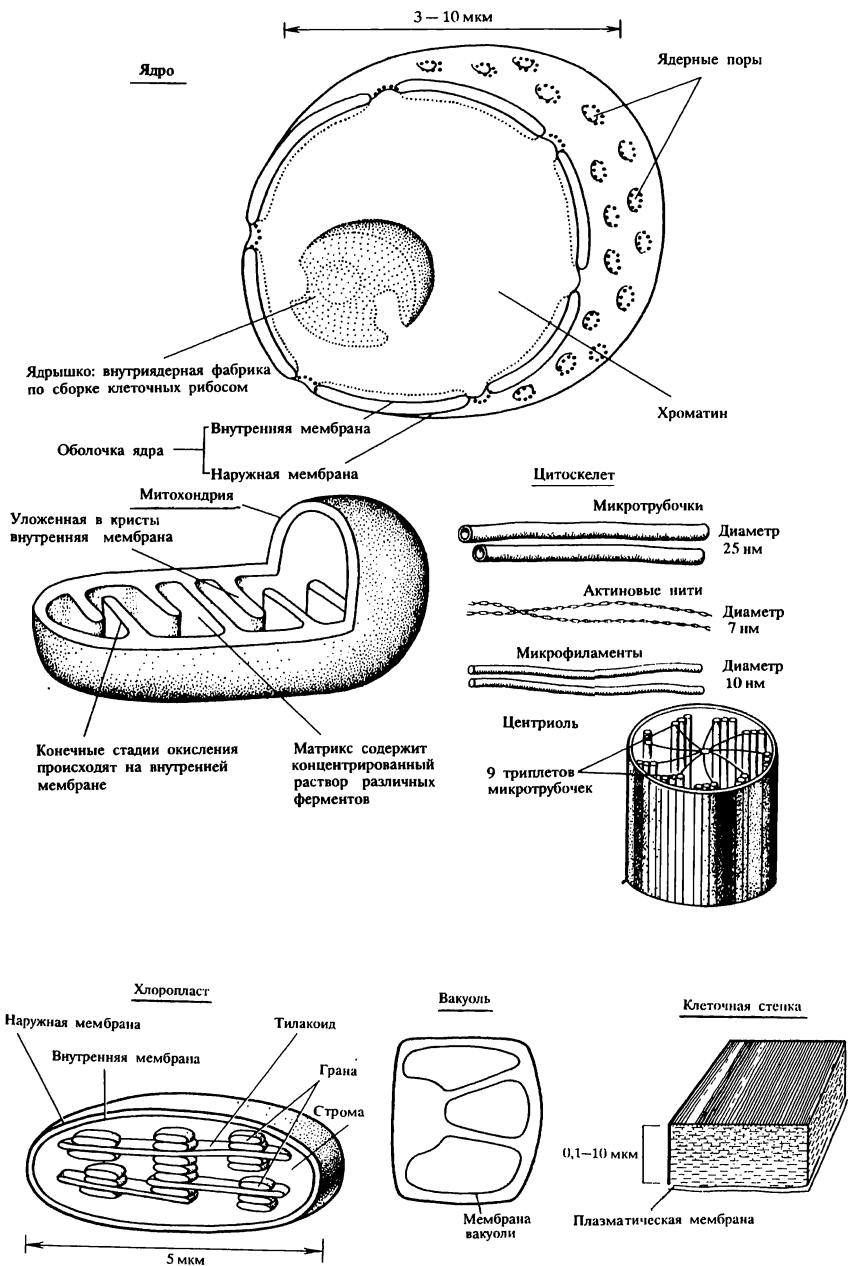


Рис. 3.3. Продолжение

и определяет ее «паспортные» данные. Мембраны обладают свойством *избирательной проницаемости* (способны пропускать одни вещества и не пропускать или хуже пропускать другие), а также свойством *самопроизвольного восстановления целостности* структуры. Они составляют основу клеточной оболочки и формируют ряд клеточных структур.

3.2. Строение эукариотической клетки

Типичная эукариотическая клетка состоит из трех компонентов: оболочки, цитоплазмы и ядра (рис.3.2).

3.2.1. Клеточная оболочка

Снаружи клетка окружена оболочкой, основу которой составляет **плазматическая мембрана**, или **плазмалемма** (рис.3.3), имеющая типичное строение и толщину 7,5 нм. Углеводный компонент в составе клеточных оболочек разных клеток выражен в различной степени. В животных клетках он относительно тонок (толщина 10 — 20 нм), представлен олигосахаридными группами гликопротеинов и гликолипидов мембраны и называется **гликокаликсом**. В растительных клетках углеводный компонент клеточной оболочки сильно выражен и представлен целлюлозной клеточной стенкой.

Клеточная оболочка выполняет важные и весьма разнообразные функции: определяет и поддерживает форму клетки; защищает клетку от механических воздействий и проникновения повреждающих биологических агентов; осуществляет рецепцию (узнавание) многих молекулярных сигналов (например, гормонов); ограничивает внутреннее содержимое клетки; регулирует обмен веществ между клеткой и окружающей средой, обеспечивая постоянство внутриклеточного состава; участвует в формировании межклеточных контактов и различного рода специфических выпячиваний цитоплазмы (микроворсинок, ресничек, жгутиков).

Обмен веществ между клеткой и окружающей ее средой происходит постоянно. Механизмы транспорта веществ в клетку и из нее зависят от размеров транспортируемых частиц. Малые молекулы и ионы транспортируются клеткой непосредственно через мембрану в форме пассивного и активного транспорта.

Пассивный транспорт осуществляется без затрат энергии, путем простой диффузии, осмоса или облегченной диффузии с помощью белков-переносчиков; **активный транспорт** — с помощью белков-переносчиков и требует затрат энергии (рис.3.4). Перенос макромолекул и более крупных частиц происходит за счет образования окруженных мембраной пузырьков. В зависимости от вида и направления транспорта различают эндоцитоз и экзоцитоз.

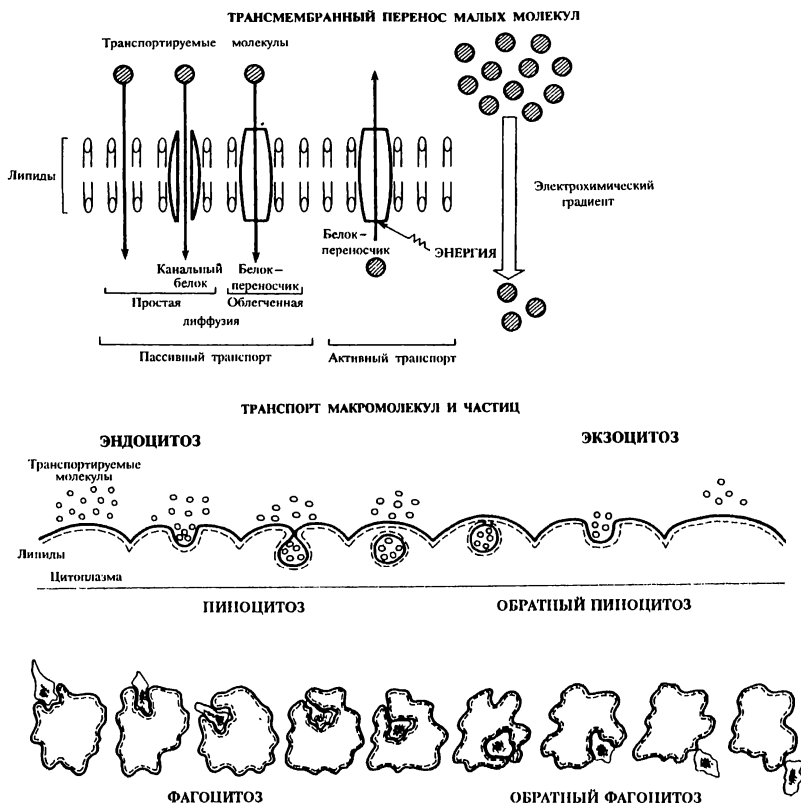


Рис. 3.4. Транспорт веществ в клетку и из нее

Поглощение и выделение твердых и крупных частиц получило соответственно названия **фагоцитоз** и **обратный фагоцитоз**, жидких или растворенных частичек — **пиноцитоз** и **обратный пиноцитоз** (рис.3.4).

3.2.2. Цитоплазма. Органоиды и включения

Цитоплазма представляет собой внутреннее содержимое клетки и состоит из основного вещества, или гиалоплазмы, и находящихся в нем разнообразных внутриклеточных структур.

Гиалоплазма (матрикс) — это водный раствор неорганических и органических веществ, способный изменять свою вязкость и находящийся в постоянном движении. Способность к движению, или течению цитоплазмы, называют *циклозом*. В процессе циклоза происходит перемещение находящихся в цитоплазме веществ и структур. Матрикс — это активная среда, в которой протекают

многие химические и физиологические процессы и которая объединяет все компоненты клетки в единую систему.

Цитоплазматические структуры клетки представлены включениями и органоидами. *Включения* — относительно непостоянные, встречающиеся в клетках некоторых типов в определенные моменты жизнедеятельности, например в качестве запаса питательных веществ (зерна крахмала, белков, капли гликогена) или продуктов, подлежащих выведению из клетки (гранулы секрета). *Органоиды* — постоянные и обязательные компоненты большинства клеток, имеющие специфическую структуру и выполняющие жизненно важные функции.

К *мембранным органоидам* эукариотической клетки относят эндоплазматическую сеть, пластинчатый комплекс Гольджи, лизосомы, митохондрии, пластиды (см. рис.3.3).

Эндоплазматическая сеть (ретикулум) — это разветвленная система соединенных между собой полостей, трубочек и каналов, отграниченных от цитоплазмы одиночной мембраной. Выделяют две разновидности эндоплазматической сети: шероховатую и гладкую. На мембране *шероховатой* (гранулярной) эндоплазматической сети располагаются рибосомы. Часть синтезируемых ими белков включается в состав мембраны эндоплазматической сети, другие поступают в просвет ее каналов, где преобразуются и транспортируются к аппарату Гольджи.

Мембраны *гладкой* (агранулярной) эндоплазматической сети рибосом не имеют, но содержат ферменты синтеза почти всех клеточных липидов. Таким образом, эндоплазматическая сеть служит «фабрикой» для производства мембранных и транспортируемых белков и липидов, а также осуществляет и систему их транспорта внутри клетки.

Пластинчатый комплекс, или аппарат Гольджи, состоит из 5—20 как бы собранных стопкой уплощенных дисковидных мембранных полостей и отшнуровывающихся от них *микропузырьков*. Попадающие в полость комплекса Гольджи белки и липиды подвергаются различным преобразованиям, накапливаются, сортируются, упаковываются в секреторные пузырьки и транспортируются по назначению: к различным внутриклеточным структурам или за пределы клетки. Мембраны аппарата Гольджи способны также синтезировать полисахариды и образовывать лизосомы.

Лизосомы выполняют функцию внутриклеточного переваривания макромолекул пищи и чужеродных компонентов, поступающих в клетку при фаго- и пиноцитозе, обеспечивая клетку дополнительным сырьем для химических и энергетических процессов. При голодании клетки лизосомы переваривают некоторые органоиды и на какое-то время пополняют запас питательных веществ. В процессе развития у животных нередко происходит

гибель отдельных клеток и даже органов, осуществляющаяся при непременном участии лизосом. Для осуществления этих функций лизосомы содержат около 40 ферментов, разрушающих белки, нуклеиновые кислоты, липиды, углеводы и т. д.

Различают первичные и вторичные лизосомы. *Первичные* лизосомы — это отшнуровывающиеся от полостей аппарата Гольджи микропузырьки, окруженные одиночной мембраной и содержащие набор ферментов. После слияния первичных лизосом с каким-нибудь субстратом, подлежащим расщеплению, образуются различные *вторичные* лизосомы. Примером вторичных лизосом являются пищеварительные вакуоли простейших.

Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы представляют собой функционально связанные внутриклеточные структуры, отграниченные от цитоплазмы одинарной мембраной. Они составляют единую канальцево-вакуолярную систему клетки.

В клетках эукариот имеются также органеллы, изолированные от цитоплазмы двумя мембранами. Такими органеллами являются *митохондрии* и *пластиды*. Согласно симбиотической гипотезе о происхождении эукариотической клетки, они являются потомками древних прокариотических клеток-симбионтов: бактерий и сине-зеленых водорослей. Эти органеллы называют полуавтономными, поскольку они обладают собственным аппаратом биосинтеза белка (кольцевидной ДНК, рибосомами, тРНК, ферментами) и синтезируют часть функционирующих в них белков.

Митохондрии содержатся почти во всех аэробных эукариотических клетках, за исключением зрелых эритроцитов млекопитающих. Число их в разных клетках различно и зависит от уровня функциональной активности клетки. Митохондрии имеют весьма переменные размеры и форму (палочковидная, овальная, округлая). Снаружи митохондрии ограничены гладкой наружной мембраной, сходной по составу с плазмалеммой. Внутренняя мембрана образует многочисленные выросты (*христы*) и содержит многочисленные ферменты, участвующие в процессах преобразования энергии пищевых веществ в энергию АТФ. В митохондриях происходит также синтез стероидных гормонов.

Пластиды — органеллы, характерные только для клеток фотосинтезирующих эукариотических организмов. В зависимости от окраски различают три основных типа: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты.

Хлоропласты — относительно крупные структуры клетки овальной или дисковидной формы. Содержимое пластид называют *стромой*. Наружная мембрана гладкая. Внутренняя — образует пластинчатые впячивания — *тилакоиды*, большая часть которых укладывается в виде стопки монет и образует *граны*. В мембранах гран находится *хлорофилл*, придающий хлоропласту зеленую окраску и обеспечивающий протекание световой фазы фотосинтеза.

Хромопласты устроены проще, гран не имеют, к фотосинтезу не способны, содержат разнообразные пигменты: желтые, оранжевые и красные каротины и ксантофиллы. Они придают яркую окраску цветам и плодам, привлекая животных и способствуя, таким образом, опылению растений и расселению семян.

Лейкопласты почти лишены тилакоидов, пигменты в них находятся в неактивной форме (протохлорофиллы). Лейкопласты бесцветны, содержатся в клетках подземных или неокрашенных частей растений (корней, корневищ, клубней). Способны накапливать запасные питательные вещества, в первую очередь крахмал, липиды и белки. На свету могут превращаться в хлоропласты (например, при цветении клубней картофеля).

Обязательными для большинства клеток являются также *органойды, не имеющие мембранного строения*. К ним относят рибосомы, микрофиламенты, микротрубочки, клеточный центр.

Рибосомы — самые многочисленные структуры, обнаруженные во всех типах клеток. Рибосомы имеют округлую форму, состоят из примерно равных по массе количеств рРНК и белка и представлены двумя субъединицами: большой и малой. Функция рибосом — сборка белковых молекул.

Микротрубочки и микрофиламенты — нитевидные структуры, состоящие из различных сократительных белков и обуславливающие двигательные функции клетки. Микротрубочки имеют вид длинных полых цилиндров, стенки которых состоят из белков — тубулинов. Микрофиламенты представляют собой очень тонкие, длинные, нитевидные структуры, состоящие из актина и миозина.

Микротрубочки и микрофиламенты пронизывают всю цитоплазму клетки, формируя ее цитоскелет, обуславливают циклоз, внутриклеточные перемещения органелл, расхождение хромосом при делении ядерного материала и т.д. Помимо свободных микротрубочек, пронизывающих цитоплазму, в клетках имеются определенным образом организованные микротрубочки, формирующие центриоли клеточного центра, базальные тельца, реснички, жгутики.

Клеточный центр, или центросома, обычно находится вблизи ядра, состоит из двух центриолей, располагающихся перпендикулярно друг другу. Каждая *центриоль* имеет вид полого цилиндра, стенка которого образована 9 триплетами микротрубочек. Центриоли клеточного центра участвуют в формировании митотического веретена клетки.

В процессе эволюции разные клетки приспосабливались к обитанию в различных условиях и выполнению специфических функций. Это требовало наличия в них особых органойдов, которые называют *специализированными* в отличие от рассмотренных выше органойдов общего значения. К их числу относят *сократительные вакуоли* простейших, *миофибриллы* мышечного волокна, *нейрофибриллы* и *синаптические пузырьки* нервных

клеток, *микроворсинки* эпителиальных клеток, *реснички* и *жгутики* некоторых простейших.

Жгутики и **реснички** — это органоиды движения, представляющие собой своеобразные выросты цитоплазмы клетки. Остов жгутика или реснички имеет вид цилиндра, по периметру которого располагаются 9 парных микротрубочек, а в центре — 2 одиночные.

3.2.3. Клеточное ядро

Ядро — наиболее важный компонент эукариотических клеток. Большинство клеток имеют одно ядро, но встречаются и многоядерные клетки (у ряда простейших, в скелетных мышцах позвоночных). Некоторые высоко специализированные клетки утрачивают ядра (эритроциты млекопитающих и клетки ситовидных трубок у покрытосеменных растений).

Ядро, как правило, имеет шаровидную или овальную форму, реже может быть сегментированным или веретеновидным. В состав ядра входят ядерная оболочка и кариоплазма, содержащая хроматин (хромосомы) и ядрышки.

Ядерная оболочка образована двумя мембранами (наружной и внутренней) и содержит многочисленные поры, через которые между ядром и цитоплазмой происходит обмен различными веществами.

Кариоплазма (нуклеоплазма) представляет собой желеобразный раствор, в котором находятся разнообразные белки, нуклеотиды, ионы, а также хромосомы и ядрышко.

Ядрышко — небольшое округлое тельце, интенсивно окрашивающееся и обнаруживающееся в ядрах неделящихся клеток. Функция ядрышка — синтез рРНК и соединение их с белками, т.е. сборка субчастиц рибосом.

Хроматин — специфически окрашивающиеся некоторыми красителями глыбки, гранулы и нитчатые структуры, образованные молекулами ДНК в комплексе с белками. Различные участки молекул ДНК в составе хроматина обладают разной степенью спирализации, а потому различаются интенсивностью окраски и характером генетической активности. Хроматин представляет собой форму существования генетического материала в неделящихся клетках и обеспечивает возможность удвоения и реализации заключенной в нем информации. В процессе деления клеток происходит спирализация ДНК и хроматиновые структуры образуют хромосомы.

Хромосомы — плотные, интенсивно окрашивающиеся структуры, которые являются *единицами морфологической организации генетического материала* и обеспечивают его точное распределение при делении клетки. Хромосомы лучше всего различимы

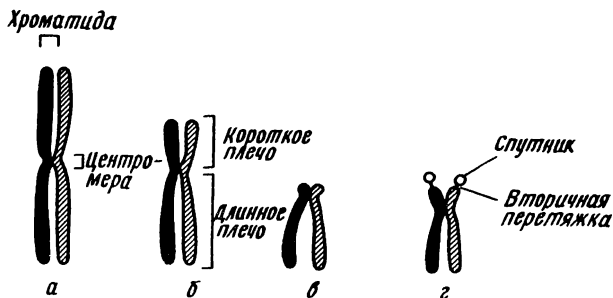


Рис. 3.5. Формы метафазных хромосом:

а — метацентрическая (равноплечая), *б* — субметацентрическая (неравноплечая), *в* — акроцентрическая (палочковидная), *г* — хромосома со спутником

(и изучаются) на стадии метафазы митоза. Каждая метафазная хромосома состоит из двух хроматид.

Хроматиды — сильно спирализованные идентичные молекулы ДНК, образовавшиеся в результате репликации. Хроматиды соединяются между собой в области первичной перетяжки, или *центромеры*. Центромера делит хромосому на два плеча. В зависимости от места положения центромеры различают хромосомы *равноплечие*, *неравноплечие* и *палочковидные*. Некоторые хромосомы имеют вторичные перетяжки, отделяющие спутники. Вторичные перетяжки ряда хромосом участвуют в образовании ядрышка (рис.3.5).

Число хромосом в клетках каждого биологического вида постоянно. Обычно в ядрах клеток тела (соматических) хромосомы представлены парами, в половых клетках они непарны. Одинарный набор хромосом в половых клетках называют гаплоидным (n), набор хромосом в соматических клетках — диплоидным ($2n$). Хромосомы разных организмов различаются размерами и формой.

Диплоидный набор хромосом клеток конкретного вида живых организмов, характеризующийся числом, величиной и формой хромосом, называют кариотипом (рис.3.6). В хромосомном

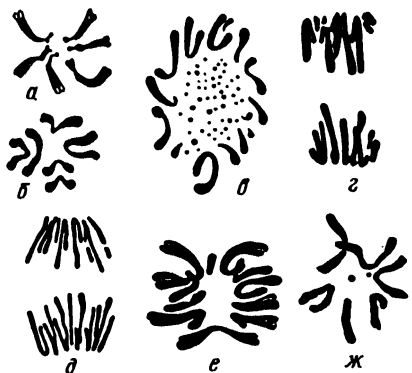


Рис. 3.6. Кариотипы разных видов живых организмов:

а — скерда, *б* — комар, *в* — курица, *г* — зеленые водоросли, *д* — семга, *е* — саранча, *ж* — дрозифила

наборе соматических клеток парные хромосомы называют гомологичными, хромосомы из разных пар — негомологичными. Гомологичные хромосомы одинаковы по размерам, форме, составу и порядку расположения генов, но различны по происхождению (одна унаследована от отцовского, другая — от материнского организма). Хромосомы в составе кариотипа делят также на аутосомы, или неполовые хромосомы, одинаковые у особей мужского и женского пола, и гетерохромосомы, или половые хромосомы, участвующие в определении пола и различающиеся у самцов и самок. Кариотип человека представлен 46 хромосомами (23 пары): 44 аутосомы и 2 половые хромосомы (у женщины две одинаковые X-хромосомы, у мужчины — X- и Y-хромосомы).

Ядро осуществляет хранение и реализацию генетической информации, управление процессом биосинтеза белка, а через белки — всеми другими процессами жизнедеятельности. Ядро участвует в репликации и распределении наследственной информации между дочерними клетками, а следовательно, и в регуляции клеточного деления и процессов развития организма.

Ключевые слова и понятия

Агранулярный эндоплазматический ретикулум	Органоиды
Аппарат Гольджи	Пиноцитоз
Биомембрана	Прокариоты
Вакуоль	Реснички
Включения	Рибосома
Гликокаликс	Строма
Грана	Тилакоид
Гранулярный эндоплазматический ретикулум	Фагоцитоз
Жгутик	Хлоропласт
Кариоплазма	Хроматин
Кариотип	Хромопласт
Криста	Хромосома
Лейкопласты	Центриоли
Лизосома	Центросома
Микротрубочки	Циклоз
Микрофиламенты	Экзоцитоз
Митохондрия	Эндоцитоз
Нуклеоплазма	Эукариоты
	Ядро
	Ядрышко

Проверьте себя

- Приведите примеры разных групп организмов — неклеточные формы (1), прокариоты (2), эукариоты (3):
 - простейшие; б) синезеленые водоросли; в) вирусы; г) грибы; д) бактерии; е) животные; ж) растения; з) фаги.
- Перечислите компоненты клеток разных типов организации (прокариотическая — 1, эукариотическая — 2):
 - ядро; б) цитоплазма; в) митохондрии; г) хромосома; д) рибосома; е) лизосома; ж) цитоплазматическая мембрана; з) клеточная стенка; и) лизосома; к) нуклеоид.

3. К какой группе оргanelл относятся перечисленные структуры клетки (мембранные — 1, немембранные — 2, специализированные — 3)?
 а) Комплекс Гольджи; б) рибосомы; в) микроворсинки; г) митохондрии; д) пластиды; е) ядро; ж) миофибриллы; з) микротрубочки; и) вакуоли; к) эндоплазматическая сеть; л) центросома.
4. Укажите компоненты биологических мембран:
 а) ДНК; б) липиды; в) тРНК; г) углеводы; д) АТФ; е) белки.
5. Укажите функции, выполняемые в клетке эндоплазматической сетью:
 а) опорная; б) синтез мембранных белков; в) синтез секретируемых белков; г) синтез АТФ; д) синтез углеводов; е) формирование межклеточных контактов; ж) разделение клетки на компартменты; з) синтез липидов; и) образование лизосом; к) транспорт макромолекул.
6. Какие виды пластид содержат клетки зеленых листьев растений?
 а) Протопласты; б) лейкопласты; в) хромопласты; г) анизопласты; д) хлоропласты.
7. Какие компоненты клетки не имеют рибосом?
 а) Цитоплазма; б) гладкая эндоплазматическая сеть; в) шероховатый ретикулум; г) митохондрии; д) пластиды; е) ядро.
8. Какие функции не выполняют рибосомы?
 а) Транспорт веществ; б) синтез углеводов; в) синтез жиров; г) синтез белков; д) расщепление полимеров.
9. Какие оргanelлы не являются полуавтономными?
 а) Эндоплазматическая сеть; б) рибосомы; в) митохондрии; г) аппарат Гольджи; д) пластиды; е) микротрубочки.

Глава 4

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимоотношения между ними:
 а) автотрофы, фототрофы, хемотрофы, гетеротрофы;
 б) метаболизм, анаболизм, катаболизм;
 в) ассимиляция, фотосинтез, хемосинтез, биологические синтезы;
 г) диссимиляция, гликолиз, клеточное дыхание.
2. Сформулировать сущность метаболизма.
3. Представлять классификацию живых организмов по источникам энергии и углерода.
4. Объяснить особенности метаболизма у авто- и гетеротрофов.
5. Объяснить структуру и значение АТФ в обмене веществ.
6. Представлять сущность и производительность гликолиза, различных видов брожения и клеточного дыхания.
7. Охарактеризовать сущность световой и темновой фаз фотосинтеза.
8. Описать сущность и значение хемосинтеза.

4.1. Обмен веществ и превращение энергии — основа жизнедеятельности живых организмов

Все живые организмы, обитающие на Земле, представляют собой открытые системы, способные активно организовывать поступление энергии и вещества извне. Энергия необходима для осуществления жизненно важных процессов, но прежде всего для

химического синтеза веществ, используемых для построения и восстановления структур клетки и организма. Живые существа способны использовать только два вида энергии — *световую* (энергию солнечного излучения) и *химическую* (энергию связей химических соединений) — и по этому признаку делятся на две группы: **фототрофы** и **хемотрофы**.

Для синтеза компонентов организма необходимо потребление извне химических элементов, используемых в качестве строительных блоков. Главным структурным элементом органических молекул является углерод. В зависимости от источников углерода живые организмы делят на две большие группы: **автотрофы**, использующие неорганический источник углерода (диоксид углерода), и **гетеротрофы**, использующие органические источники углерода. Большинство живых организмов относится к **фотоавтотрофам** или **хемогетеротрофам**. Однако некоторые живые существа, например эвглена зеленая, в зависимости от условий обитания ведут себя как авто- либо как гетеротрофы и составляют особую группу **миксотрофных** организмов.

Процесс потребления энергии и вещества называется *питанием*. Известны два способа питания: **голозойный** — посредством захвата частиц пищи внутрь тела, **голофитный** — без захвата, посредством всасывания растворенных пищевых веществ через поверхностные структуры организма. Пищевые вещества, попавшие в организм, вовлекаются в процессы метаболизма.

Метаболизм представляет собой совокупность взаимосвязанных и сбалансированных процессов, включающих разнообразные химические превращения веществ в организме. Реакции синтеза, осуществляющиеся с потреблением энергии, составляют основу **анаболизма** (пластического обмена или ассимиляции).

Реакции расщепления, сопровождающиеся высвобождением энергии, составляют основу **катаболизма** (энергетического обмена или диссимиляции). Процессы пластического и энергетического обмена неразрывно связаны между собой. Все синтетические (анаболические) процессы нуждаются в энергии, поставляемой в ходе реакций диссимиляции. Сами же реакции расщепления (катаболизма) протекают лишь при участии ферментов, синтезируемых в процессе ассимиляции.

Метаболизм у авто- и гетеротрофных организмов характеризуется особенностями, касающимися способов построения структурных компонентов органических молекул (рис. 4.1). Автотрофы самостоятельно синтезируют простые органические соединения, используя для этого неорганические вещества и энергию солнечного излучения (при фотосинтезе) либо энергию окисления неорганических веществ (при хемосинтезе). Гетеротрофы получают простые органические вещества в процессе пищеварения, когда под влиянием пищеварительных ферментов сложные органические компоненты пищи расщепляются на более простые. Таким

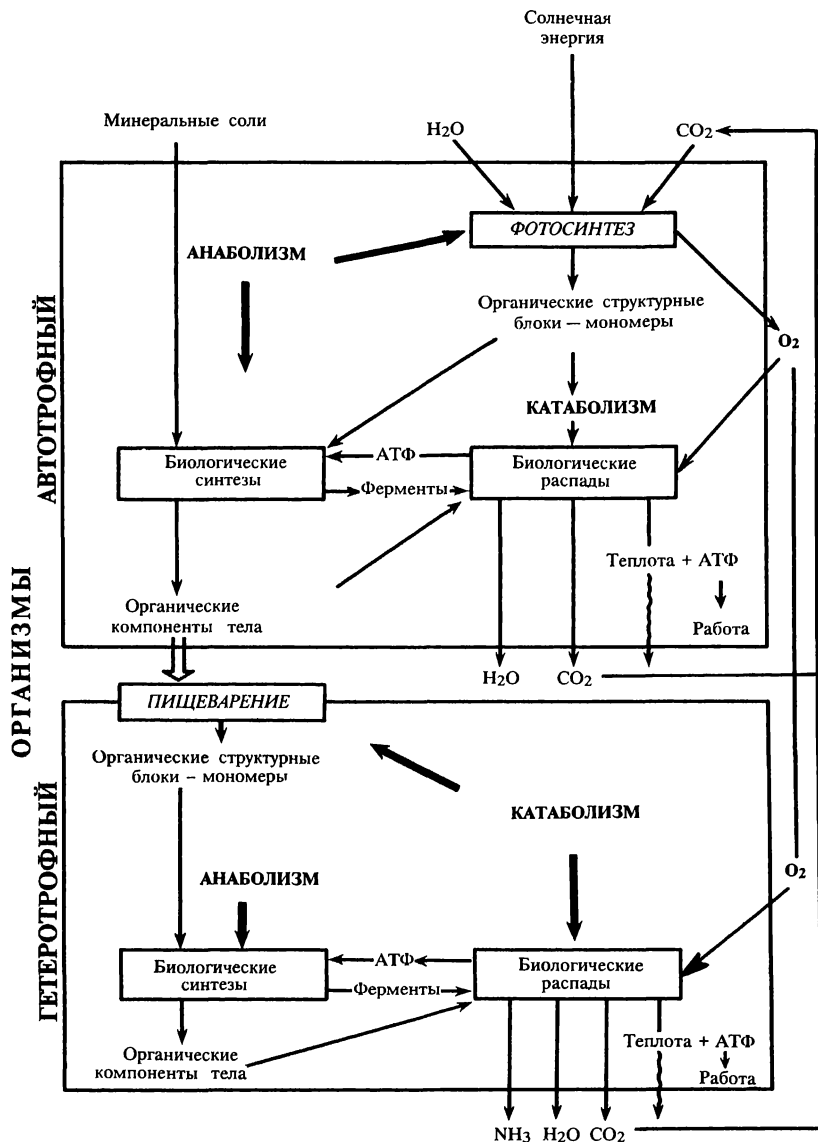


Рис. 4.1. Метаболизм автотрофных и гетеротрофных организмов

образом, у автотрофов превалируют процессы ассимиляции (фотосинтез или хемосинтез, а также биологические синтезы), у гетеротрофов — процессы диссимиляции (пищеварение как подготовительный этап плюс реакции биологического распада).

4.2. Значение АТФ в обмене веществ

Энергия, высвобождающаяся при распаде органических веществ, не сразу используется клеткой, а запасается в форме высокоэнергетических соединений, как правило, в форме аденозинтрифосфата (АТФ). По своей химической природе АТФ относится к мононуклеотидам и состоит из азотистого основания аденина, углевода рибозы и трех остатков фосфорной кислоты, соединяющихся между собой макроэргическими связями (рис. 4.2).

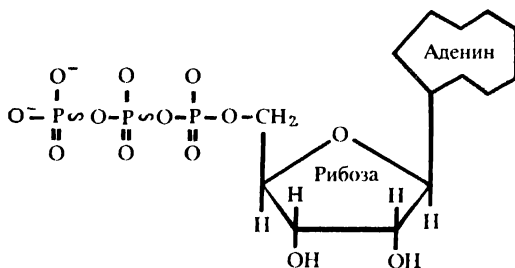


Рис. 4.2. Строение молекулы АТФ

Известно, что в условиях нейтральной реакции среды клетки АТФ находится не в виде кислоты, а в виде соли, и вместо ОН-групп в составе остатков фосфорной кислоты имеет отрицательно заряженные атомы кислорода O^{2-} . Такая молекула является нестабильной и под влиянием специфических ферментов легко гидролизуется, последовательно расщепляясь до АДФ (аденозиндифосфата), АМФ (аденозинмонофосфата) и структурных компонентов:



Каждая из двух последних (макроэргических) связей отдает при разрыве порядка 30,6 кДж энергии (Q_1, Q_2). Первая связь оказывается менее энергоемкой: при ее гидролизе высвобождается всего лишь около 13,8 кДж энергии (Q_3). Энергия, высвобождающаяся при гидролизе АТФ, используется клеткой для совершения всех видов работы. Значительные количества энергии расходуются на биологические синтезы. АТФ является универсальным источником энергообеспечения клетки. Запас АТФ в клетке ограничен и пополняется благодаря процессу фосфорилирования, происходящему с разной интенсивностью при дыхании, брожении и фотосинтезе. АТФ обновляется чрезвычайно быстро (у человека продолжительность жизни одной молекулы АТФ менее 1 мин).

4.3. Энергетический обмен в клетке.

Синтез АТФ

Синтез АТФ происходит в клетках всех организмов в процессе *фосфорилирования*, т.е. присоединения неорганического фосфата к АДФ. Энергия для фосфорилирования АДФ образуется в ходе энергетического обмена. Энергетический обмен, или диссимиляция, представляет собой совокупность реакций расщепления органических веществ, сопровождающихся выделением энергии. В зависимости от среды обитания диссимиляция может протекать в два или три этапа.

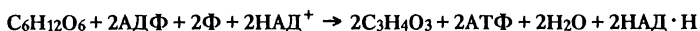
У большинства живых организмов — аэробов, живущих в кислородной среде, — в ходе диссимиляции осуществляется *три этапа*: подготовительный, бескислородный и кислородный, в процессе которых органические вещества распадаются до неорганических соединений. У анаэробов, обитающих в среде, лишенной кислорода, или у аэробов при его недостатке диссимиляция протекает лишь в два первых этапа с образованием промежуточных органических соединений, еще богатых энергией.

Первый этап — подготовительный — заключается в ферментативном расщеплении сложных органических соединений на более простые (белков — на аминокислоты, жиров — на глицерин и жирные кислоты, полисахаридов — на моносахариды, нуклеиновых кислот — на нуклеотиды). Распад органических субстратов пищи осуществляется на разных уровнях желудочно-кишечного тракта многоклеточных организмов. Внутриклеточное расщепление органических веществ происходит под действием гидролитических ферментов лизосом. Высвобождающаяся при этом энергия рассеивается в виде теплоты, а образующиеся малые органические молекулы могут подвергнуться дальнейшему расщеплению или использоваться клеткой как «строительный материал» для синтеза собственных органических соединений.

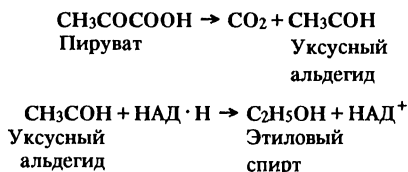
Второй этап — неполное окисление (бескислородный) — осуществляется непосредственно в цитоплазме клетки, в присутствии кислорода не нуждается и заключается в дальнейшем расщеплении органических субстратов. Главным источником энергии в клетке является *глюкоза*. Бескислородное, неполное расщепление глюкозы называют гликолизом.

Гликолиз — многоступенчатый ферментативный процесс превращения шестиуглеродной глюкозы в две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты (пирувата, ПВК) $C_3H_4O_3$. В ходе реакций гликолиза выделяется большое количество энергии — 200 кДж/моль. Часть этой энергии (60%) рассеивается в виде теплоты, остальное (40%) используется на синтез АТФ. В результате гликолиза одной молекулы глюкозы образуется по две молекулы ПВК, АТФ и воды, а также атомы водорода, которые запасаются клеткой в форме НАД · Н, т.е. в составе специфического

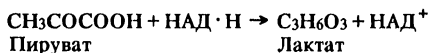
переносчика — никотинамидадениндинуклеотида. Суммарная формула гликолиза имеет следующий вид:



Дальнейшая судьба продуктов гликолиза — пирувата и водорода в форме НАД · Н — может складываться по-разному. У дрожжей или в клетках растений при недостатке кислорода происходит спиртовое брожение — ПВК восстанавливается до этилового спирта:



В клетках животных, испытывающих временный недостаток кислорода, например в мышечных клетках человека при чрезмерной физической нагрузке, а также у некоторых бактерий происходит молочнокислое брожение, при котором пируват восстанавливается до молочной кислоты:



При наличии в среде кислорода продукты гликолиза претерпевают дальнейшее расщепление до конечных продуктов.

Третий этап — полное окисление (дыхание) — протекает при обязательном участии кислорода. Аэробное дыхание представляет собой цепь реакций, контролируемых ферментами внутренней мембраны и матрикса митохондрии (рис.4.3). Попад в митохондрию, ПВК взаимодействует с ферментами матрикса и образует: диоксид углерода, который выводится из клетки; атомы водорода, которые в составе переносчиков направляются к внутренней мембране; ацетилкофермент А (ацетил-КоА), который вовлекается в цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). Цикл Кребса — это цепь последовательных реакций, в ходе которых из одной молекулы ацетил-КоА образуются две молекулы CO₂, молекула АТФ и четыре пары атомов водорода, передаваемые на молекулы-переносчики — НАД и ФАД (флавинадениндинуклеотид). Суммарную реакцию гликолиза и цикла Кребса можно представить в следующем виде:



Итак, в результате бескислородного этапа диссимиляции и цикла Кребса молекула глюкозы расщепляется до неорганического диоксида углерода (CO₂), а высвободившаяся при этом энергия частично расходуется на синтез АТФ, но в основном сберегается в нагруженных электронами переносчиках НАД · Н₂ и ФАД · Н₂. Белки-переносчики транспортируют атомы водорода к внутренней мембране митохондрий, где передают их по цепи встроенных в

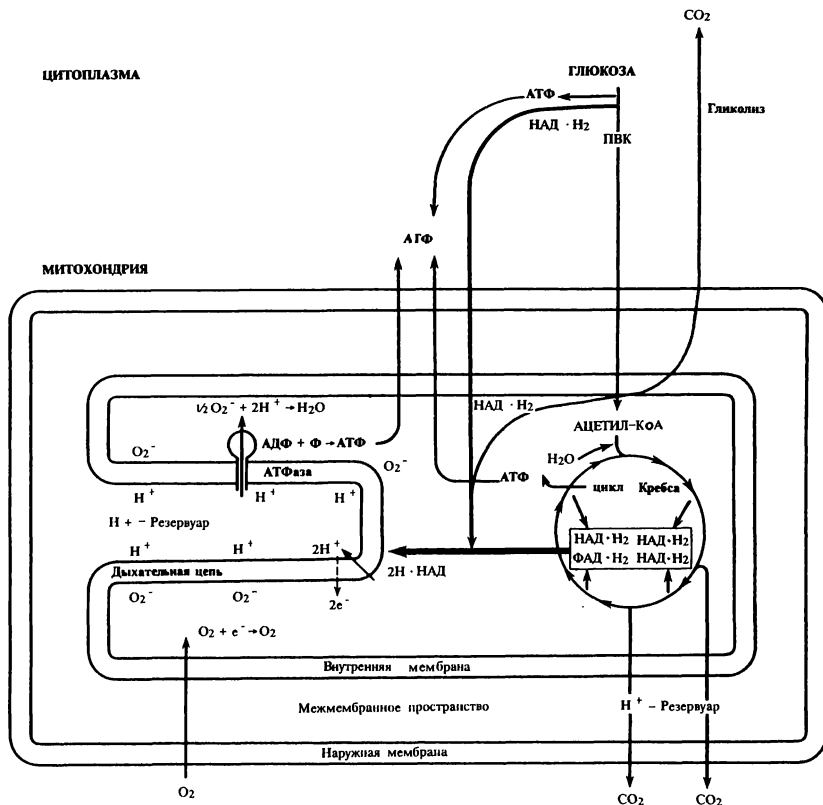
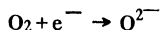


Рис. 4.3. Аэробная диссимиляция

мембрану белков. Транспорт частиц по цепи переноса осуществляется таким образом, что протоны остаются на внешней стороне мембраны и накапливаются в межмембранном пространстве, превращая его в H⁺-резервуар, а электроны передаются на внутреннюю поверхность внутренней митохондриальной мембраны, где соединяются в конечном итоге с кислородом.



В результате деятельности ферментов цепи переноса электронов внутренняя мембрана митохондрий изнутри заряжается отрицательно (за счет O₂⁻), а снаружи — положительно (за счет H⁺), так что между ее поверхностями создается разность потенциалов. Известно, что во внутреннюю мембрану митохондрий встроены молекулы фермента АТФ-синтетазы, обладающие ионным каналом. Когда разность потенциалов на мембране достигает критического уровня (200 мВ), положительно заряжен-

ные частицы H^+ силой электрического поля начинают проталкиваться через канал АТФазы и, оказавшись на внутренней поверхности мембраны, взаимодействуют с кислородом, образуя воду:

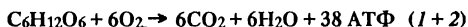
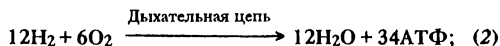
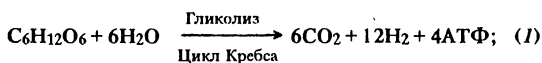


При этом энергия транспортирующихся ионов водорода используется для фосфорилирования АДФ в АТФ.



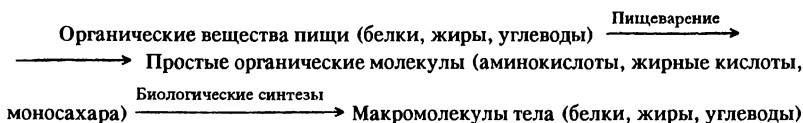
Известно, что 55% энергии запасается в химических связях АТФ, а 45% — рассеивается в виде теплоты. Синтез АТФ в процессе клеточного дыхания тесно сопряжен с транспортом ионов по цепи переноса и называется окислительным фосфорилированием.

Суммарные реакции клеточного дыхания:

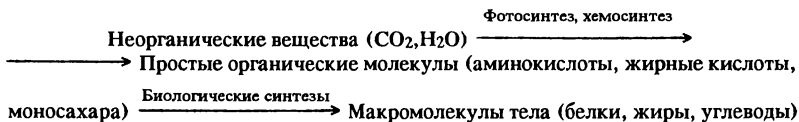


4.4. Пластический обмен

Пластический обмен, или ассимиляция, представляет собой совокупность реакций, обеспечивающих синтез сложных органических соединений в клетке. Гетеротрофные организмы строят собственные органические вещества из органических компонентов пищи. Гетеротрофная ассимиляция сводится, по существу, к перестройке молекул.



Автотрофные организмы способны полностью самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических молекул, потребляемых из внешней среды. В процессе автотрофной ассимиляции реакции фото- и хемосинтеза, обеспечивающие образование простых органических соединений, предшествуют биологическим синтезам макромолекул:



4.4.1. Фотосинтез

Фотосинтез — синтез органических соединений из неорганических, идущий за счет энергии света. Ведущую роль в процессах фотосинтеза играют *фотосинтезирующие пигменты*, обладающие уникальным свойством — улавливать свет и превращать его энергию в химическую энергию. Фотосинтезирующие пигменты представляют собой довольно многочисленную группу белковоподобных веществ. Главным и наиболее важным в энергетическом плане является пигмент хлорофилл а, встречающийся у всех видов фототрофов, кроме бактерий-фотосинтетиков. Фотосинтезирующие пигменты встроены во внутреннюю мембрану пластид у эукариот или во впячивания цитоплазматической мембраны у прокариот.

Вспомните строение *хлоропласта*. Во внутренней мембране тилакоидов гран содержатся не только фотосинтетические пигменты, но и белки цепи переноса электронов, а также молекулы фермента АТФ-синтазы. Внутренняя мембрана пластид очень похожа на внутреннюю митохондриальную мембрану. Но в отличие от митохондриальной кристы, которая является открытой внутренней складкой, тилакоид грани представляет собой замкнутый мешочек. В связи с этим наружная поверхность внутренней мембраны в тилакоиде оказывается изнутри, а внутренняя — снаружи. Направление переноса заряженных частиц в пластидах и митохондриях совершенно одинаково. В обоих случаях электроны накапливаются на той стороне внутренней мембраны, которая ориентирована к матриксу (рис.4.4).

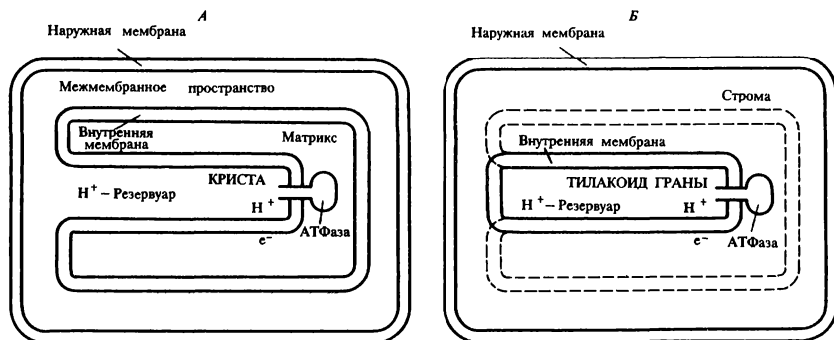
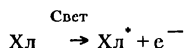


Рис. 4.4. Расположение наружной и внутренней поверхностей внутренней мембраны в составе крист митохондрий (А) и тилакоидов гран хлоропластов (Б):

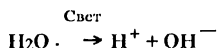
А — наружная поверхность мембраны крист митохондрий обращена в межмембранное пространство, внутренняя — к матриксу митохондрий;

Б — наружная поверхность мембраны тилакоидов гран обращена в полость грани, внутренняя — граничит со стромой хлоропласта

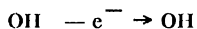
Процесс фотосинтеза состоит из двух последовательных фаз. Световая фаза фотосинтеза происходит только на свету в мембране гран при участии хлорофилла, белков-переносчиков и АТФ-синтетазы (рис.4.5). Под действием кванта света хлорофилл теряет электрон, переходя в возбужденное состояние:



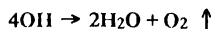
Эти электроны передаются переносчиками на наружную, т.е. обращенную к матриксу, поверхность мембраны тилакоидов, где накапливаются. Одновременно внутри полостей тилакоидов происходит фотолиз, т.е. разложение воды под действием энергии света:



Ионы гидроксила отдают свои электроны, превращаясь в реакционноспособные радикалы OH^{\bullet} :



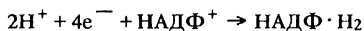
Образующиеся электроны передаются переносчиками к молекулам хлорофилла и восстанавливают их, а радикалы OH^{\bullet} объединяются, образуя воду и свободный кислород:



Протоны водорода, образовавшиеся при фотолизе воды, не могут проникнуть через мембрану грани и накапливаются внутри нее, создавая и пополняя H^{+} -резервуар. В результате внутренняя поверхность мембраны грани заряжается положительно (за счет H^{+}), а наружная — отрицательно (за счет e^{-}). По мере накопления по обе стороны мембраны противоположно заряженных частиц нарастает разность потенциалов. При достижении критической величины разности потенциалов сила электрического поля начинает проталкивать протоны через канал АТФ-синтетазы. На выходе из протонного канала создается высокий уровень энергии, которая используется для фосфорилирования имеющихся в матриксе пластид молекул АДФ:



Ионы водорода, оказавшись на наружной поверхности мембраны тилакоида, встречаются там с электронами, образуя атомарный водород, который идет на восстановление специфического переносчика НАДФ^{+} (никотинамидадениндинуклеотидфосфата):



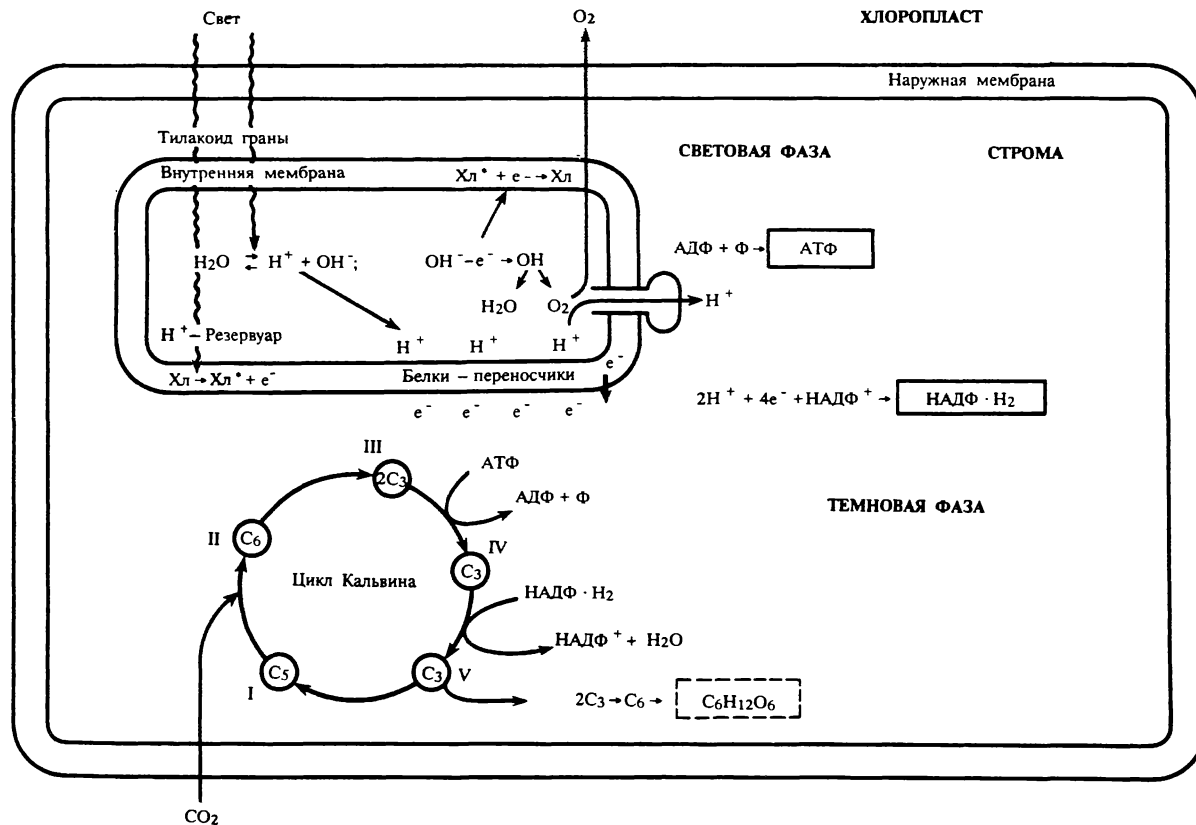
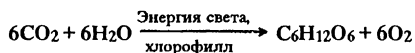


Рис. 4.5. Фотосинтез

Таким образом, во время световой фазы фотосинтеза происходят три процесса: образование кислорода вследствие разложения воды, синтез АТФ и образование атомов водорода в форме НАДФ · Н₂. Кислород диффундирует в атмосферу, а АТФ и НАДФ · Н₂ транспортируются в матрикс пластид и участвуют в процессах темновой фазы.

Темновая фаза фотосинтеза протекает в матриксе хлоропласта как на свету, так и в темноте и представляет собой ряд последовательных преобразований СО₂, поступающего из воздуха. Осуществляются реакции темновой фазы за счет энергии АТФ и НАДФ · Н₂ и использования имеющихся в пластидах пятиуглеродных сахаров, один из которых — рибулозодифосфат — является акцептором СО₂. Ферменты связывают пятиуглеродный сахар с углекислым газом воздуха. При этом образуются соединения, которые последовательно восстанавливаются до шестиуглеродной молекулы глюкозы.

Суммарная реакция фотосинтеза



В процессе фотосинтеза кроме моносахаридов (глюкоза и др.), которые превращаются в крахмал и запасаются растением, синтезируются мономеры других органических соединений — аминокислоты, глицерин и жирные кислоты. Таким образом, благодаря фотосинтезу растительные, а точнее — хлорофиллсодержащие, клетки обеспечивают себя и все живое на Земле необходимыми органическими веществами и кислородом.

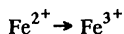
4.4.2. Хемосинтез

Хемосинтез также представляет собой процесс синтеза органических соединений из неорганических, но осуществляется он не за счет энергии света, а за счет химической энергии, получаемой при окислении неорганических веществ (серы, сероводорода, железа, аммиака, нитрита и др.). Наибольшее значение имеют нитрифицирующие, железобактерии и серобактерии.

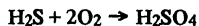
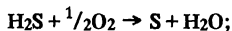
Нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак до азотистой, а затем до азотной кислоты:



Железобактерии превращают закисное железо в окисное:



У серобактерий сероводород окисляется до серы или серной кислоты:



Высвобождающаяся в ходе реакций окисления энергия запасается бактериями в виде молекул АТФ и используется для синтеза органических соединений, который протекает сходно с реакциями темновой фазы фотосинтеза. Хемосинтезирующие бактерии играют очень важную роль в биосфере. Они участвуют в очистке сточных вод, способствуют накоплению в почве минеральных веществ, повышают плодородие почвы.

Ключевые слова и понятия

Автотрофы	Дыхание
Анаболизм	Катаболизм
Анаэробы	Макроэргические связи
Ассимиляция	Метаболизм
Аэробы	Пластический обмен
Брожение	Фосфорилирование
Гетеротрофы	Фотосинтез
Гликолиз	Фотосинтезирующий пигмент
Голозойность	Хемосинтез
Голофитность	Энергетический обмен
Диссимиляция	

Проверьте себя

1. К какой группе живых организмов (фототрофов — 1, гетеротрофов — 2, миксотрофов — 3, хемотрофов — 4) по характеру метаболизма относятся перечисленные ниже существа?
а) Человек; б) ромашка; в) кишечная палочка; г) мышь; д) эвглена зеленая; е) сине-зеленая водоросль; ж) хлорелла; з) железобактерия; и) дождевой червь.
2. Какие процессы, происходящие в клетке, не относятся к ассимиляционным?
а) Синтез белка; б) синтез липидов; в) синтез АТФ; г) пиноцитоз; д) фотосинтез; е) дыхание; ж) образование из глюкозы двух молекул пирувата; з) фагоцитоз.
3. Перечислите основные этапы анаэробной (1) и аэробной (2) диссимиляции:
а) подготовительный; б) гликолиз; в) брожение; г) цикл Кребса; д) цепь переноса электронов.
4. Каков энергетический выход окисления одной молекулы глюкозы на разных этапах энергетического обмена (гликолиз — 1, цикл Кребса — 2, дыхательная цепь — 3)?
а) 1АТФ; б) 2АТФ; в) 4АТФ; г) 34АТФ; д) 38АТФ.
5. Перечислите компоненты внутренней мембраны хлоропласта:
а) липиды; б) цепь переноса электронов; в) белки; г) фотосинтетические пигменты; д) целлюлоза; е) АТФ-синтетаза.
6. В какую фазу фотосинтеза образуется свободный кислород?
а) Световую; б) темновую; в) постоянно.
7. Перечислите наиболее важные процессы световой (1) и темновой (2) фаз фотосинтеза:
а) возбуждение хлорофилла; б) образование свободного кислорода; в) фотолиз воды; г) цикл Кребса; д) синтез углеводов; е) образование АТФ; ж) транспорт электронов; з) образование атомов водорода; и) диссоциация воды.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ КЛЕТОК

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимоотношения между ними:
 - а) клеточный и митотический циклы клетки;
 - б) интерфаза, репликация ДНК, митоз, расхождение хроматид;
 - в) спирализация и деспирализация ДНК, интерфазная и митотическая формы организации генетического материала;
 - г) мейоз I, конъюгация, кроссинговер, редукция числа хромосом, рекомбинация хромосом;
 - д) мейоз II, расхождение хроматид, эквационное деление.
2. Охарактеризовать сущность процессов, составляющих жизненный и митотический циклы клетки.
3. Охарактеризовать три основных способа деления эукариотических клеток (амитоз, митоз, мейоз).
4. Описать сущность событий всех фаз митоза и сформулировать его биологическое значение.
5. Описать сущность и особенности событий I и II мейотических делений, сформулировать их биологическое значение.
6. Сравнить и показать отличительные особенности митоза и мейоза.
7. Представлять изменение наследственного материала в ходе митотического цикла.

Все живые организмы состоят из клеток. Развитие, рост, становление типичной структуры организма осуществляются благодаря воспроизведению одной или группы исходных клеток. В процессе жизнедеятельности часть клеток организма изнашивается, стареет и погибает. Для поддержания структуры и нормального функционирования организм должен производить новые клетки на смену старым. Единственным способом образования клеток является деление предшествующих. *Деление клеток* — жизненно важный процесс для всех организмов. В человеческом организме, состоящем примерно из 10^{13} клеток, каждую секунду должны делиться несколько миллионов из них.

5.1. Жизненный (клеточный) цикл

Жизнь клетки от момента ее возникновения в результате деления материнской клетки до ее собственного деления или смерти называется **жизненным (или клеточным) циклом** (рис.5.1). В течение жизни клетки растут, дифференцируются, выполняют специфические функции, размножаются и служат источником пополнения гибнущих в организме клеток.

Обязательным компонентом клеточного цикла является митотический цикл, включающий период подготовки клетки к

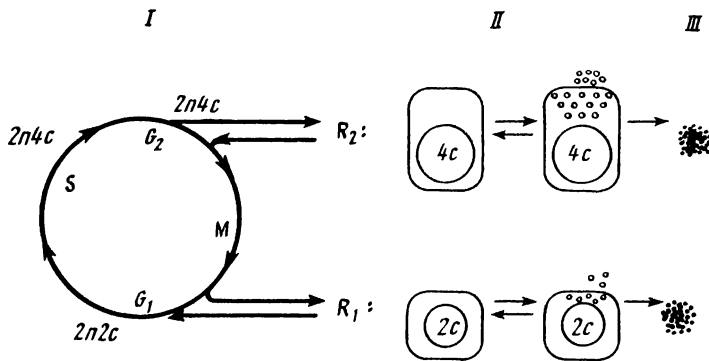


Рис. 5.1. Жизненный цикл клетки:

I — митотический цикл, *II* — дифференцировка и функционально активное состояние, *III* — гибель клетки; c — число молекул ДНК гаплоидного набора, G_1 и G_2 — пресинтетический и постсинтетический периоды, M — митоз, n — число хромосом гаплоидного набора, R_1 и R_2 — периоды покоя, S — синтетический период

делению и самое деление. В жизненном цикле имеются также *периоды покоя*, в ходе которых клетка выполняет свойственные ей функции и избирает дальнейшую судьбу (погибает либо возвращается в митотический цикл). Подготовка клетки к делению, или *интерфаза*, составляет значительную часть времени митотического цикла и состоит из трех периодов: *пресинтетического*, или *постмитотического*, — G_1 , *синтетического* — S , *постсинтетического*, или *премитотического*, — G_2 .

Период G_1 — самый вариабельный по продолжительности. В это время в клетке активизируются процессы биологического синтеза, в первую очередь структурных и функциональных белков. Клетка растет и готовится к следующему периоду.

Период S — главный в митотическом цикле. В делящихся клетках млекопитающих он длится около 6—10 ч. В это время клетка продолжает синтезировать РНК, белки, но самое важное — осуществляет синтез ДНК. Редупликация ДНК происходит асинхронно: молекулы ДНК разных хромосом и различные участки по длине одной молекулы ДНК реплицируются в разное время и с различной скоростью. Но к концу S -периода вся ядерная ДНК удваивается, каждая хромосома становится двунитчатой, т.е. состоит из двух хроматид — идентичных молекул ДНК.

Период G_2 относительно короток, в клетках млекопитающих он составляет порядка 2—5 ч. В это время количество центриолей, митохондрий и пластид удваивается, идут активные метаболические процессы, накапливаются белки и энергия для предстоящего деления. Клетка приступает к делению.

5.2. Деление клетки

Описано три способа деления эукариотических клеток: *амитоз* (прямое деление), *митоз* (непрямое деление) и *мейоз* (редукционное деление).

5.2.1. Амитоз

Амитоз — относительно редкий и малоизученный способ деления клетки. Описан он для стареющих и патологически измененных клеток. При амитозе интерфазное ядро делится путем перетяжки, равномерное распределение наследственного материала не обеспечивается. Нередко ядро делится без последующего разделения цитоплазмы и образуются двухъядерные клетки. Клетка, претерпевшая амитоз, в дальнейшем не способна вступать в нормальный митотический цикл. Поэтому амитоз встречается, как правило, в клетках и тканях, обреченных на гибель, например в клетках зародышевых оболочек млекопитающих, в клетках опухолей.

5.2.2. Митоз

Митоз — универсальный способ деления эукариотических клеток. Его продолжительность в клетках животных составляет около 1 ч. Митоз представляет собой непрерывный процесс, который условно делят на четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис 5.2).

Профаза. В ядре начинается и постепенно нарастает спирализация ДНК. Хромосомы укорачиваются, утолщаются, становятся видимыми, приобретают типичную двуххроматидную структуру. Ядрышко постепенно исчезает. В цитоплазме вокруг каждой пары центриолей ориентируются микротрубочки, образуя центры веретена деления. Центриоли движутся к разным полюсам, микротрубочки вытягиваются вдоль оси клетки — начинается формирование ахроматинового веретена. Ядерная оболочка распадается на отдельные мелкие фрагменты. Хромосомы направляются к центру клетки.

Метафаза. Хромосомы максимально спирализуются и располагаются таким образом, что их центромеры лежат в одной плоскости — плоскости экватора клетки. Образуется метафазная пластинка. Завершается формирование митотического веретена. Центриоли попарно располагаются на противоположных полюсах, а нити веретена от разных полюсов прикрепляются к центромере каждой хромосомы.

Анафаза. Это самая короткая фаза митоза. Здесь происходят продольное расщепление каждой хромосомы, сокращение нитей

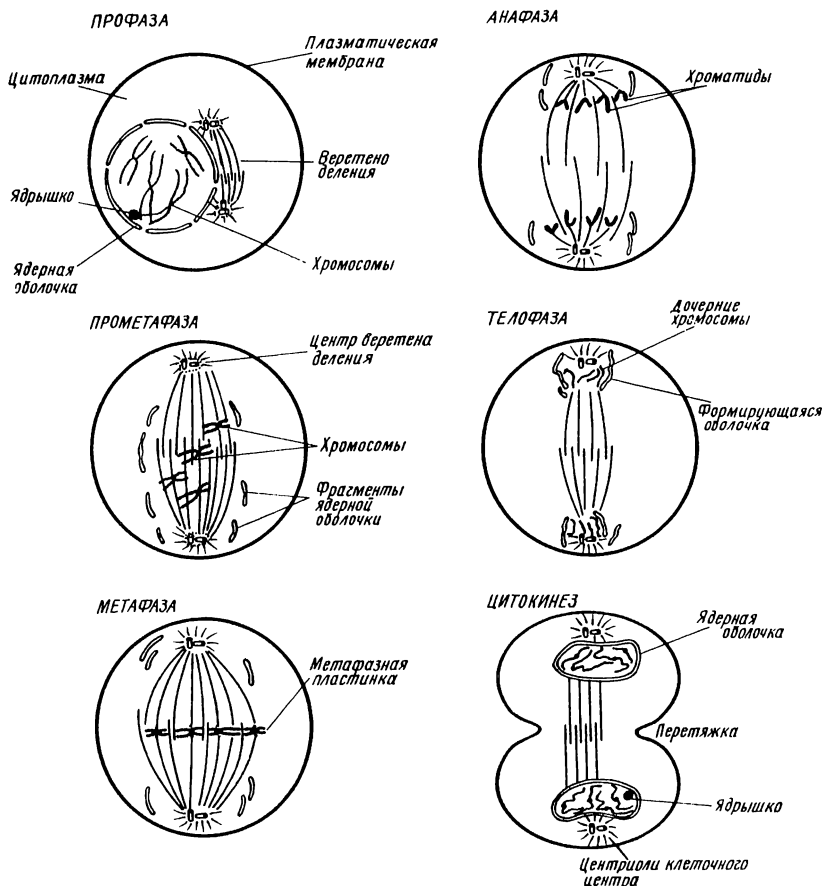


Рис. 5.2. Фазы митоза

веретена и расхождение хроматид (дочерних хромосом) по направлению к полюсам клетки.

Телофаза. Дочерние хромосомы, состоящие из одной хроматиды, достигают полюсов клетки. Составляющая их ДНК начинает деспирализироваться, появляется ядрышко, вокруг каждой группы дочерних хромосом образуется ядерная оболочка, нити ахроматинового веретена постепенно распадаются. Деление ядра завершается.

Начинается деление цитоплазмы (*цитотомия*) и образование перегородки между дочерними клетками. Животные клетки осуществляют цитотомия путем перетяжки цитоплазматической мембраны. У растений в плоскости экватора клетки образуется мембранная перегородка, которая растет в стороны, достигая

клеточной стенки. В результате образуются две полностью разделенные дочерние клетки.

Проследим *изменение наследственного материала* в ходе митотического цикла. Главными событиями митотического цикла являются *репликация ДНК*, происходящая в интерфазе и приводящая к удвоению количества наследственной информации, и *расхождение хроматид*, происходящее в анафазе митоза и обеспечивающее равномерное распределение наследственной информации между дочерними клетками. Эти процессы наследственный материал осуществляет, находясь в разных структурных формах. Репликативный синтез претерпевает *интерфазный хроматин*, в составе которого молекула ДНК находится в относительно деспирализованном состоянии. Распределение генетической информации осуществляют *митотические хромосомы*, в составе которых ДНК максимально спирализована.

В митотическом цикле изменяется также количество наследственного материала. Если число хромосом в гаплоидном наборе обозначать буквой n (в диплоидном наборе соответственно $2n$), а число молекул ДНК обозначить буквой c , то можно проследить изменение формулы ядра соматической клетки на разных стадиях митотического цикла. До S-периода, когда каждая хромосома состоит из одной молекулы ДНК, общее количество ДНК в ядре соответствует числу хромосом в нем, а формула диплоидной клетки имеет вид $2n2c$. После репликации, когда ДНК каждой хромосомы себя удваивает, суммарное количество ДНК в ядре увеличивается вдвое и формула клетки приобретает вид $2n4c$. В результате расхождения хроматид в анафазе митоза дочерние ядра получают диплоидный набор однохроматидных хромосом. Формула дочерних клеток вновь становится $2n2c$.

Биологическое значение митоза заключается в том, что в результате этого способа деления образуются клетки с наследственной информацией, которая качественно и количественно идентична информации материнской клетки. Равномерное распределение наследственного материала обеспечивается процессами репликации ДНК и удвоения хромосом в интерфазе митотического цикла, а также спирализацией и равномерным распределением хроматид между дочерними клетками в процессе митоза. Митоз обеспечивает поддержание постоянства кариотипа в ряду поколений клеток и служит клеточным механизмом процессов роста и развития организма, а также регенерации и бесполого размножения.

Действие ряда факторов внешней среды может нарушать нормальное течение митоза и приводить к повреждениям хромосом, а также к изменению числа отдельных хромосом или целых хромосомных наборов в соматических клетках организма. Патологические митозы могут стать причиной ряда хромосомных болезней. Особенно часто патологические митозы наблюдаются в опухолевых клетках.

5.2.3. Мейоз

Мейоз (от греч. *мейозис* — уменьшение) — своеобразный способ деления клеток, приводящий к уменьшению в них числа хромосом вдвое. Мейоз является центральным звеном *гаметогенеза* у животных и *спорогенеза* у растений (рис.5.3). Мейоз состоит из двух последовательных делений, которым предшествует однократная редупликация ДНК. Все вещества и энергия, необходимые для осуществления обоих делений, запасаются в ходе предшествующей мейозу интерфазы I. Интерфаза II практически отсутствует, и деления быстро следуют одно за другим. В каждом из делений мейоза различают те же четыре стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу, которые характерны для митоза, но отличаются рядом особенностей.

Первое мейотическое деление (мейоз I) приводит к уменьшению вдвое числа хромосом и называется **редукционным**. В результате из одной диплоидной клетки ($2n$ $4c$) образуются две гаплоидные (n $2c$) клетки.

Профаза I мейоза наиболее продолжительна и сложна. Помимо типичных для профазы митоза процессов спирализации ДНК и образования веретена деления в профазе I происходят два исключительно важных в биологическом отношении события: *конъюгация*, или *синاپсис*, гомологичных хромосом и *кроссинговер*.

Конъюгация — это процесс тесного сближения гомологичных хромосом. Такие спаренные хромосомы образуют *бивалент* и удерживаются в его составе с помощью специальных белков. Поскольку каждая из хромосом состоит из двух хроматид, бивалент включает четыре хроматиды и называется также *тетрадой*. В диплоидной клетке образуется n бивалентов. После конъюгации формула клетки приобретает вид $n4c$.

В некоторых местах бивалента хроматиды конъюгированных хромосом перекрещиваются, рвутся и обмениваются соответствующими участками. Такой процесс обмена фрагментами гомологичных хромосом называется **кроссинговером**. Он обеспечивает образование новых комбинаций отцовских и материнских генов в хромосомах будущих гамет. Кроссинговер может происходить в нескольких участках (множественный кроссинговер), обеспечивая более высокую степень рекомбинации наследственной информации в гаметах. К концу профазы I степень спирализации хромосом возрастает, хроматиды становятся хорошо различимыми, нити веретена деления от каждого полюса прикрепляются к центромере одной из хромосом бивалента. Ядерная оболочка разрушается, и биваленты направляются к плоскости экватора клетки.

В **метафазе I** мейоза завершается формирование веретена деления, биваленты устанавливаются в плоскости экватора клетки. Нити веретена с одного полюса прикрепляются к центромере каждой хромосомы.

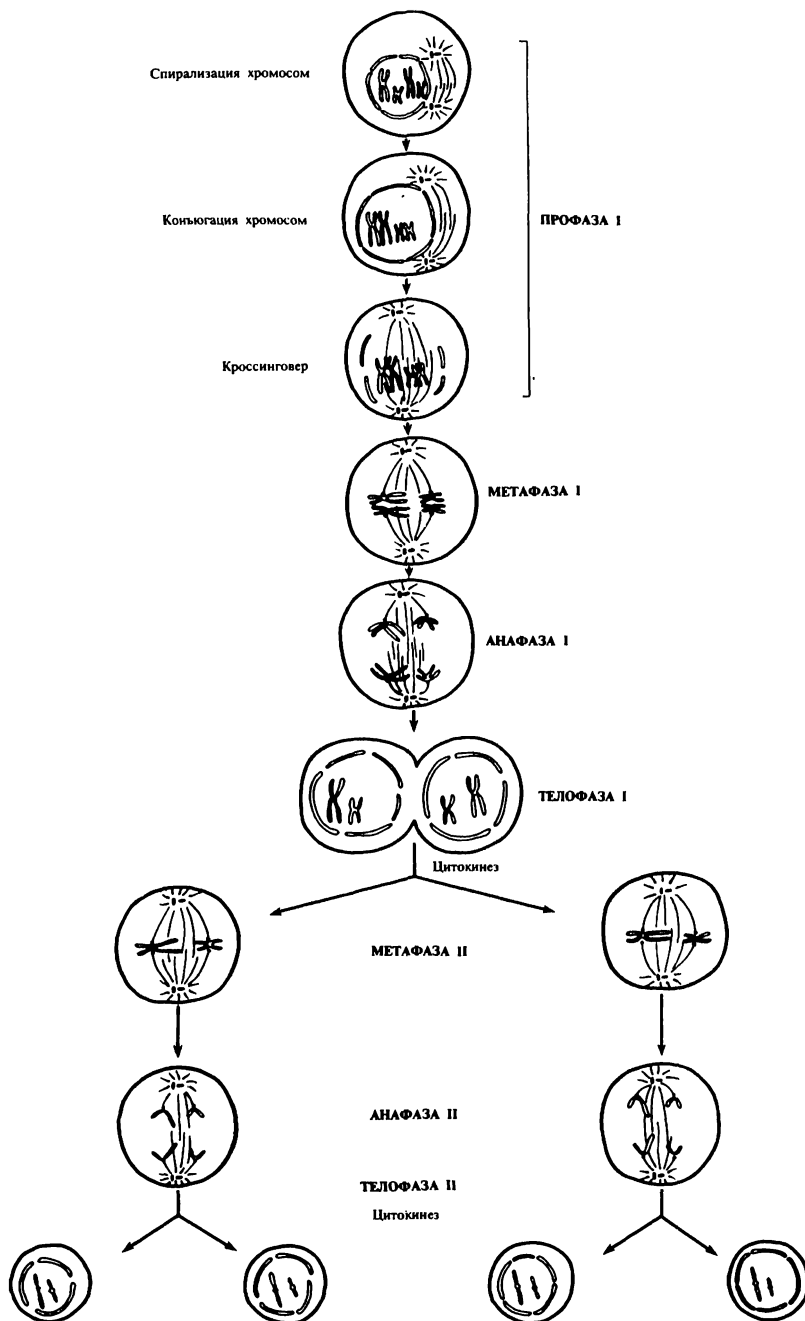


Рис. 5.3. Процессы, происходящие в мейозе
Показаны две пары гомологичных хромосом

В анафазе I мейоза под действием нитей веретена гомологичные хромосомы отходят друг от друга, направляясь к противоположным полюсам клетки. В результате у каждого из полюсов клетки формируется гаплоидный набор хромосом, содержащий по одной двуххроматидной хромосоме из каждой пары гомологичных хромосом. В анафазе I хромосомы разных пар, т.е. негомологичные хромосомы, ведут себя совершенно независимо друг от друга, обеспечивая образование самых различных комбинаций отцовских и материнских хромосом в гаплоидном наборе будущих гамет. Число таких комбинаций соответствует формуле 2^n , где n — число пар гомологичных хромосом. У человека эта величина равна 2^{23} , т.е. $8,4 \cdot 10^6$ вариантов сочетаний отцовских и материнских хромосом возможно в гаметах человека.

Итак, расхождение гомологичных хромосом в анафазе I мейоза обеспечивает не только редукцию числа хромосом в будущих половых клетках, но и огромное разнообразие последних в силу случайного сочетания отцовских и материнских хромосом разных пар.

В телофазе I мейоза происходит формирование клеток, ядра которых имеют гаплоидный набор хромосом и удвоенное количество ДНК, поскольку каждая хромосома состоит из двух хроматид. Клетки, образующиеся в результате первого мейотического деления, имеют формулу $n2c$ и после короткой интерфазы приступают к следующему делению.

Второе мейотическое деление (мейоз II) протекает как типичный митоз (рис.5.3), но отличается тем, что вступающие в него клетки содержат гаплоидный набор хромосом. В результате такого деления n двуххроматидных хромосом ($n2c$), расщепляясь, образуют n однохроматидных хромосом (nc). Такое деление называют эквационным (или уравнительным).

Таким образом, после двух последовательных мейотических делений из одной клетки с диплоидным набором двуххроматидных хромосом ($2n4c$) образуются четыре клетки с гаплоидным набором однохроматидных хромосом (nc).

Биологическое значение мейоза заключается в образовании клеток с редуцированным набором хромосом и поддержании постоянства кариотипа в ряду поколений организмов, размножающихся половым путем. Мейоз служит основой комбинативной изменчивости, обеспечивая генетическое разнообразие гамет благодаря процессам кроссинговера, расхождения и комбинаторики отцовских и материнских хромосом. Изменения структуры хромосом вследствие неравного кроссинговера, нарушение расхождения всех или отдельных хромосом в анафазе I и II мейотических делений приводят к образованию аномальных гамет и могут служить основой гибели организма или развития у потомков ряда хромосомных синдромов.

Ключевые слова и понятия

Амитоз
Анафаза
Бивалент
Веретено деления
Гаметы
Гаплоид
Диплоид
Интерфаза
Конъюгация хромосом
Кроссинговер
Клеточный цикл

Мейоз
Метафаза
Митотический цикл
Полиплоидия
Политения
Профаза
Редукция
Телофаза
Тетрада
Цитотомия

Проверьте себя

1. Какое деление характерно для соматических клеток?
а) Амитоз; б) митоз; в) мейоз.
2. Какой набор хромосом получается при митотическом делении гаплоидного (1), диплоидного (2) и тетраплоидного (3) ядер?
а) Диплоидный; б) гаплоидный; в) триплоидный; г) тетраплоидный.
3. Назовите основные события S-периода интерфазы:
а) удвоение центриолей; б) удвоение числа хромосом; в) синтез ДНК; г) удвоение хроматид; д) накопление энергии.
4. Какой тип деления не сопровождается редукцией (уменьшением) числа хромосом?
а) Амитоз; б) митоз; в) мейоз.
5. Укажите особенности профазы митоза (1) и профаз I (2) и II (3) мейоза:
а) спирализация ДНК; б) хромосомы двуххроматидные; в) исчезновение ядрышка; г) конъюгация гомологичных хромосом; д) фрагментация ядерной оболочки; е) кроссинговер; ж) расхождение центриолей; з) хромосомы однохроматидные; и) формирование веретена деления.
6. Укажите особенности метафазы митоза (1) метафаз I (2) и II (3) мейоза:
а) хромосомы в плоскости экватора клетки; б) биваленты в плоскости экватора клетки.
7. Укажите особенности анафазы (1) митоза и анафаз I (2) и II (3) мейоза:
а) расхождение хромосом; б) расхождение хроматид.
8. Сколько клеток образуется в результате митоза (1) и мейоза (2) ?
а) Одна; б) две; в) три; г) четыре.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Глава 6

РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимоотношения между ними:
 - а) бесполое размножение, деление, спорообразование, почкование, фрагментация;
 - б) половое размножение, оплодотворение, партеногенез;
 - в) гаметы, гаметогенез, сперматогенез, овогенез.
2. Дать определение и сформулировать сущность основных типов и форм размножения.
3. Охарактеризовать особенности строения и функций гамет.
4. Охарактеризовать сущность и особенности сперматогенеза и овогенеза.
5. Сформулировать сущность и описать механизм оплодотворения.

Размножение — это способность организмов производить себе подобных представителей того же вида. В процессе размножения особи родительского поколения передают потомкам генетическую информацию, обеспечивающую воспроизведение у них как признаков конкретных родителей, так и вида, которому они принадлежат. Благодаря размножению осуществляются смена и материальная преемственность поколений. В ходе размножения создаются уникальные комбинации наследственного материала и закрепляются возникающие у отдельных особей наследственные изменения. Это обуславливает генетическое разнообразие особей в пределах вида и служит основой для изменчивости вида и дальнейшей его эволюции. Таким образом, размножение, а точнее осуществляемая в ходе размножения смена поколений, служит непременным условием поддержания во времени биологических видов и жизни как таковой. Обычно выделяют два основных типа размножения: *бесполое* и *половое*.

6.1. Бесполое размножение

Бесполое размножение осуществляется при участии лишь одной родительской особи. Особи дочернего поколения возникают из одной или группы клеток материнского организма. Наиболее широко бесполое размножение распространено среди прокариот, грибов и растений, но встречаются и у различных видов животных. Основными формами бесполого размножения являются деление,

спорообразование, почкование, фрагментация и вегетативное размножение.

У одноклеточных животных и растений в благоприятных условиях существования размножение осуществляется путем простого или множественного деления. При этом ядро один или несколько раз делится митозом с образованием двух или большего числа дочерних ядер, каждое из которых окружается цитоплазмой и формирует самостоятельный организм.

У многих растений (водоросли, мхи, папоротники), грибов и некоторых одноклеточных животных на определенной стадии жизненного цикла образуются споры — мелкие гаплоидные клетки, покрытые плотной оболочкой и устойчивые к действию неблагоприятных факторов внешней среды. Большинство спор неподвижны и расселяются во внешней среде пассивно. Некоторые водоросли и грибы образуют подвижные зооспоры. Споры служат не только для размножения, но и для расселения и переживания неблагоприятных условий. При возникновении благоприятных условий споры прорастают, давая начало новому организму. Бесполое размножение, осуществляемое с помощью спор, называют спорообразованием.

Перечисленные способы бесполого размножения характеризуются тем, что новый организм образуется за счет деления одной клетки родительской особи. В тех случаях, когда формирование нового организма осуществляется из группы клеток материнского организма, говорят о вегетативном размножении. Особенно широко вегетативное размножение распространено среди растений, у которых оно происходит за счет частей вегетативных органов или специально предназначенных для этой цели структур — луковиц, корневищ, клубней и др.

Различают также почкование и фрагментацию. У некоторых грибов и животных от родительской особи отделяется небольшой участок тела — *почка*, из которой впоследствии развивается новый организм. У морских гидроидных и коралловых полипов многократно почкующиеся особи не отделяются от материнского организма, формируя *колонии*.

Фрагментацией называют разделение особи на две или несколько частей, каждая из которых растет и достраивает новый организм. Основу фрагментации составляет способность организмов к *регенерации*, т.е. восстановлению утраченных частей. Некоторые виды животных способны восстанавливать целый организм из незначительных фрагментов тела. Так, морские звезды восстанавливают целый организм из одного луча, а пресноводная гидра — из $1/200$ своего тела.

Итак, бесполое размножение обеспечивает воспроизведение большого количества генетически идентичных особей. Поскольку основным клеточным механизмом бесполого размножения является митоз, особи дочернего поколения оказываются точными копиями

родительского организма. Бесполое размножение более выгодно для организмов, обитающих в относительно постоянных условиях. Оно является более древней формой размножения, возникшей в процессе развития жизни раньше полового.

6.2. Половое размножение

Половое размножение появилось более 3 млрд. лет назад и встречается во всех крупных группах ныне существующих организмов. Сущность полового размножения заключается в объединении генетической информации от двух особей одного вида — родителей — в наследственном материале потомка. Наследственный материал каждой дочерней особи представляет собой уникальную комбинацию генетической информации родителей. Образующиеся в процессе полового размножения организмы отличаются друг от друга по генотипу, признакам, свойствам, характеру приспособленности к условиям обитания.

Таким образом, биологическое значение полового размножения заключается не только в самовоспроизведении особей, но и в обеспечении биологического разнообразия видов, их адаптивных возможностей и эволюционных перспектив. Это позволяет считать половое размножение биологически более прогрессивным, чем бесполое.

Половое размножение осуществляется с помощью специализированных половых клеток — гамет. Женские гаметы называют *яйцеклетками*, мужские — *сперматозоидами*. Гаметы отличаются от соматических клеток прежде всего вдвое меньшим числом хромосом, а также низким уровнем обменных процессов.

Яйцеклетки — относительно крупные неподвижные клетки, обычно округлой формы; в цитоплазме помимо типичных органоидов содержатся включения запасных питательных веществ в виде желтка. В ядрах яйцеклеток образуется много копий

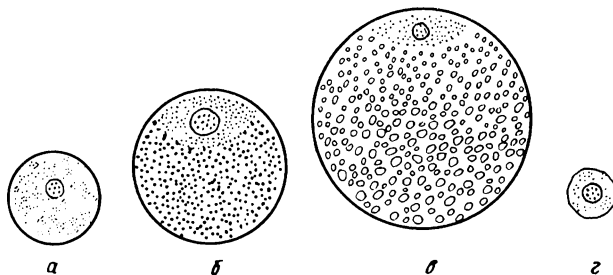


Рис. 6.1. Типы яйцеклеток хордовых животных:

а — изолецитальная, б — умеренно телолецитальная, в — резко телолецитальная, г — алецитальная

рибосомальных генов и мРНК, обеспечивающих синтез жизненно важных белков будущего зародыша. Яйцеклетки разных организмов различаются количеством и характером распределения в них желтка. Различают несколько типов яйцеклеток (рис.6.1).

Изолецитальными называют относительно мелкие яйцеклетки с небольшим количеством равномерно распределенного желтка. Ядро в них располагается ближе к центру. Такие яйцеклетки встречаются у червей, двусторчатых и брюхоногих моллюсков, иглокожих, ланцетника. Умеренно телолецитальные яйцеклетки осетровых рыб и земноводных имеют диаметр около 1,5 — 2 мм и содержат среднее количество желтка, основная масса которого сосредоточена на одном из полюсов (вегетативном). На противоположном полюсе (анимальном), где желтка мало, находится ядро яйцеклетки. Резко телолецитальные яйцеклетки некоторых рыб, пресмыкающихся, птиц и яйцекладущих млекопитающих содержат очень много желтка, занимающего почти весь объем цитоплазмы яйцеклетки. На анимальном полюсе находится зародышевый диск с активной, лишенной желтка цитоплазмой. Размеры этих яиц крупные — 10 — 15 мм и более. Алецитальные яйцеклетки практически лишены желтка, имеют микроскопически малые размеры (0,1 — 0,3 мм) и характерны для плацентарных млекопитающих, в том числе и для человека.

Сперматозоиды — обычно очень мелкие клетки (например, спермии человека имеют длину 50 — 70 мкм, а крокодила — 20 мкм). У разных организмов они неодинаковой формы, но большинство из них имеет головку, шейку

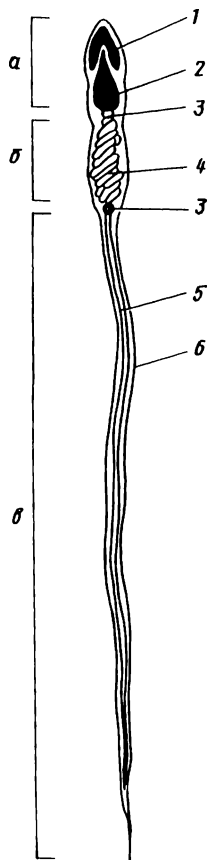


Рис. 6.2. Строение сперматозоида:

a — головка, *б* — шейка, *в* — хвост (жгутик); 1 — акросома, 2 — ядро, 3 — центриоль, 4 — митохондрии, 5 — осевая нить жгутика, 6 — плазматическая мембрана

и хвост (рис.6.2). Головка содержит ядро и очень небольшое количество цитоплазмы. На переднем конце головки располагается акросома — видоизмененный комплекс Гольджи, который содержит ферменты для растворения оболочки яйцеклетки при оплодотворении. В шейке находятся многочисленные митохондрии и две центриоли. От шейки отрастает хвост, образованный микротрубочками и обеспечивающий подвижность сперматозоидов.

6.2.1. Образование половых клеток

Процесс образования половых клеток — гаметогенез — протекает в половых железах (гонадах). У высших животных женские гаметы образуются в яичниках, мужские — в семенниках (рис.6.3). Процесс образования сперматозоидов называют сперматогенезом, яйцеклеток — овогенезом. Условно обе формы гаметогенеза делят на несколько фаз: размножения, роста, созревания и выделяемую при сперматогенезе фазу формирования.

Фаза размножения характеризуется многократными митотическими делениями клеток стенки семенника или яичника, приводящими к образованию многочисленных сперматогоний и овогоний. Эти клетки, как и все клетки тела, диплоидны. Фаза размножения у мужчин начинается с наступлением половой зрелости и продолжается постоянно в течение почти всей жизни. В женском организме размножение овогоний начинается в эмбриогенезе и завершается к 3-му году жизни.

Фаза роста сопровождается увеличением объема цитоплазмы клеток, накоплением ряда веществ, необходимых для дальнейших делений, репликацией ДНК и удвоением хромосом. В фазе роста клетки получают название сперматоцитов и овоцитов I порядка. Фаза роста более выражена в овогенезе, поскольку овоциты I порядка накапливают значительные количества питательных веществ.

Фаза созревания характеризуется мейозом. При сперматогенезе в результате I мейотического деления образуются два одинаковых сперматоцита II порядка, каждый из которых после второго деления мейоза формирует по две сперматиды.

Деления созревания при овогенезе характеризуются рядом особенностей. Во-первых, профазы первого мейотического деления осуществляется еще в эмбриональном периоде, а остальные события мейоза продолжаются после полового созревания организма. Каждый месяц в одном из яичников половозрелой женщины созревает одна яйцеклетка. При этом завершается I деление мейоза, образуются крупный овоцит II порядка и маленькое первое полярное, или направительное, тельце, которые вступают во второе деление мейоза.

На стадии метафазы второго мейотического деления овоцит II порядка овулирует — выходит из яичника в брюшную полость,

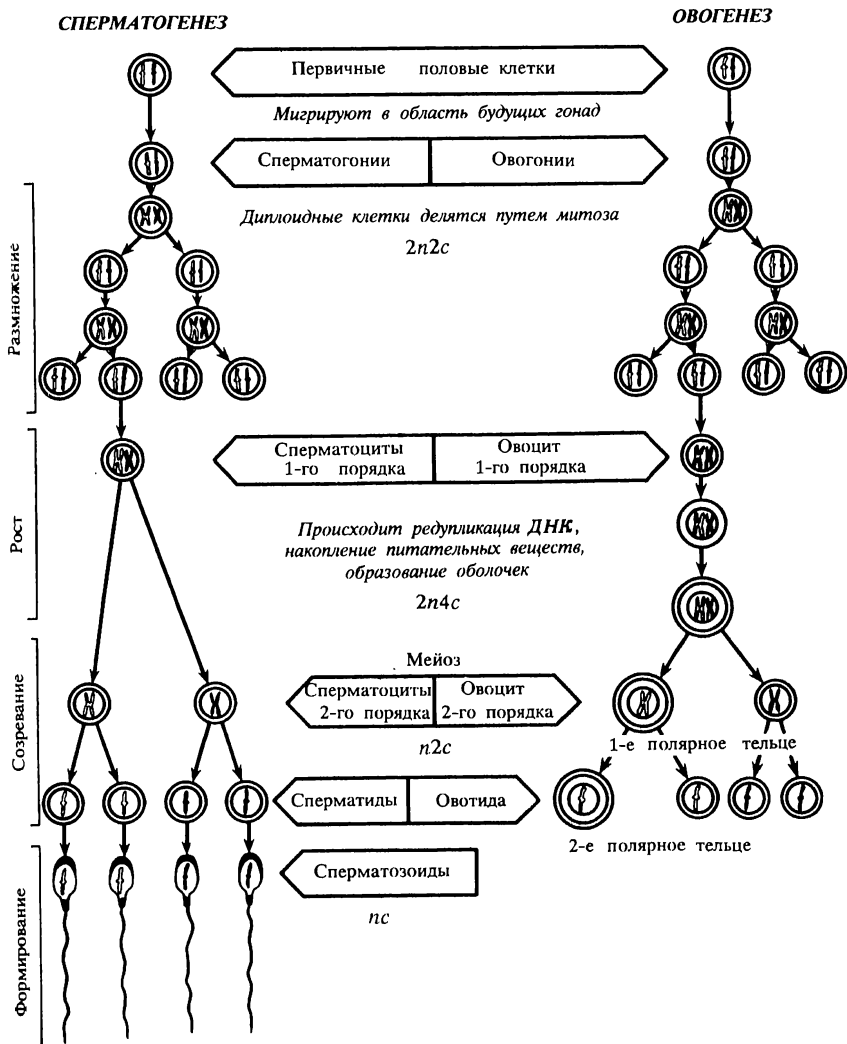


Рис. 6.3. Гаметогенез

откуда попадает в яйцевод. Дальнейшее созревание его возможно лишь после слияния со сперматозоидом. Если оплодотворения не происходит, овоцит II порядка погибает и выводится из организма. В случае оплодотворения он завершает второе мейотическое деление, образуя зрелую яйцеклетку — овотиду — и второе полярное тельце. Полярные тельца никакой роли в овогенезе не играют и в конце концов погибают. Таким образом, в результате фазы созревания из каждой диплоидной клетки, обладающей двухро-

матидными хромосомами, формируются гаплоидные клетки с однохроматидными хромосомами: при сперматогенезе — 4 сперматиды, при овогенезе — 1 овотида и 3 полярных тельца.

Фаза формирования характерна только для сперматогенеза, и сущность ее состоит в том, что сперматиды приобретают свойственную спермиям морфологию и подвижность.

6.2.2. Оплодотворение

Оплодотворением называют процесс слияния сперматозоида и яйцеклетки, сопровождающийся объединением геномов отцовского и материнского организмов и завершающийся образованием зиготы.

Различают *наружное* оплодотворение, когда половые клетки сливаются вне организма, и *внутреннее*, когда половые клетки сливаются внутри половых путей особи. Кроме того, существуют *перекрестное оплодотворение*, когда объединяются половые клетки разных особей; *самооплодотворение* — при слиянии гамет, продуцируемых одним и тем же организмом; *моноспермия* и *полиспермия* в зависимости от числа сперматозоидов, оплодотворяющих одну яйцеклетку.

Для большинства видов животных, обитающих или размножающихся в воде, свойственно наружное перекрестное оплодотворение, которое осуществляется по типу моноспермии. Подавляющее большинство наземных животных и некоторые водные виды имеют внутреннее перекрестное оплодотворение, причем для части птиц и рептилий характерна полиспермия. Самооплодотворение встречается среди гермафродитов, да и то в исключительных случаях.

У человека процесс оплодотворения происходит в маточной трубе, куда после овуляции попадают овоцит II порядка и могут находиться многочисленные сперматозоиды (рис.6.4). При контакте с яйцеклеткой сперматозоид выделяет ферменты, разрушающие ее оболочку и обеспечивающие проникновение спермия внутрь. После проникновения сперматозоида яйцеклетка формирует на поверхности толстую непроницаемую оболочку *оплодотворения*, препятствующую полиспермии.

Проникновение сперматозоида стимулирует овоцит II порядка к дальнейшему делению. Он осуществляет анафазу и телофазу II мейотического деления и становится зрелым яйцом. В результате в цитоплазме яйцеклетки оказывается два гаплоидных ядра, называемых *мужским* и *женским пронуклеусами*, которые сливаются с образованием диплоидного ядра — *зиготы*. Таким образом, сущность оплодотворения заключается в объединении гаплоидных геномов отцовского и материнского организмов и формировании уникальной комбинации генов в генотипе зиготы потомка.

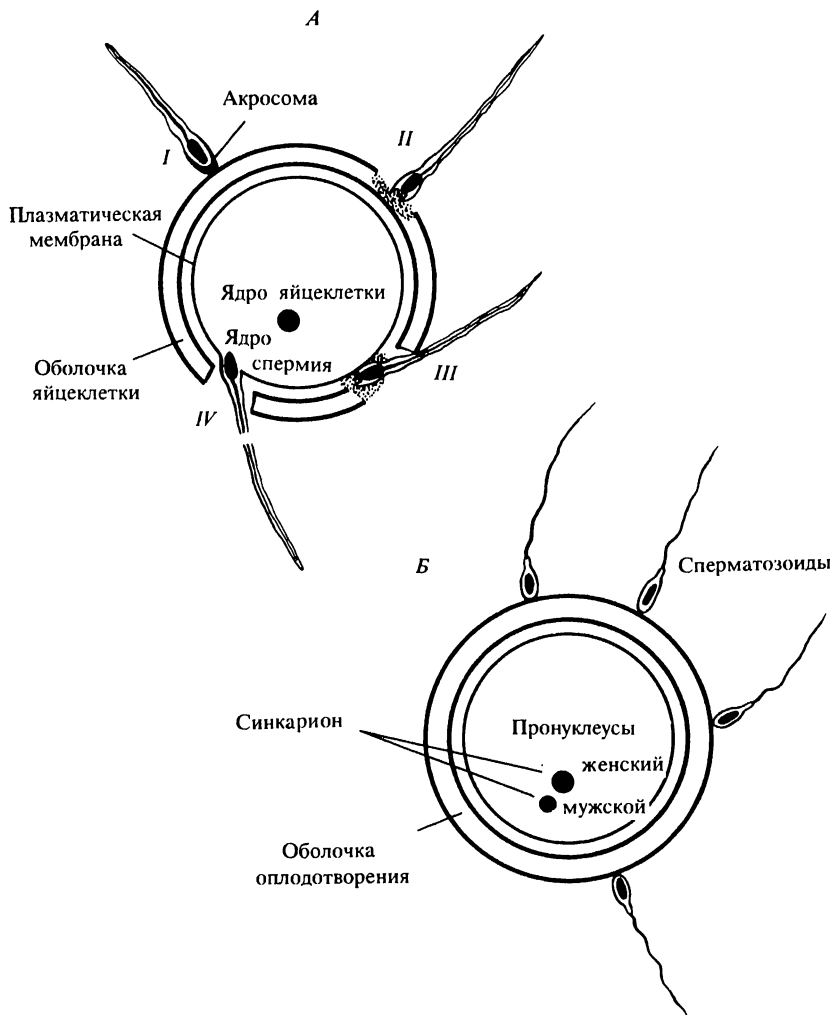


Рис. 6.4. Этапы оплодотворения яйцеклетки млекопитающего.

А — акросомная реакция; Б — образование оболочки оплодотворения:

I — контакт сперматозоида с оболочкой яйца, *II* — высвобождение содержимого акросомы и проникновение сперматозоида через оболочку яйца, *III* — слияние плазматических мембран сперматозоида и яйцеклетки, *IV* — проникновение спермия в яйцеклетку

У некоторых видов организмов (пчел, дафний) встречается особая форма полового размножения — без оплодотворения. Дочерний организм развивается при этом на основе генетической информации одного из родителей. Такая форма полового размножения называется партеногенезом. Она обеспечивает быстрый рост численности видам, использующим этот вид размножения. Партеногенез может быть вызван искусственно разнообразными воздействиями: химическими, механическими, термическими и др.

Ключевые слова и понятия

Бесполое размножение	Половое размножение
Вегетативное размножение	Половой диморфизм
Гамета	Почкование
Гаметогенез	Семенник
Гермафродитизм	Сперматиды
Гонада	Сперматогенез
Деление множественное	Сперматогония
Деление простое	Сперматозоид
Овогенез	Сперматоцит
Овогония	Спора
Овотида	Спорообразование
Овоцит	Фрагментация
Оплодотворение	Яичник
Партеногенез	

Проверьте себя

1. Что такое размножение?
 - а) Увеличение числа особей данного вида за счет миграции их с другой территории;
 - б) увеличение числа особей данного вида путем развития на основе родительских организмов.
2. Перечислите основные черты бесполого (1) и полового (2) размножения:
 - а) одна родительская особь; б) потомство генетически уникально; в) основной клеточный механизм — мейоз; г) две родительские особи; д) развитие потомка из клеток тела; е) потомство генетически сходно; ж) основной клеточный механизм — митоз; з) развитие потомка из гамет.
3. Укажите основные формы бесполого (1) и полового (2) размножения:
 - а) множественное деление; б) партеногенез; в) простое деление; г) фрагментация; д) почкование; е) вегетативное размножение; ж) спорообразование; з) с оплодотворением.
4. Перечислите особенности спермато- (1) и овогенеза (2):
 - а) протекает в женском организме; б) протекает в семеннике; в) включает четыре периода; г) начинается в эмбриогенезе; д) протекает в яичнике; е) начинается при половом созревании; ж) включает три периода; з) завершается образованием четырех гамет; и) завершается образованием одной гаметы; к) протекает в мужском организме.
5. Укажите особенности строения половых клеток (сперматозоида — 1 и яйцеклетки — 2):
 - а) крупные размеры; б) большой объем цитоплазмы; в) гаплоидное ядро; г) малый объем цитоплазмы; д) наличие хвоста; е) малые размеры; ж) наличие акросомы; к) запасы желтка.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) онтогенез, прямое и не прямое развитие;
 - б) личиночный, яйцекладный, внутриутробный типы онтогенеза;
 - в) эмбриональный, постэмбриональный, пренатальный, постнатальный периоды;
 - г) зигота, морула, бластула, гастрюла, нейрула;
 - д) оплодотворение, дробление, бластуляция, гастрюляция, гисто- и органо-генез;
 - е) эктодерма, мезодерма, энтодерма и их дифференцировка.
2. Дать определение и охарактеризовать различные типы онтогенеза.
3. Перечислить и сформулировать сущность основных периодов онтогенеза.
4. Перечислить основные этапы эмбриогенеза, описать сущность составляющих их процессов.
5. Объяснить механизмы взаимодействия частей развивающегося зародыша.

Процесс индивидуального развития особи, т.е. всю совокупность преобразований с момента образования зиготы до прекращения существования организма, называют онтогенезом.

У видов, размножающихся бесполом путем, онтогенез начинается с обособления одной или группы клеток материнского организма. У видов с половым размножением он начинается с оплодотворения яйцеклетки. У прокариот и одноклеточных эукариотических организмов онтогенез представляет собой, по сути, клеточный цикл, обычно завершающийся делением или гибелью клетки.

В ходе индивидуального развития многоклеточные организмы претерпевают ряд закономерных процессов: становление морфо-функциональных черт, присущих определенному биологическому виду, рост организма, осуществление специфических функций, достижение половой зрелости, размножение, а также старение и смерть. Основу процесса индивидуального развития составляет наследственная информация, получаемая потомками от родителей и представляющая собой инструкции о времени, месте и характере частных механизмов развития. Онтогенез есть процесс реализации наследственной информации особи в определенных условиях среды.

7.1. Типы онтогенеза

Различают следующие основные типы онтогенеза: прямой и не прямой. Непрямое развитие встречается в личиночной форме, а прямое — в неличиночной и внутриутробной. Непрямой

(личиночный) тип развития характерен для многих видов беспозвоночных и некоторых позвоночных животных (рыб, земноводных). У таких организмов в процессе развития формируются одна или несколько личиночных стадий. Наличие личинки обусловлено относительно малыми запасами желтка в яйцах этих животных, а также необходимостью смены среды обитания в ходе развития либо необходимостью расселения видов, ведущих сидячий, малоподвижный или паразитический образ жизни. Личинки живут самостоятельно, активно питаются, растут, развиваются. У них имеется ряд специальных провизорных, т.е. временных, отсутствующих у взрослых форм, органов. Личиночный тип развития сопровождается превращением личинки во взрослую форму — *метаморфозом*.

Неличиночный (яйцекладный) тип развития имеет место у ряда беспозвоночных, а также у рыб, пресмыкающихся, птиц и некоторых млекопитающих, яйца которых богаты желтком. При этом зародыш длительное время развивается внутри яйца. Основные жизненные функции у таких зародышей осуществляются специальными провизорными органами — зародышевыми оболочками.

Внутриутробный тип развития характерен для высших млекопитающих и человека, яйцеклетки которых почти лишены желтка. Все жизненные функции зародыша осуществляются через материнский организм. В связи с этим из тканей матери и зародыша развивается сложный провизорный орган — *плацента*. Завершается этот тип развития процессом деторождения.

7.2. Периодизация онтогенеза

Онтогенез представляет собой непрерывный процесс развития особи. Однако его этапы различаются по содержанию и механизмам происходящих процессов, в связи с чем онтогенез многоклеточных организмов подразделяют на периоды. Выделяют два периода онтогенеза: эмбриональный и постэмбриональный. Для плацентарных животных принято деление на пренатальный (до рождения) и постнатальный (после рождения) периоды. Нередко выделяют также проэмбриональный период, включающий процессы формирования половых клеток (сперматогенез и овогенез).

7.3. Эмбриональный период

Эмбриональное развитие (эмбриогенез) начинается с момента оплодотворения и представляет собой процесс преобразования зиготы в многоклеточный сложно устроенный организм. Он включает процессы дробления, гастрюляции, гисто- и органогенеза.

Завершается эмбриогенез выходом из яйцевых или зародышевых оболочек (при личиночном и неличиночном типах развития) либо рождением (при внутриутробном).

7.3.1. Дробление

Дроблением называют процесс многократных быстро сменяющихся друг друга митотических делений зиготы, приводящий к образованию многоклеточного зародыша. Деления дробления отличаются от обычных клеточных делений отсутствием постмитотического периода и роста образующихся клеток — бластомеров. В процессе дробления суммарный объем зародыша не изменяется, а размеры составляющих его клеток уменьшаются (зародыш дробится). Характер дробления у разных групп организмов различен и определяется типом яйцеклетки. Различают полное дробление, когда зигота дробится целиком, и неполное, когда дробится только часть ее. Полное дробление, в свою очередь, бывает равномерным, если образующиеся бластомеры примерно одинаковы по величине, и неравномерным, если они отличаются по размерам. Дробление бывает синхронным или асинхронным в зависимости от того, одновременно или нет происходит деление бластомеров (рис.7.1).

В результате дробления образуется *многоклеточный зародыш*, состоящий из группы тесно прилегающих друг к другу клеток и напоминающий тутовую ягоду. Такой зародыш называют *морулой*; она претерпевает процесс *бластуляции*. В ходе бластуляции бластомеры смещаются к периферии, образуя *бластодерму*; формирующаяся при этом срединная полость заполняется жидкостью и становится первичной полостью тела — *бластоцелью*. Такой шаровидный зародыш с однослойной стенкой и полостью внутри называют *бластулой*. Зародыши всех видов животных проходят стадию бластулы. Бластулы разных животных отличаются друг от друга рядом особенностей (рис.7.2). После образования бластулы начинается процесс *гастроуляции*.

7.3.2. Гастроуляция

Гастроуляция — это процесс образования двух- или трехслойного зародыша — *гастроулы*, основу которой составляют сложные и разнообразные перемещения клеток *бластодермы*. Образующиеся слои называют *зародышевыми листками*. Они представляют собой пласты клеток, имеющих сходное строение, занимающих определенное положение в зародыше и дающих начало определенным органам и системам органов.

Различают *наружный* — *эктодерма* — и *внутренний* — *энтодерма* — листки, между которыми располагается *средний зародышевый листок* — *мезодерма*.

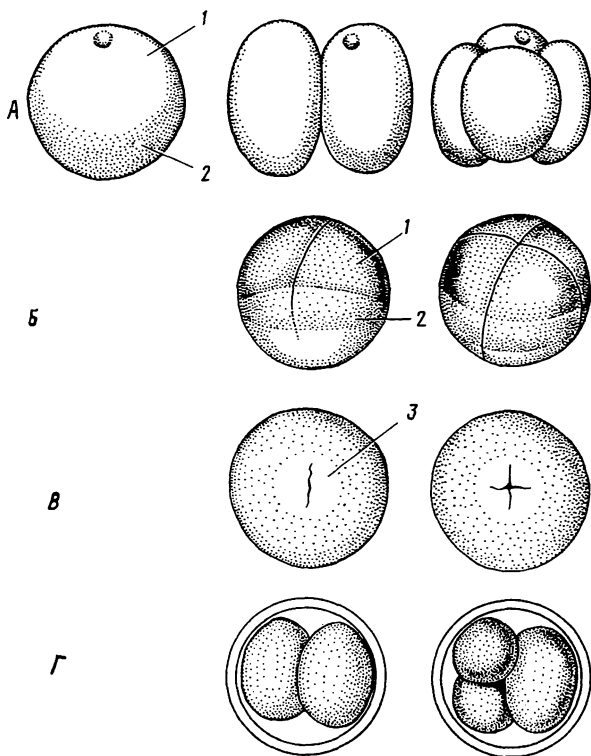


Рис. 7.1. Дробление у хордовых животных. А —
1 — анимальный полюс зародыша, 2 —

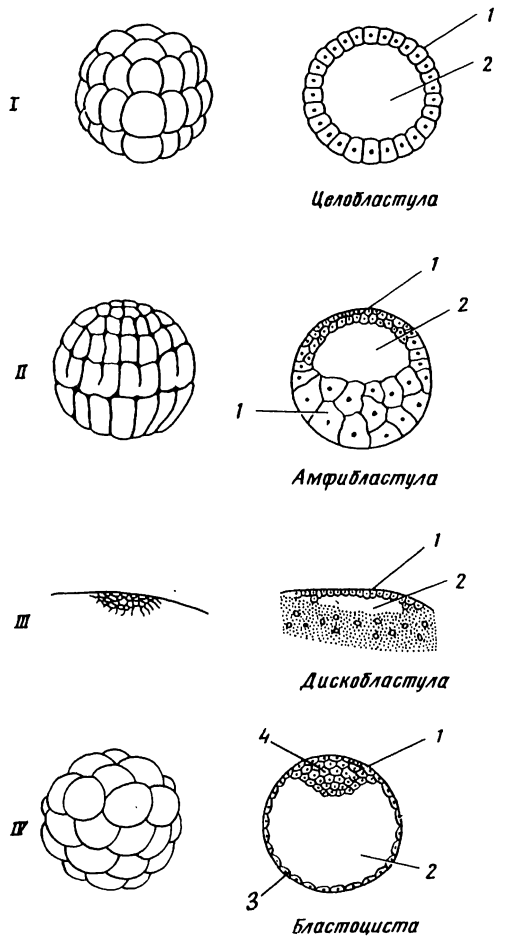


Рис. 7.2. Бластуляция (А) и гастрюляция (Б) у хордовых животных:

I — ланцетник; II — амфибии; III — птицы;
IV — млекопитающие;

В зависимости от типа бластулы клетки в ходе гастрюляции перемещаются по-разному. Выделяют четыре основных способа гастрюляции: *инвагинация* (впячивание), *эпиволия* (обрастание), *иммиграция* (проникновение внутрь), *деламинация* (расслоение), которые в чистом виде почти не встречаются, что дает основание выделять пятый способ — *смешанный*, или *комбинированный*. Следующим за гастрюляцией процессом эмбрионального развития является формирование тканей и органов зародыша.

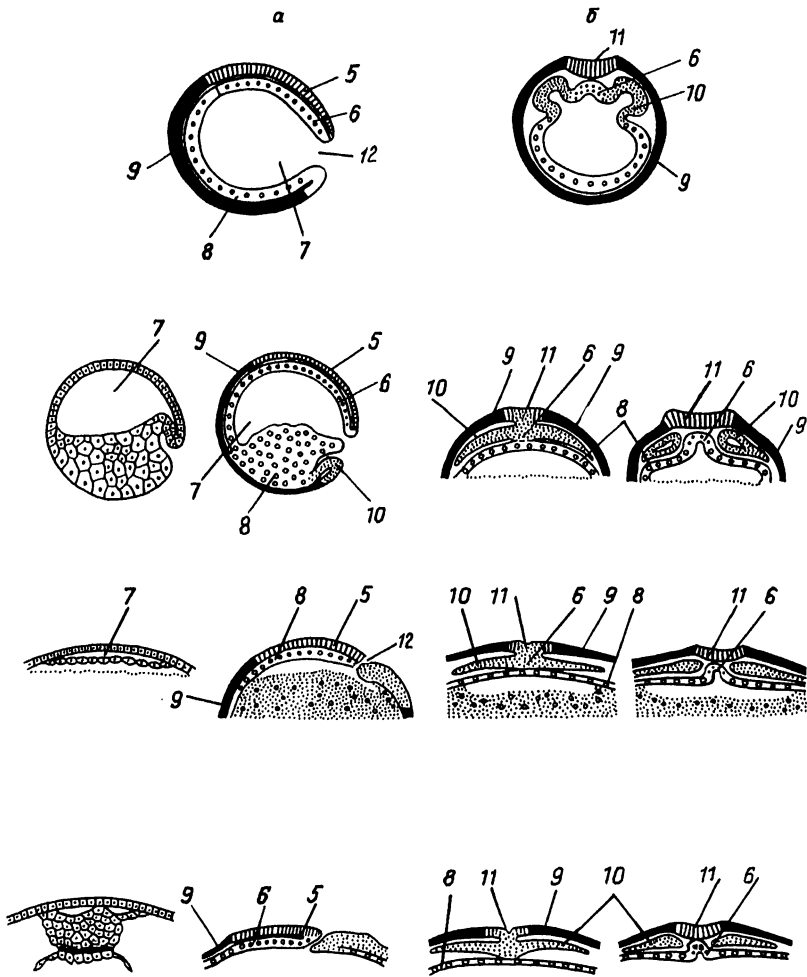


Рис. 7.2. Продолжение

а и *б* — продольные и поперечные срезы зародышей; 1 — бластодерма, 2 — бластоцель, 3 — трофобластодерма, 4 — внутренняя клеточная масса, 5 — нейроэктодерма, 6 — хорда, 7 — гастроцель, 8 — энтодерма, 9 — эктодерма, 10 — мезодерма, 11 — нервная пластинка, 12 — бластопор (первичный рот).

7.3.3. Гисто- и органогенез

В ходе гисто- и органогенеза деление клеток и их перемещения продолжают, однако ведущую роль приобретают процессы дифференцировки клеток и зародышевых листков. Дифференцировка — это процесс появления и нарастания морфологических, биохимических и функциональных различий между отдельными клетками и частями развивающегося зародыша. Процесс дифференцировки обеспечивается дифференциальной активностью генов, т.е. активностью разных групп генов в различных типах клеток. Функционирование генов обеспечивает синтез разнообразных белков, а следовательно, метаболические характеристики многих типов клеток и формирующихся из них структур.

Из материала наружного зародышевого листка — *эктодермы* — образуется нервная пластинка, дающая начало центральной и периферической нервной системе, а также ганглиозная пластинка, из которой формируются ганглии вегетативной нервной системы, клетки мозгового слоя надпочечников, пигментные клетки. Производными *эктодермы* являются также компоненты органов зрения, слуха, обоняния, эпидермис кожи, волосы, ногти, потовые, сальные и млечные железы, эмаль зубов, эпителий ротовой полости и прямой кишки.

В ходе органогенеза происходят сложные преобразования клеточного материала *мезодермы*, приводящие к формированию хрящевого и костного скелета, соединительнотканного слоя кожи, скелетных мышц, а также органов кровеносной, выделительной и половой систем организма.

Производными *энтодермы* являются эпителий кишечника и связанные с ним печень, поджелудочная железа, а также эпителий легких и дыхательных путей.

7.3.4. Взаимодействие частей развивающегося зародыша

На всех стадиях индивидуального развития организм представляет собой *единую целостную систему*, все части которой находятся в тесной взаимосвязи и взаимозависимости. В процессе эмбриогенеза одни части зародыша направляют и даже изменяют характер развития других. Данные о таком взаимодействии были получены в опытах, проведенных на зародышах амфибий. Оказалось, что у амфибий на спинной стороне тела зародыша имеется группа клеток, направляющих из расположенных по соседству клеток формирование комплекса осевых органов, т.е. нервной трубки, хорды и пищеварительной трубки. Если клетки спинной *эктодермы* пересадить на брюшную сторону другого зародыша, то можно получить развитие дополнительного комплекса осевых органов у второго зародыша. При этом зародыш, лишившийся клеток-организаторов, погибает. Части зародыша, направляющие развитие связанных с ними структур, называют

индукторами (или организационными центрами), а процесс влияния одних частей зародыша на характер развития других — эмбриональной индукцией. Явление эмбриональной индукции наблюдается при развитии многих органов у зародышей.

Огромное влияние на развитие зародыша оказывает *среда*, в которой формируется будущий организм. Температура, свет, влажность, разнообразные химические вещества (ядохимикаты, алкоголь, никотин, ряд лекарственных препаратов и др.) могут нарушать нормальный ход эмбриогенеза и приводить к формированию различных уродств или полной остановке развития.

Ключевые слова и понятия

Бластодерма	Личиночное развитие
Бластомеры	Мезодерма
Бластоцель	Метаморфоз
Бластула	Морула
Бластуляция	Неличиночное развитие
Внутриутробное развитие	Непрямое развитие
Гастрюла	Онтогенез
Гастрюляция	Органогенез
Гистогенез	Постнатальный период
Деламинация	Прямое развитие
Дифференцировка	Эктодерма
Дробление	Эмбриогенез
Зигота	Эмбриональная индукция
Иммиграция	Энтодерма
Инвагинация	Эпибolia
Индуктор	

Проверьте себя

1. Перечислите основные этапы эмбриогенеза:
а) дробление; б) оплодотворение; в) иммиграция; г) гастрюляция; д) органогенез; е) метаморфоз; ж) гистогенез.
2. Укажите характеристики дробления и тип бластулы ланцетника:
а) полное; б) асинхронное; в) дискобластула; г) равномерное; д) целобластула; е) бластоциста; ж) неравномерное; з) синхронное.
3. Что такое гастрюляция?
а) Образование многоклеточного зародыша; б) образование зародышевых листков; в) образование вторичной кишки; г) образование многослойного зародыша.
4. Перечислите основные способы гастрюляции:
а) инвагинация; б) дифференциация; в) эпибolia; г) комбинация нескольких способов; д) деламинация; е) бластуляция; ж) иммиграция.
5. Соотнесите начальные стадии развития зародыша (зигота — 1, бластула — 2, гастрюла — 3) с характерными для них чертами строения:
а) бластодерма; б) эктодерма; в) энтодерма; г) мезодерма; д) бластоцель; е) гастроцель; ж) анимальный полюс; з) вегетативный полюс; и) бластомеры; к) blastopore.
6. Укажите производные эктодермы:
а) хорда; б) эмаль зубов; в) головной мозг; г) мышцы; д) потовые железы; е) печень; ж) эпидермис кожи; з) собственно кожа; и) эпителий полости рта; к) пигментные клетки кожи; л) глаза; м) волосы.
7. С развитием какого зародышевого листка связано появление органов мочеполовой системы?
а) Эктодерма; б) мезодерма; в) энтодерма.
8. Какой тип развития характерен для амфибий?
а) Личиночный; б) неличиночный; в) внутриутробный.

ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Глава 8

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) генетическая информация, полинуклеотидная последовательность ДНК (РНК), синтез макромолекул, полипептид, белок, признак;
 - б) локус хромосомы, ген, аллели, генотип, геном, плазмон;
 - в) репликация, репарация и рекомбинация молекул ДНК, биосинтез белка;
 - г) матричные процессы: репликация, транскрипция, трансляция;
 - д) генетический код, триплет, кодон, антикодон, стоп- и старт-сигналы;
 - е) роль рибосом (аминоацильного и пептидилного участков), тРНК и мРНК в биосинтезе белка;
 - ж) дифференциальная активность генов прокариот и дифференцировка клеток эукариот.
2. Рассказать, как происходит в клетках реализация генетической информации.
3. Описать процессы репликации и транскрипции ДНК.
4. Объяснить, почему при трансляции последовательность нуклеотидов мРНК определяет последовательность аминокислот в полипептиде.
5. Объяснить, почему генетический код должен быть триплетным. Определять комплементарную последовательность мРНК по полинуклеотидной последовательности кодогенной цепи ДНК, а также, пользуясь таблицей кодонов РНК, находить, какая аминокислотная последовательность образуется в результате трансляции.
6. Описать, как происходит регуляция транскрипции ДНК у прокариот.
7. Рассказать, как протекает клеточная дифференцировка у эукариот.

Полинуклеотидная последовательность ДНК практически у всех организмов (исключение составляют РНК-содержащие вирусы) является *первичным носителем генетической информации*. Иными словами, той суммы сведений, которая необходима для существования какого-либо организма в определенных условиях среды, а также для воспроизведения себе подобных. Прокариоты и многие вирусы содержат генетическую информацию в виде одной молекулы ДНК, все участки полинуклеотидной последовательности которой кодируют макромолекулы. В эукариотических клетках генетический материал распределен в нескольких хромосомах. Хромосома содержит одну молекулу ДНК, полинуклеотидная последовательность которой состоит из участков, кодирующих и не кодирующих макромолекулы. Некодирующие области ДНК играют *структурную* роль, позволяя участкам генетического материала упаковываться определенным образом. Другая часть не кодирующей ДНК является *регуляторной* и участвует во включении генов, направляющих синтез белка.

Структурными единицами наследственной информации, далее не делимыми в функциональном отношении, являются гены. Ген представлен участком молекулы ДНК (реже РНК), кодирующей синтез одной макромолекулы: полипептида, рРНК либо тРНК. Гены находятся в определенных участках хромосом — локусах. Информация (набор генов) клеточного ядра представляет собой генотип. Совокупность генов гаплоидного набора хромосом получила название геном, а информация внеядерных ДНК (митохондрии, пластиды, основное вещество — цитоплазма) — плазмон.

8.1. Основные генетические процессы. Экспрессия генов

Функциональные возможности генетического материала (способность сохраняться и воспроизводиться при смене клеточных поколений, реализовываться в онтогенезе и в ряде случаев изменяться) связаны с протеканием четырех генетических процессов — репликации и репарации ДНК, биосинтеза белка и генетической рекомбинации.

Перенос генетической информации в клетках от ДНК через различные виды РНК к полипептидам и белкам называют экспрессией (проявлением) генов. Образующиеся при биосинтезе белка полипептидные цепи определяют признаки клеток, формируя белковые структуры или управляя процессами обмена веществ в качестве ферментов.

8.2. Репликация ДНК

Репликация, или идентичное удвоение, ДНК происходит перед каждым нормально протекающим делением у эукариот (ДНК ядер, митохондрий, пластид), перед каждым делением прокариотических клеток и размножением ДНК-вирусов. Таким образом, репликация является необходимой предпосылкой для сохранения имеющейся наследственной информации в ряду последовательных поколений клеток и организмов. Синтез макромолекул ДНК, а также РНК и белков происходит по типу матричного процесса, т.е. новые молекулы синтезируются в точном соответствии с химической структурой уже существующих молекул. Во время репликации ДНК каждая из двух ее цепей служит матрицей для образования новой цепи (рис. 2.3).

В качестве предшественников (мономеров) для построения новой ДНК в клетке синтезируются трифосфаты четырех дезоксирибонуклеозидов: дАТФ, дТТФ, дЦТФ, дГТФ. Репликация ДНК начинается с раскручивания двойной спирали и разделения ее цепей за счет ферментативного разрыва водородных связей между спаренными основаниями. Фермент ДНК-полимераза движется вдоль каждой из цепей, связывая между собой нуклеотиды, комплементарные нуклеотидам старой цепи.

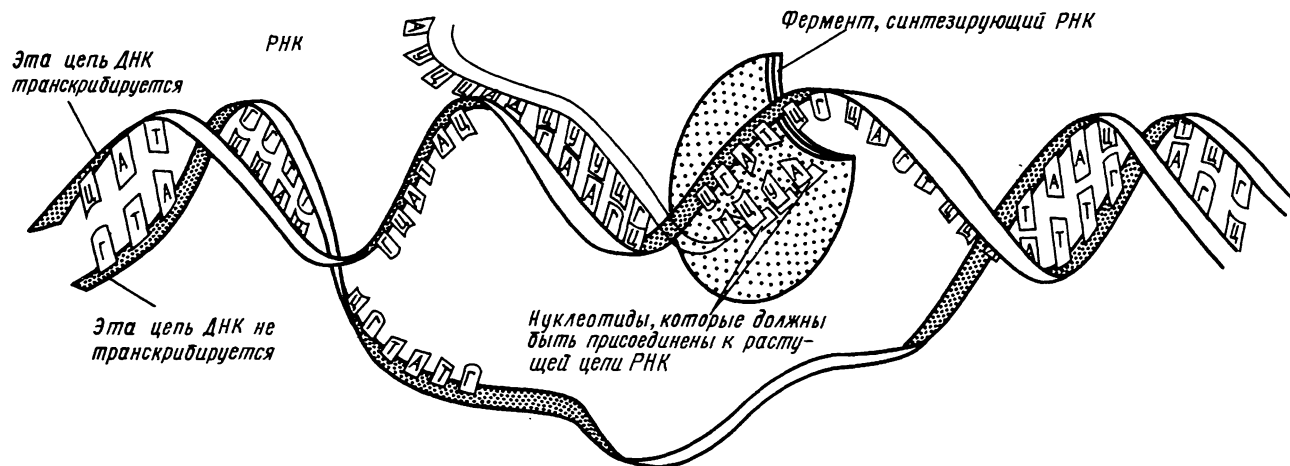


Рис. 8.1. Транскрипция (синтез РНК на ДНК-матрице)

Часть двойной ДНК локально раскручивается, и вдоль одной из ее цепей движется фермент РНК-полимераза, который связывает между собой рибонуклеозидтрифосфаты, комплементарные нуклеотидам матричной (кодогенной) цепи ДНК

8.3. Синтез белков

Признаки клеток и организма — фенотип — обусловлены синтезируемыми специфическими структурными белками и ферментами, ответственными за определенные этапы обмена веществ. В результате из предшественников, поступающих в клетки из окружающей среды, образуются конечные продукты, от которых зависит проявление специфических признаков, т.е. структурных и функциональных особенностей. Одним из первых этапов на пути формирования признаков являются транскрипция и трансляция.

8.3.1. Транскрипция ДНК

Синтез РНК-копий по матрице одной из цепей того или иного полинуклеотидного участка молекулы ДНК называют транскрипцией (рис. 8.1). Транскрипция начинается после присоединения фермента РНК-полимеразы к специфической нуклеотидной последовательности (*промотору*), отмечающей в ДНК то место, с которого должен начаться синтез РНК. Присоединившись, РНК-полимераза раскручивает примерно один виток спирали ДНК и движется, связывая между собой нуклеозидтрифосфаты (ЦТФ, ГТФ, УТФ, АТФ), комплементарные нуклеотидам матричной цепи ДНК. Фермент продолжает присоединять нуклеотиды к растущей цепи РНК до тех пор, пока не встретит на своем пути еще одну специфическую нуклеотидную последовательность в цепи ДНК — так называемый *стоп-сигнал*. Обычно в любом участке двойной спирали ДНК транскрибируется только одна (ее называют *кодогенной*) из двух цепей ДНК.

На ДНК-матрице образуется три вида РНК: *информационная*, или *матричная* (мРНК), *транспортная* (тРНК) и *рибосомная* (рРНК). В виде мРНК генетическая информация для синтеза полипептида передается от ДНК к рибосомам; тРНК доставляют к рибосомам аминокислоты (каждую аминокислоту доставляет особый, именно для нее предназначенный вид тРНК). Главным компонентом рибосом является рРНК.

8.3.2. Трансляция мРНК

Молекула мРНК образуется в результате транскрипции одного из генов. Процесс, посредством которого генетическая информация в виде последовательности нуклеотидов мРНК переводится в последовательность аминокислот в полипептиде, называют *трансляцией*. Различные типы РНК взаимодействуют в процессе трансляции на основе генетической информации, закодированной в молекулах ДНК и РНК.

8.3.3. Генетический код

Генетический код — принцип записи информации о последовательности аминокислот в полипептиде в виде последовательности нуклеотидов в молекулах РНК и ДНК. В ДНК или РНК имеется четыре вида нуклеотидов. В состав белковых молекул входит 20 аминокислот. Чтобы их закодировать, необходимо сочетание четырех видов нуклеотидов по три ($4^3 = 64$).

Три нуклеотида, образующие кодовый знак, называют триплетом. Триплеты в молекуле РНК называют кодонами, а комплементарные им триплеты молекул тРНК — антикодонами. Виды триплетов мРНК показаны в табл.8.1. Из 64 триплетов 3 не кодируют аминокислот: УАА, УАГ, УГА. Это стоп-сигналы, прекращающие синтез полипептидной цепи. Остальные 61 триплет кодируют аминокислоты, причем триплет АУГ является стартовым кодоном: с него начинается трансляция. Таким образом, многие

Т а б л и ц а 8.1. Кодоны матричной РНК

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ <i>Фен</i>	УЦУ <i>Сер</i>	УАУ <i>Тир</i>	УГУ <i>Цис</i>	У
	УУЦ <i>Фен</i>	УЦЦ <i>Сер</i>	УАЦ <i>Тир</i>	УГЦ <i>Цис</i>	Ц
	УУА <i>Лей</i>	УЦА <i>Сер</i>	УАА <i>Стоп</i>	УГА <i>Стоп</i>	А
	УУГ <i>Лей</i>	УЦГ <i>Сер</i>	УАГ <i>Стоп</i>	УГГ <i>Три</i>	Г
Ц	ЦУУ <i>Лей</i>	ЦЦУ <i>Про</i>	ЦАУ <i>Гис</i>	ЦГУ <i>Арг</i>	У
	ЦУЦ <i>Лей</i>	ЦЦЦ <i>Про</i>	ЦАЦ <i>Гис</i>	ЦГЦ <i>Арг</i>	Ц
	ЦУА <i>Лей</i>	ЦЦА <i>Про</i>	ЦАА <i>Глн</i>	ЦГА <i>Арг</i>	А
	ЦУГ <i>Лей</i>	ЦЦГ <i>Про</i>	ЦАГ <i>Глн</i>	ЦГГ <i>Арг</i>	Г
А	АУУ <i>Иле</i>	АЦУ <i>Тре</i>	ААУ <i>Асн</i>	АГУ <i>Сер</i>	У
	АУЦ <i>Иле</i>	АЦЦ <i>Тре</i>	ААЦ <i>Асн</i>	АГЦ <i>Сер</i>	Ц
	АУА <i>Иле</i>	АЦА <i>Тре</i>	ААА <i>Лиз</i>	АГА <i>Арг</i>	А
	АУГ <i>Мет</i>	АЦГ <i>Тре</i>	ААГ <i>Лиз</i>	АГГ <i>Арг</i>	Г
Г	ГУУ <i>Вал</i>	ГЦУ <i>Ала</i>	ГАУ <i>Асп</i>	ГГУ <i>Гли</i>	У
	ГУЦ <i>Вал</i>	ГЦЦ <i>Ала</i>	ГАЦ <i>Асп</i>	ГГЦ <i>Гли</i>	Ц
	ГУА <i>Вал</i>	ГЦА <i>Ала</i>	ГАА <i>Глу</i>	ГГА <i>Гли</i>	А
	ГУГ <i>Вал</i>	ГЦГ <i>Ала</i>	ГАГ <i>Глу</i>	ГГГ <i>Гли</i>	Г

Примечание. Первое азотистое основание в триплете находится в левом вертикальном ряду, второе — в верхнем горизонтальном, третье — в правом вертикальном. На пересечении линий трех оснований выявляется искомая аминокислота.

Аминокислоты обозначены следующим образом: *Ала* — аланин, *Арг* — аргинин, *Асн* — аспарагин, *Асп* — аспарагиновая кислота, *Вал* — валин, *Гис* — гистидин, *Гли* — глицин, *Глн* — глутамин, *Глу* — глутаминовая кислота, *Иле* — изолейцин, *Лей* — лейцин, *Лиз* — лизин, *Мет* — метионин, *Про* — пролин, *Сер* — серин, *Тир* — тирозин, *Тре* — треонин, *Три* — триптофан, *Фен* — фенилаланин, *Цис* — цистеин.

аминокислоты кодируются более чем одним кодоном; в этом смысле код является вырожденным. Генетический код универсален для клеток и вирусов.

8.3.4. Процесс синтеза белка

Трансляция заключается в отождествлении каждой аминокислоты синтезируемого полипептида с определенной последовательностью из трех нуклеотидов в мРНК. В этом процессе декодирования важную роль играют два вида посредников. В клетках существует специальный набор ферментов — *аминоацил-тРНК-синтетаз*, при помощи которых аминокислота присоединяется к соответствующей молекуле тРНК. Это является необходимой предпосылкой безошибочного хода биосинтеза белков, так как молекулы тРНК играют роль второго посредника и находят с помощью своих антикодонов соответствующие кодоны мРНК по принципу спаривания оснований.

Основное событие в синтезе белка — реакция, приводящая к образованию пептидных связей между карбоксильной группой на конце растущей полипептидной цепи и свободной аминогруппой аминокислоты. Этот процесс эффективно происходит лишь в том случае, если молекулы мРНК и тРНК связываются с соответствующими функциональными центрами рибосом (рис. 8.2).

В рибосомах имеются бороздка, удерживающая растущую полипептидную цепь, и бороздка, удерживающая молекулу мРНК. В рибосоме существует также два различных участка, связывающих молекулы тРНК. Один из них фиксирует молекулу тРНК, присоединенную к растущему концу полипептидной цепи, поэтому его называют пептидилным (Р) участком. Второй служит для удержания только что прибывшей молекулы тРНК с аминокислотой, его называют аминоацильным (А) участком.

Для начала синтеза полипептида малая субчастица рибосомы должна соединиться с инициаторной тРНК. Антикодон инициаторной тРНК позволяет малой субчастице присоединиться к старт-кодону АУГ мРНК, после чего происходит соединение большой и малой субчастиц и формируется функциональная рибосома. Молекула инициаторной тРНК и связанный с ней метионин оказываются в Р-участке рибосомы. В А-участок входит следующий кодон мРНК (например, ГУГ; рис. 8.2). За счет комплементарного спаривания нуклеотидов кодона и антикодона тРНК валин попадает в А-участок. Посредством специального фермента, находящегося в рибосоме, карбоксильная группа метионина присоединяется к аминогруппе валина и образуется дипептид, связанный с тРНК валина. Затем кодон ГУГ переходит в Р-участок; А-участок освобождается для следующего кодона. Снова происходит спаривание оснований кодона и антикодона. В аминоацильный участок рибосомы попадает серин. Образуется пептидная связь между валином и серином. Далее считываются триплет за триплетом.

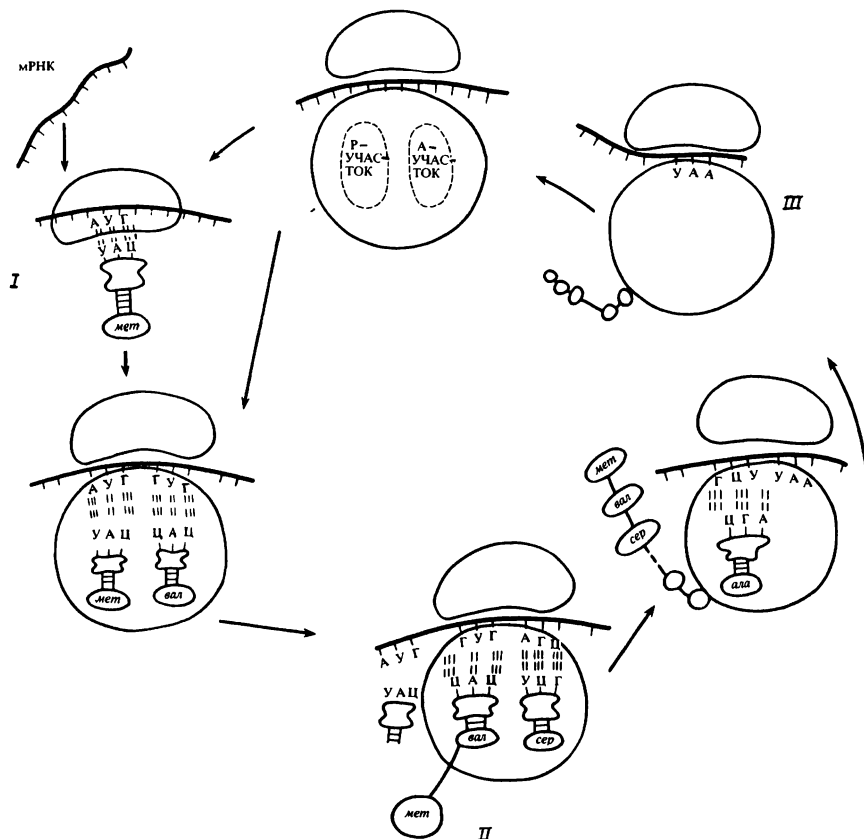


Рис. 8.2. Биосинтез белка (последовательные этапы синтеза полипептида):

I — малая субчастица рибосомы соединяется с инициаторной *мет*-тРНК, а затем с мРНК, после чего происходит образование целой рибосомы, состоящей из малой и большой субчастиц; *II* — рибосома перемещается вдоль мРНК, что сопровождается многократным повторением цикла присоединения очередной аминокислоты к растущей полипептидной цепи; *III* — рибосома достигает одного из трех стоп-кодонов мРНК, полипептидная цепь высвобождается и отделяется от рибосомы. Рибосомные субчастицы диссоциируют, отделяются от мРНК и могут принять участие в синтезе следующей полипептидной цепи

Таким образом, последовательность нуклеотидов в мРНК определяет последовательность аминокислот в полипептиде. Образование пептидных связей прекращается, когда рибосома достигает одного из трех стоп-кодонов. Особый белковый фактор освобождения связывается со стоп-кодоном, попавшим в А-участок рибосомы. Вследствие этого белковая цепь отделяется от тРНК, покидает рибосому и поступает в цитоплазму.

8.4. Элементы регуляции экспрессии генов

Тело многоклеточного организма построено из разнообразных клеточных типов. Различия между типами клеток обусловлены главным образом тем, что в дополнение к многочисленным белкам, необходимым любой клетке организма, клетки каждого типа синтезируют свой набор специализированных белков: в эпидермисе образуется кератин, в эритроцитах — гемоглобин и т.д. Это приводит к появлению клеток со специфическими для них структурами и особыми функциями, т.е. к дифференцировке. Дифференцировка почти всегда необратима, кроме того, высокодифференцированные клетки, как правило, производят большее количество белков одного или всего нескольких типов. Можно предположить, что клеточная дифференцировка, возможно, связана с увеличением числа или утратой каких-либо генов в геноме клеток.

Однако ни одно из этих предположений не нашло подтверждений. Результат эксперимента, в котором ядро клетки кишечника головастика пересаживали в яйцеклетку, где собственное ядро было удалено, свидетельствует, что дифференцированные клетки многоклеточного организма содержат последовательности ДНК, обеспечивающие возможность развития целого организма (рис. 8.3). Таким образом, лишь за небольшим исключением, клеточная дифференцировка, по-видимому, обусловлена изменением набора экспрессируемых генов и не сопровождается какими-либо необратимыми изменениями в структуре самих последовательностей ДНК.

Среднее время жизни молекул мРНК ограничено. Затем они расщепляются до нуклеотидов. Разрушая старые мРНК и образуя новые, клетки довольно строго могут регулировать как тип продуцируемых белков, так и их количество. Это *регуляция на уровне транскрипции*.

Возможна также *регуляция на уровне трансляции*, главным образом у эукариот. В этом случае регуляция определяет, какие мРНК транслируются рибосомами и как часто они транслируются. В зависимости от типа клетки значимость разных уровней регуляции белкового синтеза может варьировать, однако не вызывает сомнения то, что наиболее важным является механизм регуляции синтеза молекул РНК.

Контроль на уровне транскрипции у бактерий осуществляют регуляторные белки: белки-репрессоры и белки-активаторы. Они присоединяются к специфическим нуклеотидным последовательностям ДНК, что способствует или препятствует транскрипции генов. В транскрипционных единицах ДНК существуют перекрывающиеся последовательности: промотор (участок связывания РНК-полимеразы) и оператор (участок связывания регуляторных белков). Соединяясь с оператором, белок-репрессор препятствует

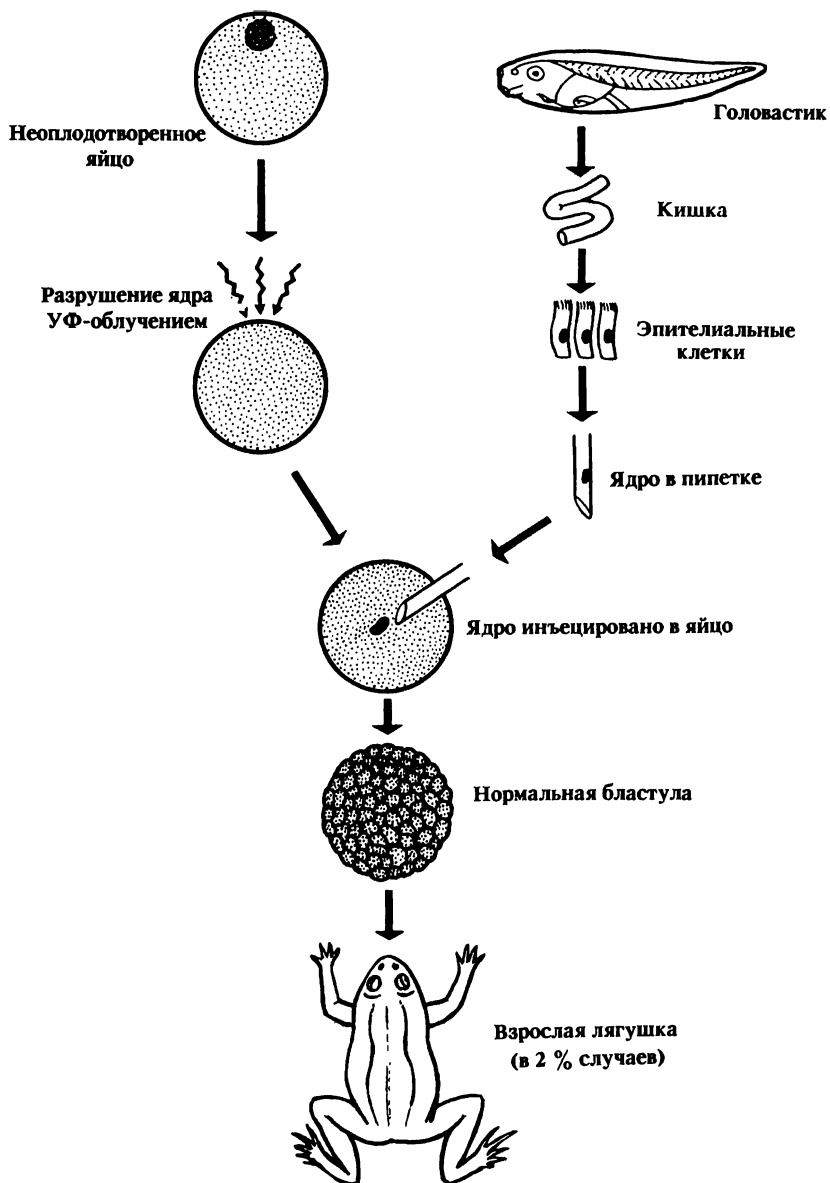


Рис. 8.3. Развитие взрослой лягушки из яйцеклетки, ядро которой заменено ядром из соматической клетки кишечного эпителия головастика

присоединению РНК-полимеразы к промотору ДНК; в результате транскрипции прилежащего района ДНК не происходит (рис.8.4).

Белок-активатор, присоединившись к оператору, облегчает связывание РНК-полимеразы и тем самым обеспечивает транскрипцию гена. Регуляторные белки, в свою очередь, служат посредниками между средой и ДНК клетки. Некоторые вещества, проникающие в клетки, могут связываться с регуляторными белками и менять пространственную структуру этих молекул. Это либо повышает, либо понижает их сродство к ДНК и таким путем либо включает, либо выключает транскрипцию генов.

Хорошо изучена регуляция на уровне транскрипции у кишечной палочки. Ее хромосома имеет вид кольцевой молекулы ДНК и содержит около 3 млн. пар нуклеотидов. Этой информации достаточно для кодирования аминокислотных последовательностей примерно 2500 видов белков, однако в конкретный момент синтезируется только часть из них. Если кишечную палочку выращивать на искусственной питательной среде, где в качестве источника углерода и энергии используют глюкозу или сахарозу, то она не нуждается в белках-ферментах, кодируемых генами, которые ответственны за превращение лактозы, и эти гены выключены белком-репрессором. Но если перенести бактериальные клетки на среду, содержащую лактозу, то часть молекул лактозы проникнет в клетки и, соединившись с репрессором, изменит его пространственную конфигурацию. Вследствие этого репрессор не сможет связаться с ДНК, а значит, не сможет блокировать синтез РНК.

У прокариотических клеток имеются также механизмы, подавляющие активность генов, если их продукты становятся в силу каких-либо причин ненужными. Обычно бактериальные клетки синтезируют аминокислоту гистидин. Когда же гистидин в избытке накапливается в клетке, то часть его молекул связывается с молекулами неактивного белка-репрессора, изменяет его пространственную структуру так, что он выключает гены ферментов, катализирующих синтез гистидина.

У эукариот регуляция синтеза белка протекает значительно сложнее. Различия в данном случае между про- и эукариотами связаны с тем, что у эукариот наряду с регуляторными процессами, влияющими (как и у прокариот) на функции и жизненный цикл отдельной клетки, существуют и такие процессы, которые влияют на развитие всего организма. Помимо этого у прокариот транскрипция и трансляция обычно следуют друг за другом, а у эукариот молекулы РНК должны перейти из ядра в цитоплазму, на рибосомы. Очевидно, что регуляция может осуществляться на многих этапах, ведущих от ДНК к белку.

Эукариотические клетки реагируют на внешние сигналы в принципе так же, как бактериальные клетки — на изменение концентрации питательных веществ в окружающей среде: путем обратимой активации или репрессии отдельных генов. Например,

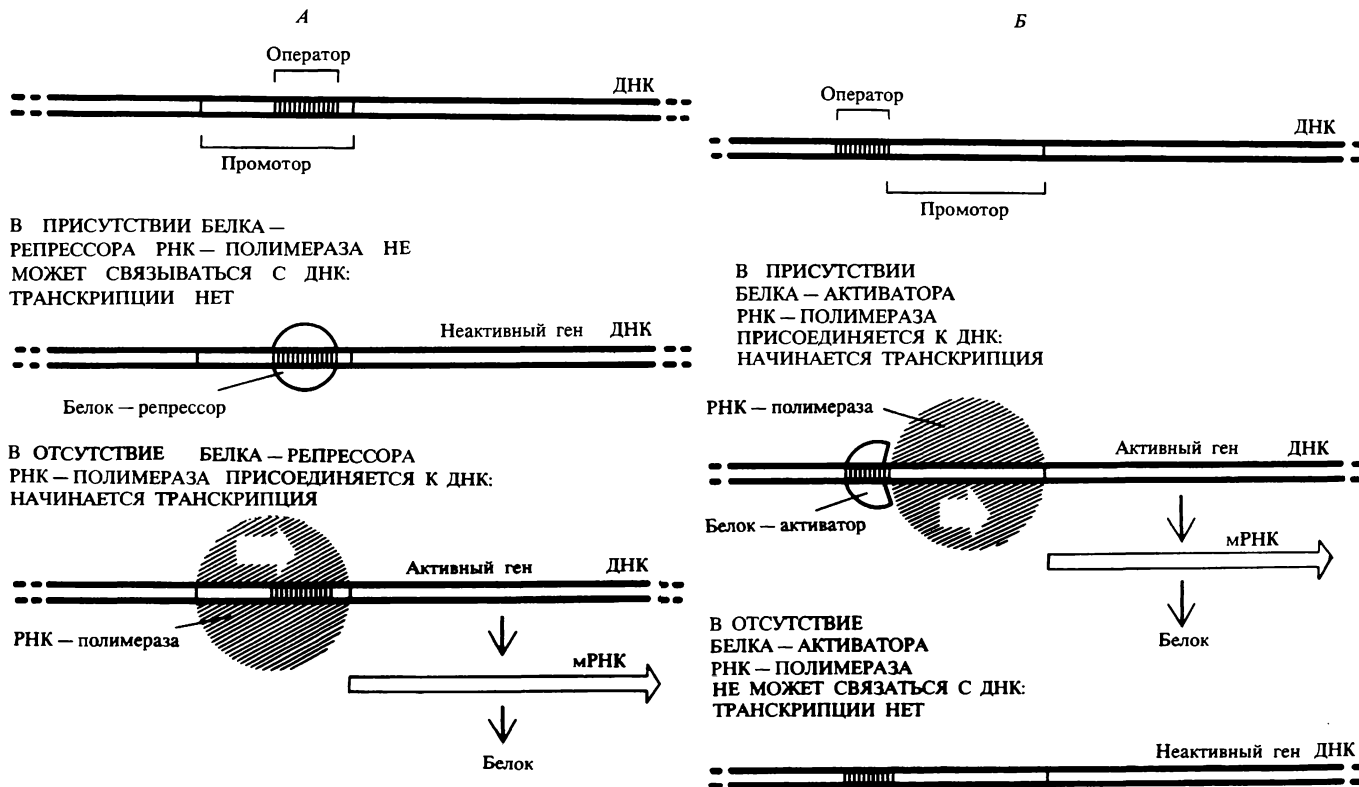


Рис. 8.4. Схема, показывающая, каким образом белки-репрессоры (А) и белки-активаторы (Б) контролируют транскрипцию генов у прокариот

стероидные гормоны сначала присоединяются к особым белкам-рецепторам в клеточной мембране. Затем комплекс рецептора с гормоном мигрирует в ядро, где он активизирует отдельные гены. Специфический для каждой клетки набор активных генов постепенно формируется в процессе индивидуального развития эукариотического организма. Характер генной экспрессии передается клетками из поколения в поколение и обуславливает возникновение значительно отличающихся друг от друга клеточных типов одного организма, хотя геномы этих клеток идентичны.

В типичной эукариотической клетке многоклеточного организма транскрибируемая часть генома составляет около 7%. Весьма мало вероятно, чтобы остальные 93% ДНК были заблокированы большим числом специализированных белков-репрессоров. Логично допустить, что клетки эукариот имеют какие-то общие механизмы репрессии генов. В большинстве же своем регуляторные белки активируют функцию генов, включая при необходимости те или иные транскрипционные единицы. Активация эукариотических генов, по-видимому, происходит в две стадии: сначала хроматин претерпевает определенные структурные модификации, вследствие чего происходит его частичная деконденсация, а затем в определенных участках деконденсированного хроматина начинается транскрипция.

Мы рассмотрели лишь несколько аспектов дифференцировки. В целом это очень интересная и пока еще мало разработанная область биологии, в которой в ближайшем будущем можно ожидать многих открытий.

Ключевые слова и понятия

Аминоацил-тРНК-синтазы	Мономеры РНК (АТФ, ГТФ, ЦТФ, УТФ)
Аминоацильный участок рибосомы	Пептидный участок рибомы
Белки-репрессоры и -активаторы	Плазмон
Биосинтез белка	Регуляция синтеза РНК
Ген	Регуляция экспрессии гена
Генетическая информация	Рекомбинация ДНК
Генетические процессы	Репарация ДНК
Генетический код	Репликация ДНК
Геном	РНК (мРНК, рРНК, тРНК)
Генотип	Старт-сигнал
Дифференцировка	Стоп-сигнал
ДНК	Транскрипция ДНК
Молекулы-посредники	Трансляция мРНК
Мономеры ДНК (дАТФ, дГТФ, дЦТФ, дГТФ)	Триплет
	Экспрессия гена

Проверьте себя

1. Укажите для каждого из типов организации живого (прокариоты — 1, эукариоты — 2, вирусы — 3) характерные особенности структурной организации генетической информации:
 - а) несколько молекул ДНК, каждая из которых состоит из кодирующих и не-кодирующих участков; б) микротрубочки, покрытые клеточной мембраной; в) одна молекула ДНК или РНК, все участки которых кодируют макромолекулы; г) не-

сколько молекул полипептидов, аминокислотная последовательность которых определяет их функциональные свойства; д) молекула ДНК, все участки полинуклеотидной последовательности которой кодируют макромолекулы.

2. Какие из перечисленных процессов обеспечивают функционирование генетического материала?
 - а) Биосинтез белка; б) репарация ДНК; в) ионизирующее излучение; г) рекомбинация ДНК; д) популяционные волны; е) репликация ДНК.
3. Синтез каких молекул в клетках не соответствует принципу матричного процесса?
 - а) Репликация ДНК; б) трансляция; в) синтез различных видов РНК; г) синтез полисахаридов; д) синтез липидов; е) синтез белков.
4. Укажите, какое из перечисленных ниже утверждений, касающихся генетического кода, неправильно:
 - а) антикодоны содержатся в тРНК; б) знак кода (единица) состоит из трех нуклеотидов и называется триплетом; в) кодоны находятся в мРНК; между кодонами нет пробелов, которые бы обозначали конец одного и начало другого; г) для каждого вида аминокислоты есть только один кодон; д) из 64 триплетов 3 не кодируют аминокислот и являются стоп-сигналами; е) 61 триплет из известных 64 кодирует аминокислоты, причем один из них является старт-сигналом.
5. В соответствии с приведенной ниже полинуклеотидной последовательностью одной из цепей ДНК напишите транскрибируемые последовательности кодонов мРНК, а также последовательности аминокислот полипептида, образуемого рибосомами в результате транскрипции этой мРНК:

А-Т-А-Ц-Ц-Г-Т-А-Г-Г-Т-Т-А-А-Ц-Т-А-Т-А-А-А-Т-Т-

6. На основании аминокислотной последовательности приведенного ниже полипептида определите возможные нуклеотидные последовательности соответствующих мРНК-матрицы и фрагменты молекул ДНК, последовательности которых послужили матрицами для этой мРНК. При ответе обратите внимание на вырожденность генетического кода:

Мет-Фен-Тир-Глу...

7. Каким образом последовательность нуклеотидов в мРНК определяет последовательность аминокислот в полипептиде?
 - а) Рибосомы считывают информацию по синтезу белка в соответствии с последовательностью нуклеотидов в молекуле мРНК; б) тРНК присоединяется к комплементарному участку мРНК, затем с ней связывается определенная аминокислота; в) молекулы тРНК доставляют мРНК из ядра к рибосомам; г) при посредстве специальных ферментов аминокислота присоединяется к соответствующей тРНК, которая с помощью своего антикодона (по принципу спаривания оснований) присоединяется к комплементарному кодону в мРНК; д) молекулы тРНК, специфичные для данных аминокислот, синтезируются в цитоплазме на мРНК, поступают в рибосомы и соединяются со специфическими аминокислотами.
8. Укажите роль рибосом в биосинтезе белка:
 - а) рибосомы обеспечивают синтез по мРНК-матрице, синтез тРНК, присоединение к ним соответствующих аминокислот и транспорт последних к месту синтеза белка;
 - б) в рибосомах аминоацил-тРНК-синтетазы присоединяют аминокислоты к специфическим видам тРНК;
 - в) в комплексе мРНК — рибосомы происходит рост полинуклеотидной цепи ДНК за счет новых дезоксирибонуклеотидтрифосфатов, доставляемых тРНК с комплементарными антикодонами;
 - г) в комплексе мРНК — рибосомы происходит рост полипептидной цепи за счет присоединения новых аминокислот, доставляемых молекулами тРНК с комплементарными антикодонами.
9. С чем связана дифференцировка клеток многоклеточного организма?
 - а) С увеличением количества генов в геномах клеток;
 - б) с синтезом и функционированием различных белков;
 - в) с утратой генов в геномах клеток;
 - г) с функционированием разных генов у различных клеток.
10. Содержит ли большинство дифференцированных клеток многоклеточного организма генетическую информацию, обеспечивающую развитие целого организма?
 - а) Да; б) нет.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

- 1: Охарактеризовать приведенные понятия и термины и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) наследственность, изменчивость, генотип, фенотип;
 - б) ген, аллельные гены, множественный аллелизм, гетерозигота, гомозигота, гемизигота;
 - в) признак, альтернативные варианты проявления признака, доминантность, рецессивность;
 - г) моногибридное, дигибридное и полигибридное скрещивания, единообразие и расщепление признаков, фенотипические и генотипические классы, решетка Пеннета;
 - д) взаимодействие аллельных и неаллельных генов, полимерные гены и количественные признаки, плейотропное действие генов;
 - е) сцепленное наследование, группы сцепления;
 - ж) хромосомное определение пола, гомогаметность, гетерогаметность, наследование генов, сцепленных с X- и Y-хромосомой;
 - з) нехромосомный генетический материал ДНК плазмид, митохондрий, цитоплазмы, плазмиды бактерий.
2. Рассказать об основных закономерностях наследования признаков, открытие которых Г. Менделем и Т. Морганом было существенным вкладом в генетику.
3. Сопоставить типы наследования признаков с расположением генов в хромосомах и с поведением хромосом во время мейоза и оплодотворения.
4. Объяснить, как обнаруживаемые при скрещиваниях расщепления признаков зависят от взаимодействия влияющих на их развитие генов.

Генетика — наука, изучающая наследственность и изменчивость — универсальные свойства живого. Наследственность заключается в способности организмов передавать особенности строения, функции, развития своему потомству. Наследственность обеспечивает преемственность между поколениями и обуславливает существование видов. Кроме того, выделяют понятие **наследования**, подразумевая конкретный способ передачи наследственной информации в ряду поколений, который может быть различен в зависимости от форм размножения, локализации генов в хромосомах и т. п. В основе наследственности лежат структурные и функциональные возможности генетической информации клеток.

Единицей наследственной информации является ген, определяющий характер наследования и возможность развития признака. У организмов одного вида гены располагаются в локусах (участках) хромосом. В гаплоидном наборе хромосом (геном прокариот или половых клеток) имеется один ген, обуславливающий развитие признака. В соматических клетках диплоидных организмов каждая хромосома имеет себе парную (гомологичную) и, следовательно (как правило), два гена ответственны за развитие какого-либо признака.

Гены, расположенные в одинаковых локусах гомологичных хромосом и отвечающие за развитие вариантов какого-либо признака, называют аллельными. Их принято обозначать буквами латинского алфавита. Аллельные гены могут быть доминантными (А, В) или рецессивными (а, в).

Особь, в соответствующих локусах гомологичных хромосом которой находятся разные аллели (Аа; АаВв и др.), называют гетерозиготной. Если же в соответствующих локусах гомологичных хромосом расположены одинаковые аллели (АА, аа; ААВВ, аавв), то такую особь называют гомозиготной по одному или нескольким признакам.

Доминантным называют аллель, обеспечивающий развитие признака как в гомо-, так и в гетерозиготном состоянии. Рecessивным — аллель, проявляющийся только в гомозиготном состоянии. Разные аллельные формы генов возникают в результате мутации — изменения структуры полинуклеотидной последовательности ДНК соответствующих локусов гомологичных хромосом. Ген может мутировать неоднократно, образуя много аллелей. Если в генофонде популяции существует серия мутаций какого-либо гена, определяющая многообразие вариантов признака, то имеет место явление множественного аллелизма. Однако при образовании следующего поколения аллели комбинируются попарно у каждого индивидуума.

Как правило, исследователи имеют дело не непосредственно с генами, а с результатами их проявлений — признаками или свойствами организма. При изучении закономерностей наследования рассматривают два организма, являющиеся партнерами при скрещивании. Обычно скрещивают организмы, отличающиеся контрастными альтернативными вариантами проявления какого-либо признака. Например, при изучении наследования цвета семян гороха скрещивают особи, обладающие желтыми и зелеными семенами. Таким образом, признак — некоторое качество или свойство, по которому можно отличить один организм от другого. Совокупность всех признаков организма (исключение составляют полинуклеотидные последовательности ДНК) на определенной стадии онтогенеза называют **фенотипом**. Фенотип формируется в процессе реализации наследственной информации генотипа под воздействием факторов окружающей среды.

В живой природе существуют различия не только между индивидами разных видов, но и между индивидами одного и того же вида, сорта, породы и т.п. В пределах одного вида практически не встречаются совершенно идентичные особи. Эта изменчивость хорошо видна в пределах вида *Homo sapiens* — Человек разумный, каждый представитель которого имеет свои индивидуальные особенности.

Изменчивость — свойство живых организмов, противоположное наследственности. Оно заключается в изменении наследственных факторов и их проявлений в процессе развития организмов. Изменчивость неразрывно связана с наследственностью. Наслед-

ственность обеспечивает сохранение сходства и различий организмов в поколениях, изменчивость — вариации признаков в результате изменений генетической информации и влияния внешней среды.

9.1. Моногибридное скрещивание

9.1.1. Гибридологический метод изучения наследования

Метод гибридологического анализа, заключающийся в скрещивании и последующем учете расщеплений (соотношений фенотипических и генотипических разновидностей потомков), был окончательно разработан чешским естествоиспытателем Г. Менделем (1865). К особенностям этого метода относят: 1) учет при скрещивании не всего многообразного комплекса признаков у родителей и потомков, а анализ наследования отдельных, выделяемых исследователем альтернативных признаков; 2) количественный учет в ряду последовательных поколений гибридных растений, различающихся по отдельным признакам; 3) индивидуальный анализ потомства от каждого растения.

Работая с самоопыляющимися растениями гороха садового, Г. Мендель выбрал для эксперимента сорта (чистые линии), отличающиеся друг от друга альтернативными проявлениями признаков. Затем он провел скрещивание разных сортов и проследил наследование по одной, двум, трем парам (и более) контрастных вариантов признаков, получил от них семена и высеял их. Таким образом были получены гибриды первого поколения. Часть гибридных растений была скрещена с исходными сортами, остальная — подвергнута самоопылению. Семена были высеяны и получены гибриды второго поколения. Полученные данные Мендель обработал математически, в результате чего раскрылась четкая закономерность наследования отдельных признаков родительских форм их потомками в ряде последующих поколений. Эту закономерность Мендель сформулировал в виде правил наследственности, получивших позднее название законов Менделя.

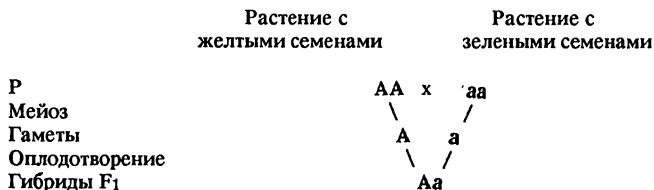
Согласно общепринятой генетической номенклатуре, родительские формы обозначают буквой Р (от лат. parental — родитель); женский организм — знаком ♀ (зеркало с ручкой — знак Венеры); мужской — знаком ♂ (щит и копье — знак Марса); гибриды первого поколения — F_1 (от лат. filial — потомство), гибриды второго поколения — F_2 и т.д; скрещивание двух организмов — знаком \times ; расщепление гибридов — знаком $:$, разделяющим цифровые соотношения фенотипически или генотипически отличающихся классов потомков.

9.1.2. Первый закон Менделя (правило единообразия).

Второй закон Менделя (правило расщепления)

Скрещивание двух организмов называют гибридизацией. Моногибридным (моногонным) называют скрещивание двух организмов, при котором прослеживают наследование одной пары альтернативных проявлений какого-либо признака (развитие этого признака обусловлено парой аллелей одного гена).

Рассмотрим наследование цвета семян (его альтернативные варианты — желтый или зеленый — кодируются следующими парами аллелей одного гена: AA, Aa, aa):



Гибриды первого поколения оказались единообразными по исследуемому признаку. В F₁ проявился лишь один (желтый) из пары альтернативных вариантов признака цвета семян, названный **доминантным**. Эти результаты иллюстрируют первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения, а также правило доминирования.

Первый закон Менделя можно сформулировать следующим образом: при скрещивании гомозиготных особей, отличающихся одной или несколькими парами альтернативных признаков, все гибриды первого поколения окажутся по этим признакам единообразными. У гибридов проявятся доминантные признаки родителей.

Во втором поколении (F₂) обнаружилось расщепление по исследуемому признаку:

		Яйцеклетки		Сперматозоиды			
Генотипы F ₁		Aa x Aa		1/2A 1/2a			
Гаметы		1/2A 1/2a		1/2A 1/2a			
				1/2A	1/4AA	1/4Aa	Решетка Пеннета
				1/2a	1/4Aa	1/4aa	
				Зиготы			

Появились семена как с желтой, так и с зеленой окраской семядолей. У части гибридов F₂ вновь возник признак, не

обнаруженный у гибридов F_1 . Этот признак (зеленый) назван *рецессивным*. Соотношение потомков с доминантным и рецессивным проявлением признака оказалось близко к $3/4 : 1/4$.

Таким образом, второй закон Менделя можно сформулировать следующим образом: при моногибридном скрещивании гетерозиготных особей (гибридов F_1) во втором поколении наблюдается расщепление по вариантам анализируемого признака в отношении 3:1 по фенотипу и 1:2:1 по генотипу.

9.1.3. Гипотеза "чистоты гамет". Цитологические основы наследования альтернативных признаков

Чтобы объяснить распределение признаков у гибридов последовательных поколений, Г. Мендель предположил, что каждый наследственный признак зависит от наличия в соматических клетках двух наследственных факторов, полученных от отца и матери. К настоящему времени установлено, что наследственные факторы Менделя соответствуют генам — локусам хромосом, поэтому сходство между поведением факторов и поведением хромосом стало вполне понятным.

Гомозиготные растения с желтыми семенами (АА) образуют гаметы одного сорта с аллелем А; растения с зелеными семенами (аа) образуют гаметы с а. В момент оплодотворения происходит слияние половых клеток и возникают гетерозиготные диплоидные особи Аа, образующие семена с доминантной желтой окраской.

В F_1 во время анафазы 1-го деления мейоза гомологичные хромосомы с аллелями А и а отходят к разным полюсам клетки и затем попадают в разные гаметы, причем яйцеклеток с аллелем А и с аллелем а образуется примерно в равном количестве, так же как и спермиев с А и а. Вероятность оплодотворения яйцеклеток с А и а спермиями с А равна вероятности оплодотворения их спермиями с а. Таким образом, при самоопылении растений F_1 количество гибридов F_2 с определенным соотношением аллелей А и а зависит от вероятности сочетания гамет с А и а.

Соотношение генотипов особей гибридных поколений можно показать графически при помощи решетки Пеннета. При ее составлении гаметы одного из родителей выписывают снаружи решетки по вертикали, гаметы другого — по горизонтали. Возникающие в результате скрещивания гамет зиготы вписываются внутри в клетках на пересечении линий, идущих от соответствующих гамет.

Таким образом, пользуясь современной терминологией, гипотезу «чистоты гамет» можно сформулировать следующим образом: "В процессе образования половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из аллельной пары, потому что, в процессе мейоза в гамету попадает одна хромосома и пары гомологичных хромосом.

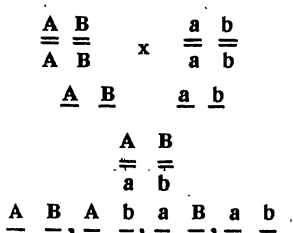
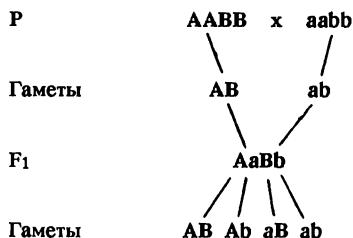
9.2. Дигибридное скрещивание.

Третий закон Менделя (правило независимого наследования).

Цитологические основы

Скрещивание, при котором прослеживается наследование по двум парам альтернативных признаков, называют дигибридным, по нескольким парам признаков — полигибридным. В опытах Менделя при скрещивании сорта гороха, имевшего желтые (А) и гладкие (В) семена, с сортом гороха с зелеными (а) и морщинистыми (b) семенами, гибриды F₁ имели желтые и гладкие семена, т.е. проявились доминантные признаки (гибриды единообразны).

Гибридные семена второго поколения (F₂) распределились на четыре фенотипические группы в соотношении: 315 — с гладкими желтыми семенами, 101 — с морщинистыми желтыми, 108 — с гладкими зелеными, 32 — с зелеными морщинистыми семенами. Если число потомков в каждой группе разделить на число потомков в самой малочисленной группе, то в F₂ соотношение фенотипических классов составит приблизительно 9:3:3:1.



При образовании гамет двойная гетерозиготная особь (дигетерозигота) AaBb даст четыре типа разных половых клеток. Вспомните, что в анафазе 1-го деления мейоза гомологичные хромосомы каждой пары расходятся к разным полюсам клетки независимо от других пар гомологичных хромосом. Поэтому члены одной пары аллельных генов распределяются по гаметам независимо от членов других пар. В данном конкретном случае у аллеля А равные шансы попасть в гамету с аллелем В или с аллелем b. То же справедливо и для аллеля а. Поэтому каждая дигетерозигота в F₁ образует четыре сорта гамет примерно в одинаковом количественном соотношении.

Подчеркнем, что каждая гамета может получить только один ген из каждой пары. Соответственно независимому распределению аллельных генов каждой пары гомологичных хромосом осуществляется и независимое наследование обусловленных ими призна-

ков. Любая женская гамета имеет равные шансы быть оплодотворенной любой мужской, и в F₂ общее число возможных генотипов равно девяти, а число возможных фенотипов — четырем:

	$\frac{1}{4}AB$	$\frac{1}{4}Ab$	$\frac{1}{4}aB$	$\frac{1}{4}ab$
$\frac{1}{4}AB$	$\frac{1}{16}AABV$	$\frac{1}{16}AABb$	$\frac{1}{16}AaBV$	$\frac{1}{16}AaBb$
$\frac{1}{4}Ab$	$\frac{1}{16}AABb$	$\frac{1}{16}Aabb$	$\frac{1}{16}AaBb$	$\frac{1}{16}Aabb$
$\frac{1}{4}aB$	$\frac{1}{16}AaBV$	$\frac{1}{16}AaBb$	$\frac{1}{16}aaBV$	$\frac{1}{16}aaBb$
$\frac{1}{4}ab$	$\frac{1}{16}AaBb$	$\frac{1}{16}Aabb$	$\frac{1}{16}aaBb$	$\frac{1}{16}aabb$

Итак, согласно третьему закону Менделя, гены разных аллельных пар и соответствующие им признаки передаются потомству *независимо* друг от друга, *комбинируясь* во всевозможных сочетаниях.

При полигибридном скрещивании в основе расщепления признаков потомков лежат те же цитологические закономерности, что и при дигибридном скрещивании: а) диплоидность, б) расположение пар аллельных генов в разных парах гомологичных хромосом, в) независимое расхождение гомологичных хромосом при мейозе и случайные их сочетания при оплодотворении. Соотношение фенотипических и генотипических классов в F₂ полигибридных скрещиваний, а также число типов гамет у гибридов F₁ определяется формулами, приведенными в табл. 9.1 (2ⁿ; 3ⁿ).

Эти формулы демонстрируют, какое разнообразие таят в себе варианты комбинаций генов в гаметах и в образующихся из них зиготах. Если предположить, что человек гетерозиготен хотя бы

Т а б л и ц а 9.1. Фенотипические и генотипические классы; их расщепление в F₂

Тип скрещивания	Фенотип (семена гороха)	Расщепления по фенотипу	Расщепления по генотипу
Моногибридное	Желтые	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}AA : \frac{2}{4}Aa$
	Зеленые	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}aa$
Дигибридное	Желтые гладкие	$\frac{9}{16}$	$\frac{1}{16}AABV : \frac{2}{16}AABb : \frac{2}{16}AaBV : \frac{4}{16}AaBb$
	Желтые морщинистые	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{16}AAbb : \frac{2}{16}Aabb$
	Зеленые гладкие	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{16}aaBV : \frac{2}{16}aaBb$
	Зеленые морщинистые	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}aabb$
Полигибридное (гибриды F ₁ гетерозиготны по n парам аллельных генов)	Типов гамет в F ₂ = 2 ⁿ	Фенотипических классов (при полном доминировании в F ₂ = 2 ⁿ)	Генотипических классов в F ₂ = 3 ⁿ

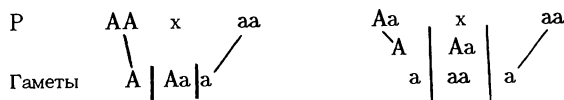
по 20 генам (в действительности эта цифра значительно больше), то число типов гамет, которые может образовать такой организм, равно $2^{20} = 1\,048\,576$. Это число показывает потенциальные возможности комбинативной изменчивости.

Рассмотрим еще одно важное обстоятельство, связанное со статистическим характером расщепления наследственных признаков у гибридных организмов. Соединение гамет с различными геномами во время полового процесса обычно происходит совершенно случайно и следует законам теории вероятности. Поэтому устанавливаемое опытным путем соотношение потомков с определенными генотипами не совпадает полностью, а только более или менее полно приближается к теоретически ожидаемому соотношению. В малых семьях расхождение между найденными и теоретически ожидаемыми числами может быть значительным. При увеличении количества изучаемых гибридных организмов получаемые соотношения начинают все больше и больше соответствовать теоретически ожидаемым.

9.3. Анализирующее скрещивание

При полном доминировании одного аллеля над другим гетерозиготные особи фенотипически не отличимы от гомозиготных по доминантному аллелю и различить их можно только с помощью гибридологического анализа, т.е. по потомству, которое получается от определенного типа скрещивания, получившего название анализирующего. Анализирующим является такой тип скрещивания, при котором испытуемую особь с доминантным признаком скрещивают с особью, гомозиготной по рецессивному аллелю.

Если доминантная особь гомозиготна, потомство от такого скрещивания будет единообразным и расщепления не произойдет. В том случае, если особь с доминантным признаком гетерозиготна, расщепление произойдет в отношении 1:1 по фенотипу и генотипу



Такой результат скрещивания прямо показывает, что у гетерозиготного организма образуется два сорта гамет, причем в приблизительно равном соотношении. Одинаковые же гаметы гомозиготного рецессива как бы анализируют генотип организма, имеющего доминантный фенотип.

Если рассматривать наследование двух признаков, то анализирующее скрещивание при гетерозиготности исследуемого организма по двум парам генов имеет следующий вид:

P	AaBb	x	aabb
Гаметы	AB	AaBb	ab
	Ab	Aabb	
	aB	aaBb	
	ab	aabb	

В потомстве образуются четыре группы фенотипов в соотношении 1:1:1:1. Этот результат показывает также, что у дигетерозиготного организма (AaBb) образуется четыре вида гамет примерно по 25% каждого сорта.

9.4. Взаимодействие генов

Закономерности расщепления, установленные Менделем, отражают способность генов к стабильному самовоспроизведению и способность к фенотипическому проявлению. Из менделевских экспериментов также следует относительно независимое проявление действия генов. Исходя из этого может сложиться впечатление, что существует довольно прочная связь между геном и признаком, что генотип складывается из суммы независимо действующих генов, а фенотип — механическая совокупность отдельных признаков. Однако на самом деле *генотип — это система взаимодействующих генов*. Точнее, взаимодействуют не сами гены (участки молекул ДНК), а образуемые на основе генетической информации генные продукты (РНК, а затем белки). Синтезируемые в клетках организма белки, образуя структуры или управляя процессами обмена веществ, играют важную роль в процессах формирования фенотипа организма.

Таким образом, в отдельных случаях действие разных генов относительно независимо, но, как правило, проявление признаков есть результат взаимодействия продуктов разных генов. Эти взаимодействия могут быть связаны как с аллельными, так и с неаллельными генами.

9.4.1. Взаимодействие аллельных генов.

Множественные аллели

Взаимодействие между аллельными генами осуществляется в виде трех форм: полное доминирование, неполное доминирование и независимое проявление (кодоминирование).

Раньше были рассмотрены опыты Менделя, выявившие полное доминирование одного аллеля и рецессивность другого. Более

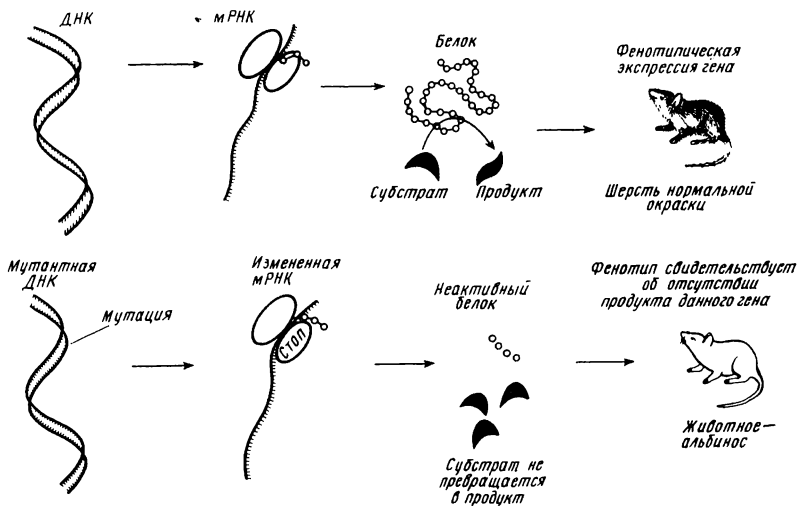


Рис. 9.1. Появление рецессивного гена в результате мутации

Участок ДНК кодирует фермент, необходимый для синтеза пигмента, от которого зависит окраска шерсти. В результате мутации образуется неактивный фермент и у мутанта пигмент не синтезируется

детальное рассмотрение альтернативных состояний признаков, которые наследуются по моногибридной схеме, позволило подойти к проблеме доминирования, исследовать его механизм. Почему один ген является доминантным, а другой — рецессивным? Ответить на такой вопрос, как правило, не просто, но в ряде случаев можно представить этот механизм следующим образом (рис. 9.1).

Рецессивный аллель гена может проявиться в результате мутации. Измененный участок ДНК либо не кодирует белок, либо кодирует белок, лишенный активности, что приводит к нарушению экспрессии рецессивного аллеля. У особи, гомозиготной по рецессивному аллелю, соответствующий белок не образуется, а поэтому обычная экспрессия данного признака невозможна. В ряде случаев рецессивный фенотип не влияет на жизнеспособность и плодовитость особей, но если белок необходим для жизни данного организма, то мутантный ген является в этом случае летальным.

Доминантные летальные аллели существуют в генофондах популяций многих видов, но в большинстве случаев они элиминируются, так как вызывают гибель имеющего их организма. Рецессивные летальные гены не проявляются у гетерозиготного организма, вследствие чего они могут передаваться следующим поколениям и распространяться в популяции достаточно широко. Подсчитано, что в среднем человек гетерозиготен по 30 летальным

рецессивным генам. Это объясняет тот факт, что среди потомков от браков между близкими родственниками наблюдают высокую частоту летальных наследственных признаков.

Одним из леталей человека является ген брахидактилии (b), обуславливающий в гетерозиготном состоянии (Bb) укорочение средней фаланги пальцев. У гомозигот (bb) по этому гену проявляются и другие нарушения в формировании скелета, приводящие к гибели в раннем возрасте. В данном примере гетерозигота отличается по фенотипу от обеих гомозигот:

Р	Bb		x	Bb			BB		x	Bb	
Гаметы	B	b		B	b		B	b		B	b
F ₁	BB			Нормальный			BB				
	Bb			С брахидактилией			Bb				
	Bb			С брахидактилией			Bb				
	bb			Погибает			bb				

В первом случае, когда брахидактилией обладают оба родителя, можно ожидать, что из четырех детей один будет нормальным, два будут гетерозиготны и один умрет в раннем возрасте. Полученное соотношение фенотипов 1:2:1 совпадает с соотношением генотипов и типично для тех случаев, когда ген обладает неполным доминированием.

Неполное доминирование наблюдается в том случае, когда один ген из пары аллелей не обеспечивает образование в достаточном для нормального проявления признака его белкового продукта. При этой форме взаимодействия генов все гетерозиготы и гомозиготы значительно отличаются по фенотипу друг от друга. Еще одним примером расщепления при неполном доминировании может служить наследование окраски цветков Ночной красавицы.

Р Гаметы	Aa		x	Aa		
	A	a		A	a	
F ₁	AA			Красные цветки		
	Aa			Розовые		
	Aa			Розовые		
	aa			Белые		

При скрещивании растений с красными цветками (AA) и растений с белыми (aa) гибриды F_1 имеют розовые цветки (Aa). Таким образом, имеет место неполное доминирование; в F_2 наблюдается расщепление 1 : 2 : 1 как по фенотипу, так и по генотипу.

Кроме полного и неполного доминирования известны случаи отсутствия доминантно-рецессивных отношений или кодоми-

нирования. При кодоминировании у гетерозиготных организмов каждый из аллельных генов вызывает формирование в фенотипе контролируемого им признака. Примером этой формы взаимодействия аллелей служит наследование групп крови человека по системе АВ0, детерминируемых геном I. Существует три аллеля этого гена I^a, I^a, I^b, определяющие антигены групп крови.

Т а б л и ц а 9.2. Группы крови человека в системе АВ0

Группа крови (фенотипы)	Возможные генотипы	Частота у населения, % (средние данные среди населения стран Европы)
0	I ^o I ^o	46
A	I ^a I ^a ; I ^a I ^o	42
B	I ^b I ^b ; I ^b I ^o	9
AB	I ^a I ^b	3

Как видно из табл. 9.2, аллели I^a и I^b кодоминантны. Если человек гетерозиготен I^a I^b, его эритроциты имеют оба поверхностных антигена: A и B (IV группа). Аллель I^o рецессивен как по отношению к аллелю I^a, так и по отношению к аллелю I^b.

Наследование групп крови иллюстрирует также явление множественного аллелизма: в генофондах популяций человека ген I существует в виде трех разных аллелей, которые комбинируются у отдельных индивидуумов только попарно. До этого примера мы говорили о генах, существующих только в двух разных аллельных формах. Однако многие гены состоят из сотен пар нуклеотидов, так что мутации могут проходить во многих участках гена и порождать множество различных его аллельных форм. Так как в каждой из гомологичной хромосом имеется по одному аллельному гену, то, разумеется, диплоидный организм имеет не более двух из серии аллелей генофонда популяции.

9.4.2. Взаимодействие неаллельных генов

В ряде случаев на один признак организма могут влиять две (или более) пары неаллельных генов. Это приводит к значительным численным отклонениям фенотипических (но не генотипических) классов от установленных Менделем при дигибридном скрещивании (табл.9.3). Взаимодействие неаллельных генов подразделяют на основные формы: *комплементарность*, *эпистаз*, *полимерию*.

При **комплементарном** взаимодействии признак проявляется лишь в случае одновременного присутствия в генотипе организма двух доминантных неаллельных генов. Примером комплементарного взаимодействия может служить скрещивание двух различных сортов душистого горошка с белыми лепестками цветков.

P	AAbb		x	aaBB	
	Белый			Белый	
Гаметы	Ab			aB	
F ₁	AaBb				Пурпурный
Гаметы	AB Ab		aB ab		
	1/4AB	1/4Ab	1/4aB	1/4ab	
1/4AB	1/16AABB	1/16AABb	1/16AaBB	1/16AaBb	
1/4Ab	1/16AABb	1/16Aabb	1/16AaBb	1/16Aabb	
1/4aB	1/16AaBB	1/16AaBb	1/16aaBB	1/16aaBb	
1/4ab	1/16AaBb	1/16Aabb	1/16aaBb	1/16aabb	

В результате такого скрещивания в F₁ все гибриды имеют лепестки пурпурной окраски, а в F₂ будет наблюдаться расщепление: $\frac{9}{16}$ растений будут с пурпурными лепестками цветов и $\frac{7}{16}$ — с белыми (9:7).

Эти данные можно объяснить тем, что доминантные аллели А и В, присутствуя по одному (причем второй аллельный ген в каждой паре может быть доминантным или рецессивным) в генотипе, не способны вызвать пурпурную окраску лепестков. Упрощенно механизм этого взаимодействия можно представить следующим образом. Предположим, что ген А обуславливает синтез бесцветного предшественника (пропигмента); ген В определяет синтез фермента, под действием которого из пропигмента образуется пигмент, ответственный за окраску лепестков. Лепестки душистого горошка с генотипами aaBB, aaBb, AAaa, Aabb, aabb имеют белый цвет. Во всех остальных генотипах присутствуют оба доминантных неаллельных гена, что обуславливает образование пропигмента и фермента, участвующего в образовании пурпурного пигмента.

Следующим видом взаимодействия неаллельных генов является эпистаз, при котором ген одной аллельной пары подавляет действие гена другой пары. Ген, подавляющий действие другого, называется *эпистатическим геном* (или *супрессором*). Подавляемый ген носит название *гипостатического*. Эпистаз может быть доминантным и рецессивным. Примером доминантного эпистаза служит наследование окраски оперения кур. Ген С в доминантной форме определяет нормальную продукцию пигмента, но доминантный аллель другого гена I является его супрессором. В результате этого куры, имеющие в генотипе доминантный аллель гена окраски, в присутствии супрессора оказываются белыми. При скрещивании двух белых птиц (ИСС) и (iicc) все особи F₁ тоже будут белыми, но в F₂ произойдет расщепление по фенотипу в отношении: $\frac{13}{16}$ белых и $\frac{3}{16}$ окрашенных. Особи с генотипами

$iiCc$ и $I-C-$ (вторые аллели могут быть как доминантными, так и рецессивными) будут белыми, а $iiC-$ — окрашенными.

	Белый леггорн		Белый виандонт	
	$IIcc$		$iiCc$	
Гаметы	Ic		ic	
		$IiCc$		
Гаметы	Ic	Ic	iC	ic
	$1/4 Ic$	$1/4 Ic$	$1/4 iC$	$1/4 ic$
$1/4 Ic$	$1/16 IIcc$	$1/16 IIcC$	$1/16 IiCC$	$1/16 IiCc$
$1/4 Ic$	$1/16 IIcC$	$1/16 Iicc$	$1/16 IiCc$	$1/16 IiCC$
$1/4 iC$	$1/16 IiCC$	$1/16 IiCc$	$1/16 iiCC$	$1/16 iiCc$
$1/4 ic$	$1/16 IiCc$	$1/16 Iicc$	$1/16 iiCc$	$1/16 iicc$

Эпистатическое действие рецессивного гена иллюстрирует наследование окраски шерсти у домашних мышей. Окраска агути (рыжевато-серая окраска шерсти) определяется доминантным геном A . Его рецессивный аллель a в гомозиготном состоянии обуславливает черную окраску. Доминантный ген другой пары C определяет развитие пигмента, гомозиготы по рецессивному аллелю c являются альбиносами с белой шерстью и красными глазами (отсутствие пигмента в шерсти и радужной оболочке глаз). При скрещивании черной мыши с генотипом $aaCC$ и белой — с генотипом $AaCc$ все потомки в F_1 будут иметь окраску агути ($AaCc$). В F_2 расщепление по фенотипам происходит так: $9/16$ агути: $3/16$ черных: $4/16$ белых. Такое расщепление обусловлено гомозиготностью по гену-супрессору c . Особи $A-cc$ не отличимы по фенотипу от особей $aacc$ из-за эпистатичности гена c по отношению к генам A и a :

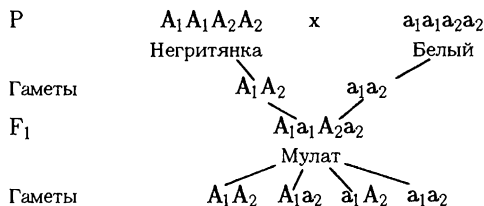
	Черная		Белая	
P	$aaCC$	x	$AaCc$	
Гаметы	aC		Ac	
F_1	$AaCc$			
	Агути			
Гаметы	AC	Ac	aC	ac
	$1/4 AC$	$1/4 Ac$	$1/4 aC$	$1/4 ac$
$1/4 AC$	$1/16 AACC$	$1/16 AACc$	$1/16 AaCC$	$1/16 AaCc$
$1/4 AC$	$1/16 AACc$	$1/16 Aacc$	$1/16 AaCc$	$1/16 Aacc$
$1/4 aC$	$1/16 AaCC$	$1/16 AaCc$	$1/16 aaCC$	$1/16 aaCc$
$1/4 ac$	$1/16 AaCc$	$1/16 Aacc$	$1/16 aaCc$	$1/16 aacc$

Мы рассмотрели действие генов, определяющих альтернативные (контрастные) признаки. Наследование признака, передача и развитие которого обусловлены, как правило, двумя аллелями одного гена, называют моногенным. Кроме того, известны гены из разных аллельных пар (их называют полимерными или полигенами), примерно одинаково влияющие на признак.

Явление одновременного действия на признак нескольких неаллельных одготипных генов получило название полимерии. Хотя полимерные гены не являются аллельными, но так как они определяют развитие одного признака, их обычно обозначают одной буквой А(а), цифрами указывая число аллельных пар. Действие полигенов чаще всего бывает суммирующим. Это означает, что степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей разных генов в генотипе организма. Так, при суммирующем действии фенотип будет более выражен при генотипе $A_1A_1A_2A_2$, чем при $A_1a_1A_2a_2$.

Признаки, зависящие от полимерных генов, относят к количественным признакам. Принципиальной особенностью количественных признаков является то, что различия по ним между отдельными организмами могут быть очень небольшими и требуют точных измерений; в отличие от качественных альтернативных признаков разница между некоторыми из них велика и видна просто при наблюдении.

Если по группам крови АВ0 человечество делится на четыре четких класса (см. табл. 9.2), то по таким показателям, как масса или рост, обнаруживаются значительные колебания (например, рост большинства людей варьирует между 145 и 185 см). В качестве простейшего примера полимерного действия генов рассмотрим наследование цвета кожи у человека. Предположим, что темный цвет кожи у человека зависит от двух пар доминантных неаллельных генов. Рecessивные аллели этих генов обуславливают светлый цвет кожи человека. Чем больше доминантных генов в генотипе, тем темнее кожа и наоборот. Дети от брака негра и белой женщины будут мулаты ($A_1a_1A_2a_2$). В потомстве от двух мулатов вероятность рождения негра ($A_1A_1A_2A_2$) или белого ($a_1a_1a_2a_2$) будет равна $1/16$. Остальные генотипы попадают в промежуточные фенотипические классы:



	$\frac{1}{4} A_1A_2$	$\frac{1}{4} A_1a_2$	$\frac{1}{4} a_1A_2$	$\frac{1}{4} a_1a_2$
$\frac{1}{4} A_1A_2$	$\frac{1}{16} A_1A_1A_2A_2$	$\frac{1}{16} A_1A_1A_2a_2$	$\frac{1}{16} A_1a_1A_2A_2$	$\frac{1}{16} A_1a_1A_2a_2$
$\frac{1}{4} A_1a_2$	$\frac{1}{16} A_1A_1A_2a_2$	$\frac{1}{16} A_1A_1a_2a_2$	$\frac{1}{16} A_1a_1A_2a_2$	$\frac{1}{16} A_1a_1a_2a_2$
$\frac{1}{4} a_1A_2$	$\frac{1}{16} A_1a_1A_2A_2$	$\frac{1}{16} A_1a_1A_2a_2$	$\frac{1}{16} a_1A_1A_2A_2$	$\frac{1}{16} a_1A_1A_2a_2$
$\frac{1}{4} a_1a_2$	$\frac{1}{16} A_1a_1A_2a_2$	$\frac{1}{16} A_1a_1a_2a_2$	$\frac{1}{16} a_1a_1A_2A_2$	$\frac{1}{16} a_1a_1a_2a_2$

Если предположить, что наследование цвета кожи человека зависит от трех или четырех пар полигенов (что, видимо, ближе к реальности), то с увеличением числа генов уменьшится доля особей, попадающих в крайние классы, число промежуточных классов еще более возрастет. Чем большее число неаллельных генов влияет на количественный признак, тем более плавные колебания этих признаков отмечаются и тем шире амплитуда их изменчивости. Влияние факторов среды усиливает эту тенденцию. Полимерный механизм наследования контролирует количественные признаки: рост, массу, яйценоскость, молочность и другие признаки сельскохозяйственных животных; длину колоса у злаков, содержание сахара в корнеплодах сахарной свеклы и др.

Т а б л и ц а 9.3. Типы взаимодействия генов, их влияние на соотношение фенотипических классов в F_2 при моногибридном и дигибридном наследовании

Типы взаимодействия генов	Характер взаимодействия	Расщепление по фенотипу в F_2	Генотипический состав фенотипических классов	Пример
<i>Взаимодействие аллельных генов</i>				
Полное доминирование	Доминантный аллель А подавляет рецессивный аллель а	3 : 1	3A-:1aa	Наследование цвета семян гороха (см. разд. 9.1.2)
Неполное доминирование	Признак у гетерозиготной формы выражен слабее, чем у гомозиготной	1 : 2 : 1	1AA:1Aa:1aa	Наследование окраски цветков Ночной красавицы (см. разд. 9.4.1)
Кодоминирование	В гетерозиготном состоянии каждый из аллельных генов вызывает развитие контролируемого им признака	1 : 2 : 1	1IaIa:2IaIb:1IbIb	Наследование групп крови у человека (см. разд. 9.4.1)
<i>Взаимодействие неаллельных генов</i>				
Комплементарность	Доминантные гены из разных пар (А, В), присутствуя в генотипе, вместе вызывают формирование нового признака	9 : 7	(9A-B-) : (3A-bb + 3aaB- + 1aabb)	Наследование цвета цветков душистого горошка (см. разд. 9.4.2)

Типы взаимодействия генов	Характер взаимодействия	Расщепление по фенотипу в F ₂	Генотипический состав фенотипических классов	Пример
Эпистаз:	Гены одной аллельной пары подавляют действие гена другой	13 : 3	(9I-C- + 3I-cc + 1iicc) : (3ccI-)	Наследование окраски оперения кур (см. разд. 9.4.2)
рецессивный		9 : 3 : 4	9A-C- : 3aaC- : (3A-cc + 1aacc)	Наследование окраски шерсти у домовых мышей
Полимерия	Одновременное действие нескольких неаллельных генов	15 : 1	(9A ₁ -A ₂ - + 3A ₁ -a ₂ a ₂ + 3a ₁ A ₁ A ₂ -) : 1a ₁ a ₁ a ₂ a ₂	Наследование цвета кожи у человека (см. разд. 9.4.2)

Как видно из табл. 9.3, обнаруженные Менделем расщепления в F₂ при анализе наследования одной или двух пар альтернативных признаков обусловлены взаимодействием генов по типу доминирования. Другие виды взаимодействия как аллельных, так и неаллельных генов характеризуются иными расщеплениями. Однако важно подчеркнуть, что во всех случаях, когда расщепление протекает нетипично, эти отклонения касаются только фенотипических классов. Расщепление же по генотипам во всех случаях происходит в полном согласии с законами, установленными Менделем. Учитывая вышесказанное, следует заключить, что не бывает однозначного соотношения между генотипом и фенотипом. Справедливость этого положения подтверждается явлением плейотропии.

При изучении многих генов было установлено, что один и тот же ген может действовать на различные признаки организма. Такое множественное проявление, или плейотропное действие, генов было найдено у самых разных растений и животных. Так, еще Мендель установил, что у растений гороха окраска кожуры семян и цветков зависит от одного наследственного задатка. У человека ген, обуславливающий признак "паучьи пальцы", одновременно определяет аномалии хрусталика глаза и порок сердца (синдром Морфана); ген, определяющий рыжую окраску волос, одновременно обуславливает более светлую окраску кожи и появление веснушек. Однако не следует представлять, что плейотропный ген в равной степени влияет на каждый из признаков. Для абсолютного большинства генов с той или иной степенью плейотропии характерно сильное влияние на один признак и значительно более слабое влияние на другие.

В гл. 8 было показано, что на уровне первичного действия ген имеет единственную функцию — кодирование одного полипептида. Плейотропный эффект проявляется в том, что

действие фермента помимо влияния на один признак отражается на вторичных реакциях биосинтеза, которые, в свою очередь, влияют на формирование различных признаков организма.

Следовательно, множественное действие генов является отражением интегрированности процессов развития, в которых один генный продукт биохимического пути может в конечном итоге оказывать влияние на множество путей развития. В связи с этим плейотропное действие генов зависит от стадии онтогенеза, во время которой проявляются соответствующие аллели. Чем раньше проявится аллель, тем больше эффект плейотропии.

Таким образом, рассмотрев различные виды взаимодействия генов, можно считать, что генотип является сбалансированной системой взаимодействующих генов; развитие признака есть результат проявления нескольких генов.

9.5. Сцепленное наследование

В предыдущих разделах главы мы рассматривали наследование генов, расположенных в разных парах гомологичных хромосом. Вместе с тем у любого организма признаков, а следовательно, и генов, обуславливающих их развитие, во много раз больше, чем пар гомологичных хромосом. У человека, например, при наличии 23 пар хромосом насчитывается, по данным ряда исследователей, от 100 000 до 1 000 000 структурных генов. Вывод ясен — в каждой хромосоме должно находиться много генов. Опыты показали, что гены, локализованные в одной хромосоме, оказываются сцепленными, т.е. передаются в поколениях, преимущественно не обнаруживая независимого наследования.

В чем особенности сцепленного наследования в сравнении с генами, расположенными в различных парах гомологичных хромосом? Закономерности сцепленного наследования генов были изучены Т.Х.Морганом и его учениками в начале 20-х годов XX в. Объектом для исследований являлась плодовая мушка *дрозофила*. Срок жизни ее невелик, и за год можно получить несколько десятков поколений. Кариотип составляют всего четыре пары хромосом, в том числе пара хорошо отличимых друг от друга половых. При скрещивании гомозиготных линий мух с черным цветом тела и укороченными крыльями (**bbvgvg**) с мухами, имеющими серый цвет тела и длинные крылья (**BBVgVg**), все гибриды F₁ имеют серое тело и длинные крылья.

	<u>B Vg</u>	x	<u>b vg</u>
P	<u>B Vg</u>		<u>b vg</u>
Гаметы	<u>B Vg</u>		<u>b vg</u>
F ₁	<u>B Vg</u>		<u>b vg</u>

Следовательно, признаки — серое тело и длинные крылья — доминируют и соблюдается закон единообразия гибридов первого поколения. Далее сцепление изучали посредством анализирующего скрещивания, т. е. скрещивания полученных гибридов F_1 с линией мух, гомозиготных по рецессивным генам. При анализирующем скрещивании фенотип потомства прямо отражает типы гамет, формируемых гетерозиготным родителем. Если гены не сцеплены, то у дигетерозиготного организма образуется четыре вида гамет по 25% каждого сорта и, следовательно, четыре вида потомков, как это показано для анализирующего скрещивания в случае независимого комбинирования признаков (см. разд.9.3). Однако в опытах Моргана такого теоретически ожидаемого расщепления не наблюдалось. При скрещивании самки, обладающей черным телом и укороченными крыльями, с гибридным самцом из F_1 образуется всего два фенотипических класса потомков: 50% мух с серым телом и длинными крыльями ($BbVgvg$) и 50% — с черным телом и укороченными крыльями ($bbvgvg$) в отношении 1:1 :

P	♂ <u>B Vg</u>	x	♀ <u>b vg</u>
Гаметы	<u>B Vg</u> , <u>b vg</u>		<u>b vg</u>
F ₁	<u>B Vg</u>		<u>b vg</u>
	b vg		b vg
	50%		50%

У самцов дрозофилы кроссинговер практически не происходит, поэтому гены у дигетерозиготных самцов, расположенные в одной хромосоме, обнаруживают полное сцепление, т.е. наследуются совместно.

Если в анализирующем скрещивании поменять местами родительские формы, т.е. скрестить дигибридную самку с гомозиготным рецессивным самцом, то в F_2 образуется четыре категории потомков: 41,5 % серых с длинными крыльями, 41,5% черных с укороченными крыльями, 8,5% серых с укороченными крыльями и 8,5% черных с длинными крыльями:

P	♀ <u>B Vg</u>	x	♂ <u>b vg</u>
Гаметы	<u>B Vg</u> , <u>b vg</u> , <u>B vg</u> , <u>b Vg</u>		<u>b vg</u>
F ₂	<u>B Vg</u>	<u>b vg</u>	<u>B vg</u> <u>b Vg</u>
	<u>b vg</u>	<u>b vg</u>	<u>b vg</u> <u>b vg</u>
	41,5%	41,5%	8,5% 8,5%

Это те четыре типа, которые следует ожидать, если анализируемые гены расходятся независимо, но мух рекомбинантных типов значительно меньше (17 %), чем мух, имеющих родительские фенотипы (83 %). Вспомните: если бы каждая пара генов находилась в разных парах гомологичных хромосом (независимое наследование), то число сортов потомков должно быть примерно одинаковым (по 25 % каждого из четырех сортов; см. разд. 9.3). Такое отклонение от ожидаемого при независимом расщеплении свидетельствует о наличии сцепления. Однако в отличие от скрещивания, где гетерозиготным был самец, у гетерозиготных самок в мейозе возможен обмен (кроссинговер) между локусами гомологичных хромосом, где находятся гены В и в. Рекомбинантные типы потомства при таком скрещивании возникают из кроссоверных гамет, которые несут рекомбинантные хромосомы, образующиеся у самки в процессе кроссинговера при мейозе. Такое сцепление генов называют неполным. Анализ частоты рекомбинаций при неполном сцеплении может дать ответы на ряд вопросов.

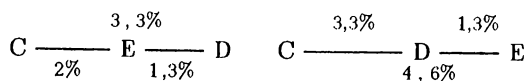
Во-первых, как определить расстояние между генами, расположенными в одной хромосоме. По мере увеличения этого расстояния частота рекомбинаций между генами увеличивается. Расстояние между генами выражают в процентах кроссинговера между ними. Процент кроссинговера между двумя генами равен сумме процентов особей с новыми (отличными от родителей) комбинациями признаков. Так, в рассмотренном выше примере скрещивания (Bbvvgv и bbVvgv) было 17% потомков с новыми комбинациями признаков (по 8,5% в каждой рекомбинантной группе). Следовательно, расстояние между генами В и Vg равно 17%.

Во-вторых, как узнать, принадлежат ли гены одной хромосоме. Если наблюдаемая частота рекомбинаций между аллелями каких-либо генов меньше 50%, то на этот вопрос можно ответить положительно. Однако надо учитывать тот факт, что гены могут находиться в одной хромосоме, но на значительном расстоянии друг от друга. Тогда кроссинговер между ними будет происходить настолько часто, что наблюдаемая величина рекомбинаций приблизится к 50%, т.е. к значению, соответствующему независимому расщеплению. В таких случаях следует выяснить, каково взаимное расположение интересующих нас сцепленных генов по отношению к другим генам в данной хромосоме.

В-третьих, как составить карты групп сцепления. Группа сцепления — это совокупность генов, локализованных в одной хромосоме. Так как в гомологичных хромосомах диплоидной особи гены аллельны, то число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом. Составление карт хромосом основано на учете частот рекомбинаций (процента кроссинговера) между генами,

относящимися к одной группе сцепления. Например, если известно, что расстояние между двумя генами одной группы сцепления (С и D) составило 3,3% и требуется установить место расположения третьего гена (Е) этой же хромосомы, то достаточно выяснить процент кроссинговера между геном Е и генами С и D.

Если процент кроссинговера между генами С и Е составил 2%, а между генами Е и D — 1,3%, то ген Е расположен между генами С и D. Если же процент кроссинговера между генами С и Е составил 4,6%, то ген Е расположен на одном из концов хромосомы.



Как уже было отмечено, если расстояние между генами более 50%, то обнаружить сцепление между ними путем определения числа рекомбинантных особей невозможно, так как полученные результаты не будут отличаться от случаев независимого комбинирования. В силу этого расстояние между далеко расположенными генами определяют косвенным образом: путем сложения расстояний между генами, локализованных между ними.

9.6. Хромосомное определение пола. Сцепление с полом

Принадлежность к определенному полу — важная особенность фенотипа особи. При изучении строения хромосом половых и соматических клеток животных и человека было установлено, что организмы разных полов различаются по набору хромосом (рис.9.2). В соматических клетках обычно находятся две половые хромосомы. В женском кариотипе половые хромосомы представлены крупными парными (гомологичными) хромосомами (XX). В мужском кариотипе пара половых хромосом включает одну X-хромосому и небольшую палочковидную Y-хромосому. Таким образом, хромосомный набор человека содержит 22 пары аутосом, одинаковых у мужского и у женского организмов, и одну пару половых хромосом, по которой различаются оба пола.

При созревании половых клеток в результате мейоза гаметы получают гаплоидный набор хромосом (рис.9.3). Все яйцеклетки имеют по одной X-хромосоме, а сперматозоиды будут двух сортов: половина при сперматогенезе получит Y-хромосому, другая половина — X-хромосому. Пол, который образует гаметы, одинаковые по половой хромосоме, называют гомогаметным, а пол, образующий разные гаметы, — гетерогаметным. Как следует из

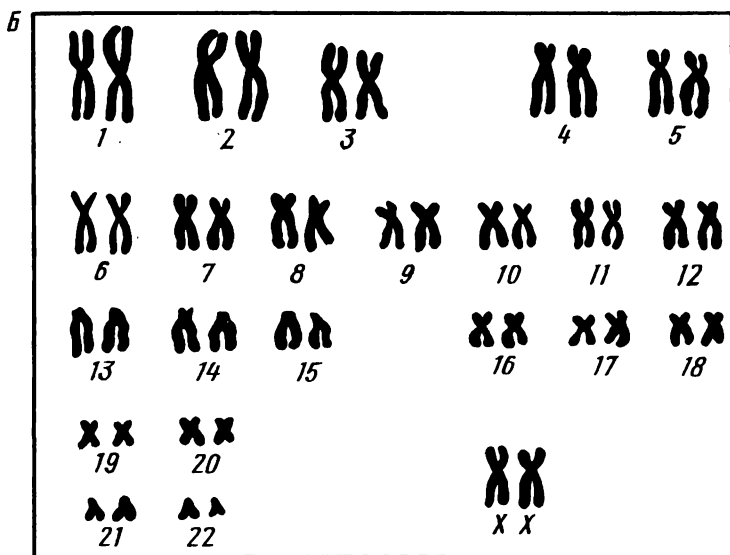
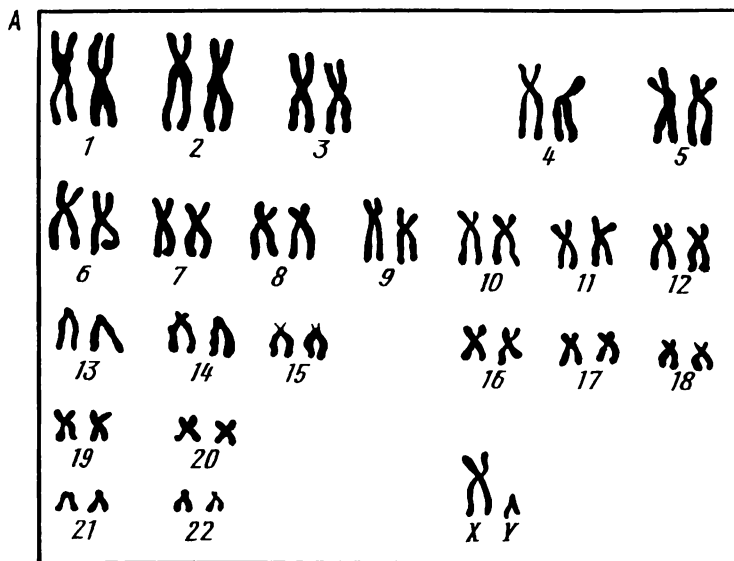


Рис. 9.2. Хромосомный набор (кариотип) человека. А — мужчины; Б — женщины

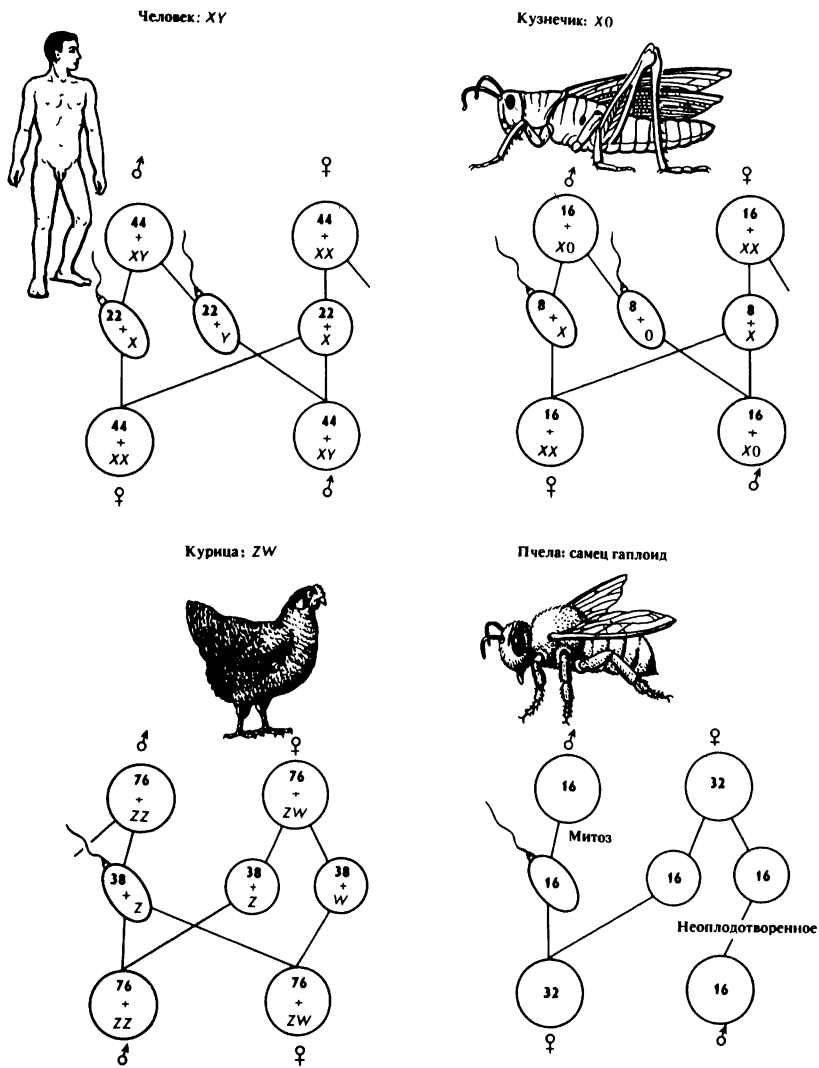


Рис. 9.3. Основные типы хромосомного определения пола

рис.9.3, численное соотношение самцов и самок у большинства раздельнополых организмов близко к единице, что является прямым результатом хромосомного механизма определения пола. Гомогаметный пол продуцирует гаметы одного типа, гетерогаметный — двух, причем в равном количестве. В результате зиготы XX и XY также образуются в равном количестве. Таким образом, пол большинства организмов определяется в момент оплодотворения и зависит от хромосомного набора зиготы.

У млекопитающих (в том числе человека), червей, ракообразных, большинства насекомых (в том числе дрозофилы), большинства земноводных, некоторых рыб гомогаметным является женский пол, гетерогаметным — мужской.

У птиц, пресмыкающихся, некоторых земноводных и рыб, части насекомых (бабочка и ручейники) гетерогаметным является женский пол. В этом случае для обозначения половых хромосом используют другие символы (рис.9.3). Например, у кур, имеющих в соматических клетках 78 хромосом, хромосомная формула мужского пола $76A+ZZ$, женского — $76A+ZW$.

У некоторых насекомых (например, водяного клопа, кузнечика и др.) Y-хромосома вообще отсутствует. В этих случаях у самцов имеется всего одна X-хромосома. В результате половина сперматозоидов имеет половую хромосому, а другая — ее лишена.

У пчел и муравьев нет половых хромосом: самки диплоидны, самцы гаплоидны. Самки развиваются из оплодотворенных яйцеклеток, трутни — из неоплодотворенных.

Признаки, гены которых находятся в половых хромосомах, наследуются *сцепленно с полом*. При расположении генов в половых хромосомах характер наследования и расщепления зависит от поведения половых хромосом при мейозе и их соотношения при оплодотворении. У многих видов X- и Y-хромосомы резко различны по величине. Как правило, Y-хромосома очень невелика по размерам и не содержит аллелей многих генов, расположенных в X-хромосоме. Таким образом, у гетерогаметного пола большинство генов, локализованных в X-хромосоме, находятся в гемизиготном состоянии, т.е. не имеют аллельной пары, а контролируемые ими признаки проявляются фенотипически даже в том случае, если ген представлен одним аллелем.

У человека Y-хромосома передается от отца к сыну. В ней находится ген, который необходим для дифференцировки семенников. Семенники же в свою очередь вырабатывают гормоны, стимулирующие развитие мужских половых признаков. При отсутствии Y-хромосомы из зачаточных репродуктивных органов после 6 недель внутриутробного развития дифференцируются яичники и у зародыша развиваются женские половые признаки. Позднее вступают в действие многие другие гены, влияющие на развитие пола, но все они находятся в аутосомах.

На ранних стадиях эмбрионального развития у самок млекопитающих транскрибируются обе X-хромосомы. Затем во всех клетках (кроме тех, из которых разовьются яичники и яйцеклетки) случайным образом происходит инактивация одной из двух X-хромосом. Конденсированная (неактивная) X-хромосома под микроскопом видна в ядрах соматических клеток женщин в виде особой структуры, называемой *тельцем Барра* (см.разд. 11.1.4).

Таким образом, в женских и мужских клетках содержится по одной активной X-хромосоме. Это обуславливает одинаковый уровень экспрессии генов X-хромосомы в мужском и женском организмах.

9.7. Нехромосомное наследование

Помимо геномных нуклеиновых кислот, входящих в состав хромосом и обуславливающих хромосомное наследование, в клетках про- и эукариот находятся молекулы ДНК (реже РНК), реплицирующиеся либо в виде автономных структур, либо в составе органоидов. Количество нехромосомной ДНК сравнительно невелико и составляет для разных организмов от десятых долей до нескольких процентов. Нехромосомные кольцевые или реже линейные молекулы нуклеиновых кислот, реплицирующиеся автономно от хромосом в клетках эукариот и бактерий, называют общим термином — плазмиды. В составе плазмид могут находиться гены, кодирующие ряд признаков клеток-хозяев. Наследование этих генов не подчинено менделевским закономерностям наследования признаков, что вполне понятно, так как материальная основа законов Менделя заключается в перераспределении хромосом во время мейоза и оплодотворения.

Явление неменделевского наследования у растений было обнаружено еще в начале XX в. Наиболее характерный пример — наследование пестролистности у Ночной красавицы. Признак пестролистности связан с мутациями в ДНК хлоропластов, нарушающими синтез хлорофилла. Вследствие этого отдельные части листа и других зеленых органов растений лишены хлорофилла и оказываются светлыми. Во время мейоза хлоропласты попадают в цитоплазму яйцеклеток, а в клетках пыльцы большинства видов растений они практически отсутствуют. Таким образом, наследование пестролистности передается по материнской линии.

Митохондрии также содержат кольцевидные молекулы ДНК и имеют собственный аппарат белкового синтеза. Митохондриальные гены кодируют в основном две группы признаков, связанных с работой дыхательных систем и устойчивостью к антибиотикам и другим клеточным ядам.

Кроме митохондриальных и пластидных ДНК существуют цитоплазматические ДНК, совсем не связанные с этими органоидами. В цитоплазме клеток позвоночных найдены различной формы молекулы ДНК, напоминающие плазмиды бактерий. Роль и происхождение этих плазмидоподобных структур не совсем ясны. Предполагают, что частично они имеют ядерное происхождение, частично связаны с присутствием в цитоплазме эукариот эндосимбионтов — бактерий и вирусов.

Нехромосомный генетический материал бактерий представлен небольшими кольцевидными молекулами ДНК — плазмидами. В них находятся гены, кодирующие устойчивость бактерий к антибиотикам и другим лекарственным средствам, токсичность бактерий и ряд других их свойств.

В заключение следует подчеркнуть, что, хотя количество нехромосомных генов относительно невелико, клетка может содержать в некоторых случаях сложную систему полуавтономных взаимодействующих генетических единиц, находящихся не только в хромосомах ядра. Представление о генах вне хромосом получило в современной науке достаточное фактическое обоснование и развилось в самостоятельный раздел генетики.

Ключевые слова и понятия

Альтернативные признаки	Множественные аллели
Анализирующее скрещивание	Моногибридное скрещивание
Взаимодействие аллельных генов	Наследственность
Взаимодействие неаллельных генов	Независимое проявление
Гемизиготность	Неполное доминирование
Ген	Неполное сцепление
Генотип	Нехромосомная ДНК
Гетерогаметный пол	Плазмиды бактерий
Гетерозиготность	Плейотропия
Гипотеза чистоты гамет	Полимерия
Гомогаметный пол	Полное доминирование
Гомозиготность	Полное сцепление
Группы сцепления	Правило единообразия
Дигибридное скрещивание	Правило независимого наследования
ДНК митохондрий	Правило расщепления
ДНК пластид	Рекомбинация
ДНК цитоплазмы	Фенотип
Карты хромосом	Х-хромосома
Количественные признаки	Y-хромосома
Комплементарность	Цитологические основы законов Менделя
Кроссинговер	Эпистаз

Проверьте себя

- Укажите, какие из перечисленных характеристик соответствуют биологическим явлениям — наследственности (1), наследованию (2), изменчивости (3):
 - конкретный способ передачи наследственной информации в поколениях;
 - изменение наследственной информации или проявления генов в фенотипе;
 - свойство организмов передавать особенности строения, функционирования и развития своему потомству;
 - способствует прекращению размножения организмов, после того как численность популяции превысит средний уровень;
 - обеспечивает вариации признаков в результате изменений генетической информации и влияния внешней среды;
 - обеспечивает сохранение сходства и различий организмов в поколениях.
- Укажите, какие из названных состояний гена соответствуют перечисленным диплоидным организмам (гомозиготе — 1, гемизиготе — 2, гетерозиготе — 3):
 - в гомологичных аутосомах находятся разные аллели данного гена;
 - в обоих X-хромосомах женского организма находятся одинаковые аллели данного гена;
 - аллель данного гена находится в X-хромосоме мужского организма;
 - в гомо-

- логичных аутосомах находятся одинаковые аллели данного гена; д) в обеих X-хромосомах женского организма находятся разные аллели данного гена.
3. Напишите генотипы родительских форм, при скрещивании которых получаются следующие виды расщеплений по фенотипу:
 - а) при моногибридном типе скрещивания — 3:1; 1:2:1; 1:1; б) при дигибридном типе скрещивания — 9:3:3:1; 1:1:1:1.
 4. Укажите, какие из перечисленных ниже утверждений, касающихся цитологических основ законов Менделя, неправильны:
 - а) во время мейоза гомологичные хромосомы и находящиеся в них аллельные гены попадают в разные гаметы; б) аллельные гены, отвечающие за анализируемые при скрещивании признаки, находятся в разных парах гомологичных хромосом; в) законы Менделя характерны для диплоидных организмов; г) несколько пар аллельных генов, отвечающих за анализируемые признаки, находятся в одной паре гомологичных хромосом;
 - д) количественные соотношения гибридов с определенным составом аллелей зависят от вероятности сочетания разных сортов гамет при оплодотворении; е) законы Менделя характерны для гаплоидных организмов.
 5. Соотнесите типы взаимодействия с аллельными (1) и неаллельными (2) генами:
 - а) комплементарность; б) полимерия; в) доминирование; г) доминантный эпистаз; д) кодоминирование; е) рецессивный эпистаз; ж) неполное доминирование.
 6. Передача каких генетических структур из поколения в поколение не связана с хромосомным наследованием?
 - а) ДНК митохондрий; б) ДНК аутосом; в) плазмиды бактерий; г) ДНК Y-хромосомы человека; д) ДНК нуклеоида бактерий; е) ДНК цитоплазмы эукариот; ж) ДНК X-хромосомы человека; з) ДНК хлоропластов.
 7. У крупного рогатого скота ген комолости (безрогости) доминирует над геном рогатости. Каких соотношений фенотипов можно ожидать в потомстве от следующих скрещиваний?
 - а) Рогатого быка с гомозиготными комолыми коровами; б) комолого быка с рогатой коровой, если известно, что в прошлом корова принесла от этого быка рогатого теленка; в) гетерозиготного комолого быка с гетерозиготными коровами.
 8. У собак черная шерсть доминирует над коричневой, а коротконогость — над нормальной длиной ног:
 - а) при скрещивании дигетерозигот было получено 480 щенят. Сколько среди них черных с нормальной длиной ног и коричневых с нормальной длиной ног? б) Черный кобель с короткими ногами предназначен для продажи, но покупатель требует доказать, что он не несет генов длинноногости и коричневого цвета шерсти. Как это можно сделать?
 9. При скрещивании Ночной красавицы с красными цветками и того же растения с белыми цветками получают растения с розовыми цветками (см. разд. 9.2). Определите соотношение фенотипических классов 160 растений, полученных при скрещивании двух сортов с розовыми цветками.
 10. У человека группы крови (AB0) определяются тремя аллелями одного гена (см. разд. 9.2). Родители имеют II и III группы крови. Какие группы крови можно ожидать у их детей?
 11. Пигментация кожи человека контролируется несколькими парами несцепленных генов, которые взаимодействуют по типу полимерии (см. разд. 9.4.2). Если пренебречь факторами среды и условно ограничиться лишь двумя парами генов, то наиболее крайние случаи — европейцы и африканские негры — будут иметь следующие генотипы: $a_1a_1a_2a_2$, $A_1A_1A_2A_2$; потомки первого поколения от смешанных браков — $A_1a_1A_2a_2$. Рассчитайте вероятность рождения белых детей и негров в браке дигетерозиготных мулатов.
 12. У дрозофилы ген серой окраски тела доминирует над геном черного цвета, ген длинных крыльев — над геном укороченных крыльев. Дигетерозиготных самок скрестили с самцами, имевшими черное тело и укороченные крылья. В потомстве оказалось серых с длинными крыльями особей 1419, черных с укороченными крыльями — 1398, черных с длинными крыльями — 286, серых с укороченными крыль-

ями — 289. Соответственно приведенным результатам скрещивания укажите, какое из приведенных ниже утверждений правильно:

- а) гены сцеплены: аллели серой окраски тела и укороченных крыльев находятся в одной хромосоме, а аллели черной окраски тела и длинных крыльев — в ее гомологе. Во время мейоза произошел кроссинговер; б) гены не сцеплены и находятся в разных парах гомологичных хромосом; в) гены сцеплены: аллели черной окраски тела и укороченных крыльев находятся в одной хромосоме, а аллели серой окраски тела и длинных крыльев — в ее гомологе. Во время мейоза произошел кроссинговер.
13. У дрозофилы ген красных глаз доминирует над геном белых глаз, а ген длинных крыльев — над геном укороченных крыльев. Дигетерозиготных самок скрестили с самцами, имевшими белые глаза и короткие крылья. В потомстве оказалось 511 мух с красными глазами и длинными крыльями, 499 — с красными глазами и укороченными крыльями, 504 — с белыми глазами и длинными крыльями, 509 — с белыми глазами и укороченными крыльями. Укажите правильное утверждение.
- а) гены сцеплены: аллели красной окраски глаз и длинных крыльев находятся в одной хромосоме, а аллели белой окраски глаз и коротких крыльев — в ее гомологе. Во время мейоза произошел кроссинговер. Расстояние между генами более 50 морганид; б) гены сцеплены: аллели красной окраски глаз и укороченных крыльев находятся в одной хромосоме, а аллели белой окраски глаз и длинных крыльев в ее гомологе. Во время мейоза произошел кроссинговер; в) гены не сцеплены: аллели, определяющие цвет глаз, находятся в одной паре гомологичных хромосом; аллели, отвечающие за длину крыльев, расположены в другой паре гомологичных хромосом.
14. У человека ген гемофилии сцеплен с X-хромосомой. Девушка, отец которой имел гемофилию, выходит замуж за здорового мужчину. Определите вероятность рождения в этой семье здоровых детей.

Глава 10

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) наследственная изменчивость, генетические комбинации, мутации;
 - б) генеративные и соматические мутации;
 - в) геномные, хромосомные и генные мутации;
 - г) ненаследственная изменчивость, норма реакции.
2. Объяснить причины возникновения новых сочетаний генов в генотипах потомков в процессе полового размножения.
3. Перечислить процессы, которые могут привести к геномным мутациям.
4. Объяснить механизмы образования хромосомных мутаций.
5. Описать механизмы возникновения генных мутаций и понимать значение мутационного процесса для эволюции и селекции.
6. Объяснить, почему воздействия среды могут повлиять на проявления признаков в фенотипе, и понимать, что обуславливает границы изменчивости признака.

Разнообразие организмов несомненно представляет собой наиболее характерную особенность живого мира. Благодаря разнообразию различные группы особей могут использовать разные элементы среды, что позволяет им расселиться практически повсеместно. Разнообразие также является основой эволюционных

изменений. Различия между видами и различия между особями внутри вида наблюдаются благодаря всеобщему свойству живого — изменчивости. Изменения фенотипа могут быть связаны с влиянием среды на экспрессию генов и с изменениями самого генетического материала. В зависимости от этого различают изменчивость ненаследственную и наследственную.

10.1. Наследственная изменчивость

Биологическая эволюция происходит благодаря изменениям наследственной информации и передаче этих изменений из поколения в поколение. В зависимости от характера варьирования генетического материала различают две формы наследственной, или генотипической, изменчивости: *комбинативную* и *мутационную*.

10.1.1. Комбинативная изменчивость

Комбинативная изменчивость связана с образованием у потомков новых сочетаний генов в генотипах, формирующихся в результате рекомбинации генов и рекомбинации хромосом в процессе полового размножения. Вспомните, что новые комбинации групп сцепления генов возникают вследствие независимого расхождения гомологичных хромосом в анафазе первого деления мейоза и их случайного сочетания при оплодотворении. Генетические рекомбинации могут быть также результатом кроссинговера. Таким образом, в процессе комбинативной изменчивости молекулярная структура генов не изменяется, однако новые сочетания аллелей в генотипах приводят к появлению организмов с новыми фенотипами.

10.1.2. Мутационная изменчивость

Наследственная передача генетического материала от родителей потомству — процесс консервативный, но эта консервативность не является абсолютной. Иногда происходят ошибки, в результате чего количество ДНК или последовательность оснований в ДНК дочерних клеток становятся иными. Эти изменения наследственного материала называют мутациями. Организм, приобретший новый признак или ряд признаков и тем самым изменивший свой фенотип в результате мутации, называют мутантом.

Мутации характеризуются рядом свойств: 1) возникают внезапно, скачкообразно, ненаправленно — мутировать может любая часть генетической информации, приводя к изменению самых

разнообразных признаков; 2) сходные мутации могут возникать неоднократно; 3) по проявлению в фенотипе могут быть доминантными и рецессивными, полезными, не затрагивающими жизнеспособность и плодовитость организма, и вредными; 4) передаются из поколения в поколение.

Изменения наследственного материала половых клеток называют генеративными мутациями, а клеток тела — соматическими. Последние могут наследоваться только при вегетативном размножении организмов. По характеру изменения генетического материала различают геномные, хромосомные и генные мутации.

Геномные мутации заключаются в изменении числа хромосом в кариотипе клеток организма. Различают два типа таких мутаций: *полиплоидию* и *гетероплоидию*.

Полиплоидия характеризуется увеличением числа геномов (гаплоидных наборов генов) и может выражаться в образовании триплоидных ($3n$), тетраплоидных ($4n$) и других форм. К полиплоидии могут привести следующие процессы: нарушения мейоза, вызывающие образование гамет с нередуцированным числом хромосом; слияние соматических клеток или их ядер; удвоение хромосом без последующего деления клеток. Полиплоидные формы растений широко распространены в природе и сельском хозяйстве. Полиплоидия всего организма у животных редка, так как она вызывает нарушение механизма хромосомного определения пола (см.рис.9.3), хотя часто встречаются полиплоидные клетки в некоторых дифференцированных тканях печени, нервной системы и других органов.

Гетероплоидия, или анеуплоидия, возникает вследствие изменения числа хромосом, не кратного гаплоидному набору. Причиной изменения числа отдельных хромосом является нерасхождение хромосом при гаметогенезе. В результате появляются гаметы, в которых некоторые хромосомы либо отсутствуют, либо представлены в двойном количестве. Особи, образующиеся из таких гамет, характеризуются измененным числом хромосом в кариотипе. Различают *моносомию* ($2n-1$), *трисомию* ($2n+1$) и *полисомию* по отдельным хромосомам.

Часто изменение числа хромосом обуславливает нарушение развития и летальность. Это, видимо, связано с тем, что геномные мутации значительно изменяют баланс генов и тем самым нарушают процесс индивидуального развития организма. Например, лишние X-хромосома или 21-я хромосома у человека вызывают тяжелые аномалии.

Хромосомные мутации, или перестройки, характеризуются изменениями положения участков хромосом. В такие перестройки могут быть вовлечены участки одной хромосомы или разных, негомологичных, хромосом.

Некоторые виды хромосомных мутаций

<u>A B C D E F</u> → <u>A B C D E</u>	Нехватка
<u>A B C D E F</u> → <u>A B C D E F F</u>	Удвоение
<u>A B C D E F</u> → <u>A B C F E D</u>	Поворот на 180°
<u>A B C D E F</u> <u>K L M N</u> → <u>A B C D</u> <u>K L M N E F</u>	Перемещение участка на негомологичную хромосому

Хромосомные перестройки возникают в результате образовавшихся при мутагенном воздействии разрывов хромосом, последующей утраты некоторых фрагментов и воссоединения частей хромосомы в ином порядке по сравнению с нормальной хромосомой. Эти довольно значительные нарушения наследственного материала, как правило, обнаруживаются при микроскопировании хромосом, что используют в диагностике наследственных заболеваний человека.

Генные, или точковые, мутации, как правило, затрагивают единичные гены и образуются наиболее часто. С ними связано большинство изменений морфологических, биохимических и физиологических признаков организма. Генные мутации возникают в результате замены одной или нескольких пар азотистых оснований в структуре ДНК на другие, выпадения или добавления пар оснований, что ведет к нарушению порядка считывания информации.

В итоге происходит изменение в транскрипции РНК и синтезе белков, что, в свою очередь, обуславливает появление новых или измененных признаков (см.рис. 9.1).

Некоторые виды точковых мутаций

Г Ц Г А Ц Ц Ц А Т Т Г Г ...	Исходная последовательность
Ц Г Ц Т Г Г Г Т А А Ц Ц ...	ДНК
Г Ц Г А Т Ц Ц А Т Т Г Г ...	Замена пары Ц-Г на Т-А
Ц Г Ц Т А Г Г Т А А Ц Ц ...	
Г Ц Г А Ц Ц Т Ц А Т Т Г Г ..	Вставка Т-А (обратите внимание
Ц Г Ц Т Г Г А Г Т А А Ц Ц ..	на сдвиг рамки считывания гене-
	тического кода)
Г Ц А Ц Ц Ц А Т Т Г Г ...	Выпадение Г-Ц
Ц Г Т Г Г Г Т А А Ц Ц ...	

Мутагенные факторы могут иметь двоякую природу: повреждение генетического материала вследствие ошибок в ходе репликации, репарации и рекомбинации ДНК, а также в

результате воздействия на клетки определенных факторов внешней среды. К ним относят ионизирующую радиацию, ультрафиолетовое излучение, многие химические вещества и др.

Однако несмотря на обилие мутагенных факторов и большое разнообразие вызываемых ими нарушений структуры наследственного материала, далеко не все изменения в ДНК реализуются в виде наследственных изменений, мутаций. Многие первичные повреждения ДНК могут репарироваться клетками как до репликации нуклеиновых кислот, так и после ее с помощью специальных ферментных систем. Наконец, сохранившиеся после всех репараций предмутационные повреждения ДНК, а также неточности восстановления первичной структуры ДНК в процессе репарации реализуются фенотипически в виде мутаций, если они не привели к нарушению жизненно важных свойств, или устраняются вместе с клеткой или организмом, если такие свойства оказались затронутыми.

В результате генных мутаций для многих генов характерно наличие не двух аллельных форм (доминантной и рецессивной), а целой серии мутаций — множественных аллелей (см. разд. 9.4.1). Способность мутировать — одно из свойств гена. Вероятность возникновения мутаций в природных условиях колеблется как в отношении отдельных генов, так и отдельных организмов. У фагов и бактерий частота мутаций отдельного гена варьирует от 10^{-9} до 10^{-8} в расчете на цикл размножения и клеточное деление. Для эукариот она выше и составляет 10^{-6} — 10^{-5} на одно поколение. По оценкам разных исследователей, число структурных генов в гаплоидном наборе человека составляет от 100 000 до 1 000 000. Тогда суммарная частота генных мутаций может колебаться от 1 до 10 на геном.

Большинство мутантов уступает исходному типу в приспособленности, они менее жизнеспособны и поэтому отсеиваются в процессе отбора. Для эволюции и селекции большое значение имеют довольно редкие особи с благоприятными и нейтральными изменениями. Эволюционное значение мутационного процесса связано прежде всего с тем, что он постоянно поддерживает высокую степень неоднородности природных популяций, являющуюся основой действия эволюционных факторов, прежде всего естественного отбора. Селекционер имеет возможность отбирать подходящих для его целей мутантов. При необходимости иметь достаточное число мутантных форм можно, воздействуя мутагенами, повышать частоту мутаций. Усилия человечества, напротив, должны быть направлены на сведение к минимуму неблагоприятных воздействий на свой генофонд, которые могут привести к мутациям. Следует учитывать, что каждая мутация, затрагивающая половые клетки, будет передаваться последующим поколениям.

10.2. Ненаследственная изменчивость

Ненаследственная, или модификационная, изменчивость представляет собой изменения фенотипа, вызванные влиянием окружающей среды. Генотип остается неизменным.

Индивидуальное развитие организма зависит от взаимодействия всех генов в процессе их *экспрессии*, т.е. от того, обеспечивают ли они образование тех или иных белков. Важную роль в развитии играют также *факторы среды*. Формирование признака осуществляется нормально только в том случае, если в клетках организма имеются все необходимые исходные вещества, ресурсы энергии, условия для протекания химических реакций и т.п. Каждый организм развивается и обитает в определенных внешних условиях окружающей среды, испытывая на себе колебания освещенности, температуры, влажности, количества и качества пищи, влияния взаимодействий с другими организмами.

Все эти факторы могут оказывать действие на фенотип организмов. Например, клетки клубней картофеля, помещенные в темный подвал, содержат пластиды, лишенные хлорофилла. На свету побеги зеленеют. Следовательно, синтез хлорофилла зависит не только от соответствующих генов, но и от внешнего фактора — освещенности. Под влиянием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, возникает загар — накопление в клетках кожи пигмента меланина.

Для разных групп признаков характерна большая или меньшая зависимость от внешних условий. У человека, например, формирование групповой принадлежности крови по системе АВ0 практически не зависит от условий среды, а целиком обусловлено сочетаниями генов в генотипе. Рост человека в значительной мере определяется генотипом, но подвержен и значительному влиянию среды. Степень развития мышц и масса тела очень сильно зависят от внешних условий (питание, степень физической нагрузки и т.п.). Границы изменчивости признака, возникающей под действием факторов среды, определяются его нормой реакции. Норму реакции обуславливают гены организма, а от среды зависит, какой вариант в пределах этой нормы реакции реализуется в данном случае (рис. 10.1).

Взаимосвязь между заключенной в генотипе организма наследственной информацией и развивающимся на ее основе фенотипом нельзя понимать однозначно (если есть ген, то обязательно должен развиваться признак). Различные формы взаимодействия генов в генотипе, а также влияние окружающей среды определяют степень выраженности и частоту проявления отдельных генов в фенотипе.

Для описания варьирующего проявления генов Н.В.Тимофеев-

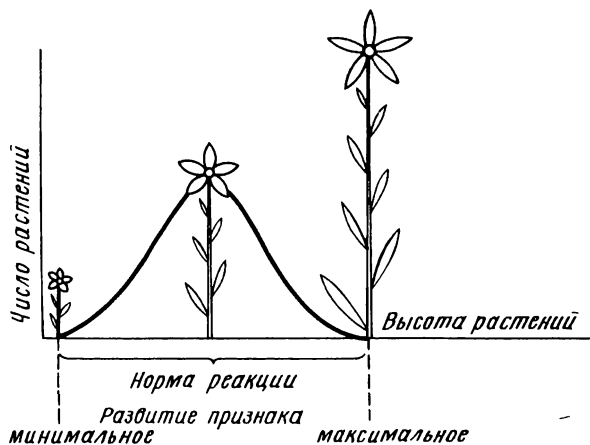


Рис. 10.1. Генетически обусловленная норма реакции определенного типа растений

Вариационная кривая модификаций отражает частоту встречаемости различных форм. На организм редко воздействует сразу много неблагоприятных факторов среды, поэтому чаще всего встречаются средние члены вариационного ряда, а индивидуумов с минимальным или максимальным развитием какого-либо признака бывает немного

вым-Ресовским были введены понятия экспрессивности и пенетрантности. **Экспрессивностью** называют степень проявления варьирующего признака. Экспрессивность обычно выражают количественно в зависимости от отклонения признака от исходного типа. **Пенетрантность** характеризует частоту проявления признака среди всех особей с одинаковым генотипом по изучаемому гену. Пенетрантность какого-либо гена может быть полной (100%), если данный признак отмечен у всех особей, и неполной (90%, 30% и т.д.), если он проявляется только у части популяции. Способность генотипа так или иначе проявляться в различных условиях среды отражает норму его реакции — способность реагировать на варьирующие условия развития. Здесь также имеет значение количество генов, отвечающих за развитие изучаемого признака и взаимодействие аллельных и неаллельных генов в генотипе.

Модификационные изменения традиционно противопоставляются мутациям. Отличительные черты модификационных изменений характеризуются следующими *главными особенностями*: кратковременностью (модификации не передаются следующему поколению и могут исчезать после прекращения действия вызвавшего их фактора); групповым характером изменений, охватывающих большинство особей в популяции (наиболее часто встречаются особи со средними значениями развития признака, и чем больше признак отклоняется от среднего значения, тем

меньше особей им обладают); соответствием изменений воздействиям среды, т.е. приспособительным характером.

Благодаря тому что большинство модификаций имеют приспособительное значение, они способствуют адаптации организма в изменяющихся условиях существования.

Ключевые слова и понятия

Вредные мутации	Норма реакции
Генные мутации	Пенетрантность
Геномные мутации	Полезные мутации
Гетероплоидия	Полиплоидия
Доминантные мутации	Полисомия
Комбинативная изменчивость	Рецессивные мутации
Моносомия	Трисомия
Мутационная изменчивость	Хромосомные мутации
Нейтральные мутации	Экспрессивность
Ненаследственная изменчивость	Экспрессия гена

Проверьте себя

1. Укажите, какие из перечисленных ниже утверждений, касающихся комбинативной изменчивости, неправильны:
а) новые фенотипы потомков возникают в результате образования у родителей гамет с нередуцированным числом хромосом; б) новые комбинации генов возникают у потомков вследствие независимого расхождения пар гомологичных хромосом в процессе мейоза при образовании половых клеток у родителей; в) генетические рекомбинации между гомологичными хромосомами являются результатом кроссинговера; г) причиной возникновения рекомбинантных хромосом является замена или выпадение пар азотистых оснований в молекулах ДНК; д) новые комбинации генов у потомков возникают при слиянии разных сортов гамет при оплодотворении.
2. Назовите для каждого из типов мутаций — гетероплоидия (1), хромосомные (2), генные (3), полиплоидия (4) — характерные особенности изменения генетической информации:
а) вставка пары азотистых оснований в ДНК; б) изменение числа гаплоидных наборов; в) изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору; г) изменения положения участков хромосом; д) изменения последовательности аминокислот; е) замена пары азотистых оснований в ДНК; ж) выпадение пары азотистых оснований в ДНК.
3. Можно считать, что не все изменения структуры молекул ДНК реализуются фенотипически в следующем поколении в виде мутаций, потому что:
а) измененная ДНК находится в половых клетках и мутация имеет доминантный характер; б) повреждения ДНК могут устраняться с помощью ферментов; в) доминантная мутация находится в соматических клетках организма, размножающегося половым путем; г) рецессивная мутация находится в половых клетках организма в популяции с большой численностью особей; д) мутация привела к нарушению жизненно важных свойств организма.
4. Из приведенных ниже особенностей изменчивости укажите черты, не характерные для модификаций:
а) изменения не передаются следующему поколению и могут исчезать после прекращения действия вызвавшего их фактора; б) изменения возникают внезапно, скачкообразно; в) возникшие изменения передаются из поколения в поколение; г) сходные изменения характерны для большинства особей популяции; д) возникшие изменения в фенотипе, как правило, соответствуют изменениям среды.

ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ МЕДИЦИНЫ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) генеалогический метод, аутосомное и сцепленное с полом наследование;
 - б) популяционный метод, закон Харди — Вайнберга;
 - в) близнецовый метод, однояйцевые и разнаяйцевые близнецы;
 - г) цитогенетический метод, набор хромосом человека, хромосомные болезни;
 - д) биохимический метод, выявление гомозиготных и гетерозиготных носителей мутантных генов;
 - е) медико-генетическое консультирование.
2. Описать отличительные черты аутосомного и сцепленного с полом наследования.
3. Объяснить, каким образом, используя закон Харди — Вайнберга, можно судить о частоте генов и генотипов в популяциях.
4. Представлять, какие возможности дают цитологические и биохимические исследования строения и функционирования генома человека.
5. Объяснить значение комплексного использования методов генетики человека с целью выявления, лечения и предупреждения наследственных заболеваний.

Человечество принадлежит к одному виду — *Homo sapiens* — Человек разумный. К человеку приложимы в полной мере все закономерности биологических процессов, осуществляющихся на разных уровнях организации живого. В то же время социальная эволюция человека накладывает отпечаток на проявление биологических и в том числе генетических закономерностей. Изучение генетики человека имеет большое значение для медицины, так как около 5% новорожденных появляются на свет с теми или иными генетически обусловленными отклонениями в развитии. В настоящее время уже известно около 2500 форм генетически обусловленных болезней человека.

11.1. Методы генетики человека

Обычные генетические методы — изучение потомства от строго контролируемых, направленных скрещиваний, получение мутаций при помощи воздействия мутагенными факторами — в генетике человека неприменимы. Кроме того, определенные трудности при изучении наследственности и изменчивости человека существуют в связи с малочисленным потомством в семьях, сменой поколений через 25 — 30 лет, большим числом (23 у женщин и 24 у мужчин)

групп сцепления генов. Однако в генетике человека разработаны и успешно используются своеобразные приемы исследования, которые в совокупности дают удовлетворительный результат.

11.1.1. Генеалогический метод

Генеалогический метод заключается в анализе родословных и позволяет определить тип наследования (доминантный, рецессивный, аутосомный или сцепленный с полом) признака, а также его моногенность или полигенность. На основе полученных сведений прогнозируют вероятность проявления изучаемого признака в потомстве, что имеет большое значение для предупреждения наследственных заболеваний. На рис 11.1 приведены условные обозначения, используемые при составлении родословных.

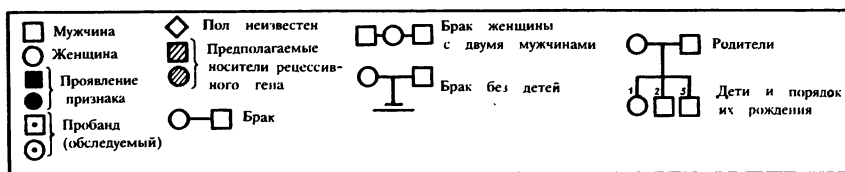


Рис. 11.1. Условные обозначения родословной

При аутосомном наследовании признак характеризуется равной вероятностью проявления у лиц обоих полов. Различают аутосомно-доминантное и аутосомно-рецессивное наследование.

При аутосомно-доминантном наследовании доминантный аллель реализуется в признак как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии. При наличии хотя бы у одного родителя доминантного признака последний с разной вероятностью проявляется во всех последующих поколениях (рис.11.2). Однако для доминантных мутаций характерна низкая пенетрантность. В ряде случаев это создает определенные трудности для определения типа наследования.

При аутосомно-рецессивном наследовании рецессивный аллель реализуется в признак в гомозиготном состоянии. Рецессивные заболевания у детей встречаются чаще при браках между фенотипически нормальными гетерозиготными родителями. У гетерозиготных родителей ($Aa \times Aa$) вероятность рождения больных детей (aa) составит 25%, такой же процент (25%) будут здоровы (AA), остальные 50% (Aa) будут также здоровы, но окажутся гетерозиготными носителями рецессивного аллеля. В родословной при аутосомно-рецессивном наследовании заболевание может проявляться через одно или несколько поколений (рис.

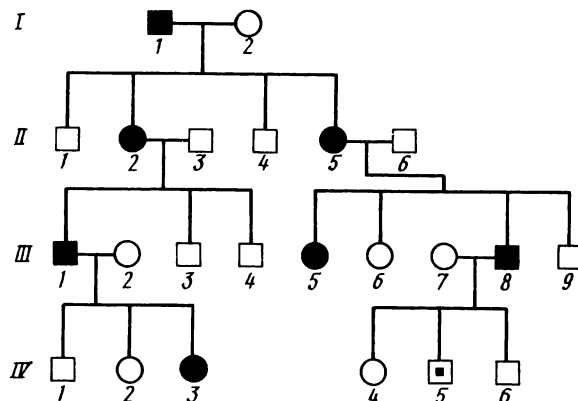


Рис. 11.2. Аутосомно-доминантный тип наследования:
I-IV — число поколений

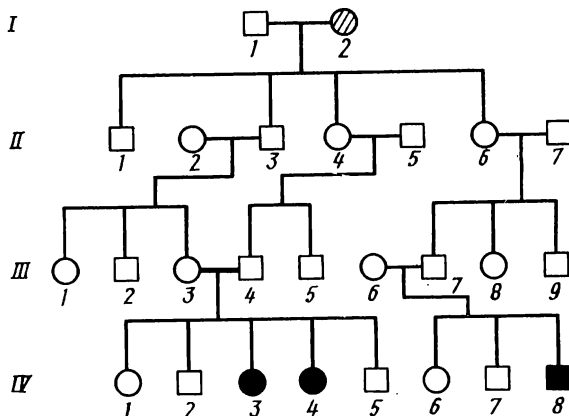


Рис. 11.3. Аутосомно-рецессивный тип наследования

11.3). Интересно отметить, что частота появления рецессивного потомства значительно повышается при близкородственных браках, так как концентрация гетерозиготного носительства у родственников значительно превышает таковую в общей массе населения.

Сцепленное с полом наследование характеризуется, как правило, неравной частотой встречаемости признака у индивидуумов разного пола и зависит от локализации соответствующего гена в X- или Y-хромосоме. Напомним (см. разд. 9.5), что в X- и Y-хромосомах человека имеются гомологичные участки, содержащие парные гены (рис. 11.4). Гены, локализованные в гомо-

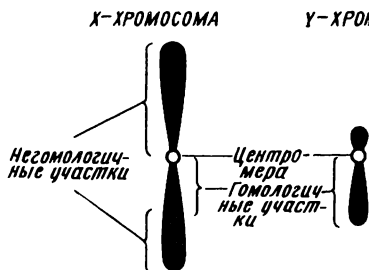


Рис. 11.4. X- и Y-хромосомы

логичных участках, наследуются так же, как и любые другие гены, расположенные в аутосомах. По-видимому, негомологичные гены имеют-ся и в Y-хромосоме. Они передаются от отца к сыну и проявляются только у муж-чин (голандрический тип на-следования).

У человека в Y-хромосоме находится ген, обуславлива-ющий дифференцировку по-

ла. В X-хромосоме имеется два негомологичных участка, содер-жащих около 150 генов, которым нет аллельных в Y-хромосоме. Поэтому вероятность проявления рецессивного аллеля у мальчиков более высока, чем у девочек. По генам, локализованным в половых хромосомах, женщина может быть гомозиготной или гетерозигот-ной. Мужчина, имеющий только одну X-хромосому, будет гемизиготным по генам, которым нет аллелей в Y-хромосоме.

Т а б л и ц а 11.1. Типы наследования некоторых признаков

Аутосомный		Сцепленный с X-хромосомой		Сцепленный с Y-хромосомой
рецессивный	доминантный	рецессивный	доминантный	
Глаза		Зрение		Ген, определяющий развитие пола
голубые или серые	карие	дальтонизм	нормальное цветовое	
Волосы		Свертываемость крови		
прямые, рыжие	курчавые, нерыжие	гемофилия	нормальная	
Пальцы				
нормальное число	полидактилия (лишние пальцы)			
нормальная длина пальцев	брахидактилия (короткопалость)			
Пигмент				
альбинизм	нормальный синтез			
Рост				
нормальный	карликовость			
Резус-фактор				
отсутствие	наличие			

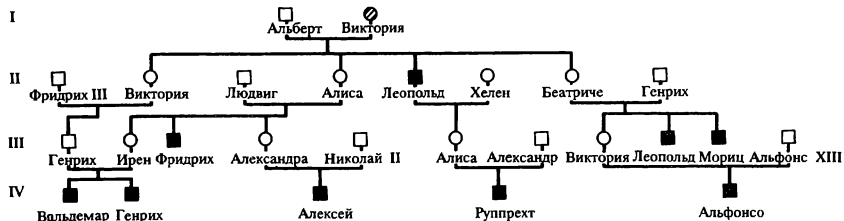


Рис. 11.5. Родословная с X-сцепленной рецессивной гемофилией А в европейских королевских домах

Наследование, сцепленное с X-хромосомой, может быть доминантным и рецессивным (чаще рецессивным). Рассмотрим X-сцепленное рецессивное наследование на примере такого заболевания человека, как гемофилия (нарушение свертывания крови). Известный всему миру пример: носитель гемофилии королева Виктория была гетерозиготной и передала мутантный ген сыну Леопольду и двум дочерям. Эта болезнь проникла в ряд королевских домов Европы и попала в Россию (рис. 11.5).

11.1.2. Популяционный метод

Методы генетики популяций широко применяют в исследованиях человека. Внутрисемейный анализ заболеваемости неотделим от изучения наследственной патологии как в отдельных странах, так и в относительно изолированных группах населения. Изучение частоты генов и генотипов в популяциях составляет предмет популяционно-генетического исследования. Это дает информацию о степени гетерозиготности и полиморфизма человеческих популяций, выявляет различия частот аллелей между разными популяциями.

Считают, что закон Харди — Вайнберга свидетельствует о том, что наследование как таковое не меняет частоты аллелей в популяции. Этот закон вполне пригоден для анализа крупных популяций, где идет свободное скрещивание. Сумма частот аллелей одного гена, согласно формуле Харди — Вайнберга $p + q = 1$, в генофонде популяции является величиной постоянной. Сумма частот генотипов аллелей данного гена $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ также величина постоянная. При полном доминировании, установив в данной популяции число рецессивных гомозигот (q^2 — число гомозиготных особей по рецессивному гену с генотипом aa), достаточно извлечь квадратный корень из полученной величины, и мы найдем частоту рецессивного аллеля a . Частота доминантного аллеля A составит $p = 1 - q$. Вычислив таким образом частоты аллелей a и A , можно определить частоты соответствующих генотипов в популяции ($p^2 = AA$; $2pq = Aa$). Например, по данным ряда ученых, частота

альбинизма (наследуется как аутосомный рецессивный признак) составляет $1:20\ 000$ (q^2). Следовательно, частота аллеля a в генофонде будет $q = \sqrt{1/20\ 000} = 1/141$ и тогда частота аллеля A будет $p = 1 - q$. $p = 1 - 1/141 = 140/141$. В этом случае частота гетерозиготных носителей гена альбинизма ($2pq$) составит $2(140/141) \cdot (1/141) = 1/70$, или 1,4%.

Статистический анализ распространения отдельных наследственных признаков (генов) в популяциях людей в разных странах позволяет определить адаптивную ценность конкретных генотипов. Однажды возникнув, мутации могут передаваться потомству на протяжении многих поколений. Это приводит к полиморфизму (генетической неоднородности) человеческих популяций. Среди населения Земли практически невозможно (за исключением однояйцевых близнецов) найти генетически одинаковых людей. В гетерозиготном состоянии в популяциях находится значительное количество рецессивных аллелей (генетический груз), обуславливающих развитие различных наследственных заболеваний. Частота их возникновения зависит от концентрации рецессивного гена в популяции и значительно повышается при заключении близкородственных браков.

11.1.3. Близнецовый метод

Этот метод используют в генетике человека для выяснения степени наследственной обусловленности исследуемых признаков. Близнецы могут быть однояйцевыми (образуются на ранних стадиях дробления зиготы, когда из двух или реже из большего числа бластомеров развиваются полноценные организмы). Однояйцевые близнецы генетически идентичны. Когда созревают и затем оплодотворяются разными сперматозоидами две или реже большее число яйцеклеток, развиваются разнаяйцевые близнецы. Разнаяйцевые близнецы сходны между собой не более чем братья и сестры, рожденные в разное время. Частота появления близнецов у людей составляет около 1% ($1/3$ однояйцевых, $2/3$ разнаяйцевых); подавляющее большинство близнецов является двойнями.

Так как наследственный материал однояйцевых близнецов одинаков, то различия, которые возникают у них, зависят от влияния среды на экспрессию генов. Сравнение частоты сходства по ряду признаков пар одно- и разнаяйцевых близнецов позволяет оценить значение наследственных и средовых факторов в развитии фенотипа человека.

11.1.4. Цитогенетический метод

Цитогенетический метод используют для изучения нормального кариотипа человека, а также при диагностике наследственных заболеваний, связанных с геномными и хромосомными мутациями.

Кроме того, этот метод применяют при исследовании мутагенного действия различных химических веществ, пестицидов, инсектицидов, лекарственных препаратов и др.

В период деления клеток на стадии метафазы хромосомы имеют более четкую структуру и доступны для изучения. Диплоидный набор человека (см.рис.9.2) состоит из 46 хромосом: 22 пар аутомосом и одной пары половых хромосом (XX — у женщин, XY — у мужчин). Обычно исследуют лейкоциты периферической крови человека, которые помещают в специальную питательную среду, где они делятся. Затем готовят препараты и анализируют число и строение хромосом. Разработка специальных методов окраски значительно упростила распознавание всех хромосом человека, а в совокупности с генеалогическим методом и методами клеточной и генной инженерии дала возможность соотносить гены с конкретными участками хромосом. Комплексное применение этих методов лежит в основе составления карт хромосом человека.

Цитологический контроль необходим для диагностики хромосомных болезней, связанных с анеупloidией и хромосомными мутациями. Наиболее часто встречаются болезнь Дауна (трисомия по 21-й хромосоме), синдром Клайнфельтера (47 XXY), синдром Шершевского — Тернера (45 XO) и др. Потеря участка одной из гомологичных хромосом 21-й пары приводит к заболеванию крови — хроническому миелолейкозу.

При цитологических исследованиях интерфазных ядер соматических клеток можно обнаружить так называемое *тельце Барра*, или *половой хроматин* (рис.11.6). Оказалось, что половой хроматин в норме есть у женщин и отсутствует у мужчин. Он представляет собой результат гетерохроматизации одной из двух X-хромосом у женщин (см.разд.9.6). Зная эту особенность, можно идентифицировать половую принадлежность и выявлять аномальное количество X-хромосом.

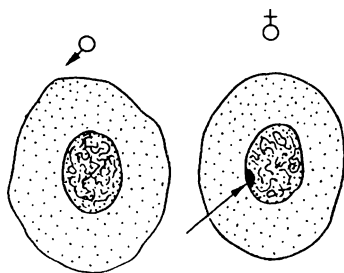


Рис. 11.6. Половой хроматин в ядре эпителиальной клетки слизистой оболочки рта (указан стрелкой)

Выявление многих наследственных заболеваний возможно еще до рождения ребенка. Метод *пренатальной диагностики* заключается в получении околоплодной жидкости, где находятся клетки плода, и в последующем биохимическом и цитологическом определении возможных наследственных аномалий. Это позволяет поставить диагноз на ранних сроках беременности и принять решение о ее продолжении или прерывании.

11.1.5. Биохимический метод

Наследственные заболевания, которые обусловлены генными мутациями, изменяющими структуру или скорость синтеза белков, обычно сопровождаются нарушением углеводного, белкового, липидного и других типов обмена веществ. Наследственные дефекты обмена можно диагностировать посредством определения структуры измененного белка или его количества, выявления дефектных ферментов или обнаружения промежуточных продуктов обмена веществ во внеклеточных жидкостях организма (крови, моче, поте и т.д.). Например, анализ аминокислотных последовательностей мутационно измененных белковых цепей гемоглобина позволил выявить несколько наследственных дефектов, лежащих в основе ряда заболеваний, — гемоглобинозов. Так, при серповидно-клеточной анемии у человека аномальный гемоглобин вследствие мутации отличается от нормального заменой только одной аминокислоты (глутаминовой кислоты на валин).

В практике здравоохранения кроме выявления гомозиготных носителей мутантных генов существуют методы выявления гетерозиготных носителей некоторых рецессивных генов, что особенно важно при медико-генетическом консультировании. Так, у фенотипически нормальных гетерозигот по фенилкетонурии (рецессивный мутантный ген; у гомозигот нарушается обмен аминокислоты фенилаланина, что приводит к умственной отсталости) после приема фенилаланина обнаруживается повышенное его содержание в крови. При гемофилии гетерозиготное носительство мутантного гена может быть установлено с помощью определения активности фермента, измененного в результате мутации.

11.2. Медико-генетическое консультирование

Главные задачи медико-генетического консультирования заключаются в прогнозировании вероятности появления детей с той или иной наследственной аномалией. Детальное знакомство с родословными людей, применение разнообразных методов исследования позволяют врачу-генетику оценить степень риска рождения больного потомства. Рекомендации, даваемые в медико-генетических консультациях о разумности заключения данного брака, рождения детей, прерывания беременности, направлены на то, чтобы консультируемые лица могли их учитывать и добровольно принимать соответствующее решение.

Врачи не рекомендуют браки между близкими родственниками и между носителями наследственных болезней. В медико-генетические консультации супруги обычно обращаются уже после рождения у них детей с теми ли иными аномалиями и стремятся

выяснить возможность появления наследственных дефектов у последующих детей. В некоторых случаях имеется возможность прогноза вероятности рождения второго здорового ребенка.

В ряде случаев медико-генетическое консультирование может выявить наличие таких наследственных болезней, развитие которых в значительной мере зависит от неблагоприятных воздействий среды. Тогда своевременное проведение профилактических мероприятий может предотвратить их фенотипическое развитие. Так, при генетической предрасположенности к ожирению рациональное питание, режим труда и отдыха предотвращают или значительно снижают возникновение такой патологии.

В распоряжении врачей имеется весь арсенал рассмотренных выше методов генетики человека и ряд других методов, что позволяет не только лучше понять природу наследственных заболеваний, характер их наследования, но и прогнозировать степень риска рождения больных потомков, а также быстро диагностировать и лечить больных. Раннее выявление фенилкетонурии и назначение диеты с ограниченным количеством фенилаланина предотвращает возникновение повреждений в центральной нервной системе и появление наиболее тяжелых симптомов этого заболевания.

Ключевые слова и понятия

Аутосомно-доминантное наследование	Наследственные дефекты обмена
Аутосомно-рецессивное наследование	Однородные и разнородные близнецы
Биохимический метод	Полиморфизм популяций
Близнецовый метод	Половой хроматин
Генеалогический метод	Популяционный метод
Генетический груз	Сцепленное с полом наследование
Закон Харди — Вайнберга	X-сцепленное наследование
Кариотип человека	Y-сцепленное наследование
Медико-генетическое консультирование	Цитогенетический метод

Проверьте себя

1. Укажите для каждого метода генетики человека (близнецовый — 1, популяционный — 2, биохимический — 3, генеалогический — 4, цитогенетический — 5) исследуемые им объекты и явления:
 - а) кариотип человека; б) промежуточные продукты обмена веществ; в) клетки крови; г) продуктивность биомассы; д) вероятность проявления признака в потомстве; е) степень наследственной обусловленности признака; ж) геномные и хромосомные мутации; з) статистический анализ частоты генов и генотипов в популяциях; и) тип наследования признака; к) околоплодная жидкость.
2. Какие из перечисленных ниже утверждений, касающихся медико-генетического консультирования, неверны?
 - а) Врачи имеют возможность прогнозировать вероятность рождения второго здорового ребенка, если первый был с наследственным заболеванием; б) рекомендации медико-генетических консультаций являются обязательными и не требуют добровольного согласия супругов; в) врачи не рекомендуют браки между носителями

- наследственных заболеваний; г) проведение профилактических мероприятий может предотвратить или значительно ослабить фенотипическое развитие некоторых наследственных заболеваний; д) близкородственные браки не влияют на частоту наследственных заболеваний.
3. Человек с генотипом АА или Аа имеет черные волосы, а с генотипом аа — светлые. Как называется такое взаимодействие генов?
 4. Отсутствие малых коренных зубов наследуется как доминантный аутосомный признак. Определите вероятность рождения детей с этим признаком в семье, где один из супругов не имеет этой аномалии, а другой гетерозиготен по этому гену.
 5. У человека близорукость доминирует над нормальным зрением, карие глаза — над голубыми. Отец и мать гетерозиготны по этим признакам. Определите вероятность рождения голубоглазых детей с нормальным зрением и голубоглазых с близорукостью.
 6. Расскажите о фенилкетонурии и решите следующие задачи:
 - а) в семье, где оба родителя здоровы, а ребенок родился с фенилкетонурией, определите генотипы родителей; б) какова вероятность рождения детей с этим заболеванием в семье, где один из супругов здоров, а другому при рождении был поставлен диагноз фенилкетонурии?
 7. Вспомните наследование групп крови по системе АВ0 (см. табл. 9.2). Какое решение должен вынести суд при разбирательстве дела о взыскании алиментов, если женщина, подавшая исковое заявление, имеет II группу крови, указанный ею отец ребенка — IV, а ее сын — II?
 8. Вспомните тип наследования дальтонизма (см. табл. 11.1) и попытайтесь найти правильное утверждение:
 - а) в семье, где все сыновья дальтоники, а дочери здоровы, отец страдает дальтонизмом, а мать гетерозиготна по этому гену; б) если отец дальтоник, а мать гомозиготна по гену нормального цветоощущения, то мальчики и девочки в этой семье здоровы, но половина сыновей являются носителями рецессивного гена дальтонизма; в) мать здорова, отец здоров, однако в семье половина дочерей и половина сыновей страдают дальтонизмом; г) в семье, где мать гетерозиготна по гену дальтонизма, а отец здоров, все дочери здоровы, однако половина сыновей страдает этим заболеванием.

Глава 12

ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) отбор массовый и индивидуальный;
 - б) внутривидовая и межвидовая гибридизация;
 - в) инбридинг, чистые линии, аутбридинг, гетерозис;
 - г) мутагенез, закон гомологических рядов в наследственной изменчивости;
 - д) полиплоидия, межвидовые гибриды;
 - е) клеточная и генная инженерия, биотехнология.
2. Объяснить, почему эффективность отбора зависит от наследственного разнообразия исходного материала. Знать пути увеличения разнообразия материала для селекции.
3. Представлять, какие методы селекции обеспечивают возможность создания организмов с новыми, в том числе не встречавшимися в природе, комбинациями наследственных свойств.
4. Рассказать о нескольких способах получения необходимых человеку веществ с использованием биотехнологических методов.
5. Охарактеризовать особенности селекционной работы с растениями, животными и микроорганизмами.

Селекция разрабатывает методы создания новых сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с необходимыми человеку признаками. Теоретической базой этой науки является генетика. Селекция опирается также на достижения молекулярной биологии, биохимии и других наук о растениях, животных и микроорганизмах. В последние годы селекция обогатилась результатами геной и клеточной инженерии, биотехнологии.

Породы животных, сорта растений, штаммы микроорганизмов представляют собой совокупности особей, созданных человеком с помощью методов селекции, и характеризуются определенными наследственными особенностями, морфологическими и физиологическими хозяйственно ценными качествами. Поскольку свойства живых организмов обусловлены их нормой реакции на основе определенной генетической информации и подвержены модификационной и наследственной изменчивости, развитие селекции основано на закономерностях генетики.

12.1. Методы селекции

Основные методы селекции включают *отбор, гибридизацию, полиплоидию, мутагенез*. За последние 10 — 15 лет были созданы принципиально новые методы экспериментальной биологии — *клеточная и геновая инженерия*. Это направление легло в основу новой области прикладной биологии — биотехнологии.

12.1.1. Отбор и гибридизация

Чарльз Дарвин выделил три формы **отбора**, имеющие место у культурных растений и домашних животных: *бессознательный, методический и естественный*.

В процессе **естественного отбора** в природе возникли те виды животных и растений, которые затем были подвергнуты человеком одомашниванию. Действие естественного отбора продолжается и после одомашнивания, вызывая изменения, связанные с приспособлением к условиям, которые созданы человеком.

В основе появления селекции как науки находится созданная трудами Ч. Дарвина концепция **искусственного отбора**. Искусственный отбор на ранних этапах социальной эволюции человека носил характер **бессознательного отбора** и выражался в сохранении на племя лучших представителей и уничтожении (употреблении в пищу) худших без сознательного намерения вывести более совершенную породу или сорт. **Методический отбор** характеризуется прежде всего тем, что в отличие от бессознательного человек осознанно и систематически стремится к выведению сорта или породы с желаемыми качествами.

Известны два вида искусственного отбора: массовый и индивидуальный. При массовом отборе от особей данной популяции, в наибольшей степени обладающих желательными качествами, получают потомство. Сорт, полученный этим способом, генетически неоднороден, и отбор время от времени повторяют. При индивидуальном отборе от каждой особи получают отдельное потомство и при последующих самоопылении у растений или близкородственных скрещиваниях у животных выводят чистые линии. Чистые линии — группы генетически однородных (гомозиготных) организмов — представляют ценный исходный материал для селекции.

Отбор тем эффективнее, чем разнообразнее в наследственном отношении исходный материал. Одним из путей увеличения разнообразия материала для селекции является гибридизация. Различают *внутривидовую* и *межвидовую (отдаленную)* гибридизацию, в ходе которых создаются генотипы, новые по составу генов.

Основу *внутривидовой* гибридизации составляют направленное скрещивание особей с интересующими селекционера свойствами и последующий отбор потомков с максимальным проявлением этих свойств. При близкородственном размножении — *инбридинге* (у растений — самоопылении) — повышается степень гомозиготности организмов. С увеличением степени гомозиготности начинается проявление действия многих вредных рецессивных аллелей, находившихся до инбридинга в гетерозиготном состоянии и не проявлявшихся в фенотипе в связи с присутствием доминантных аллелей. Многократный инбридинг приводит к резкому ослаблению или вырождению потомков. Изучение генетики чистых линий позволило разработать методы их использования в селекции.

При скрещивании особей разных линий — *аутбридинге* (скрещивании неродственных особей) — удается получить гетерозисные гибриды, превосходящие по своей мощности не только родительские линии, но и исходные формы, из которых эти линии были получены. Гетерозис заключается в повышенной мощности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами. Основной причиной эффекта гетерозиса является отсутствие проявления вредных рецессивных аллелей в гетерозиготном состоянии.

Отдаленная гибридизация заключается в скрещивании разных видов. Ее используют как селекционный метод, позволяющий объединить в гибриде ценные хозяйственные признаки родительских форм. В силу генетических, морфологических, физиологических и иных различий организмов разных видов отдаленная гибридизация, как правило, осуществляется с большим трудом и требует применения специальных методов преодоления нескрещиваемости. Межвидовые гибриды часто оказываются бес-

плодными вследствие нарушения процессов гаметогенеза. Вместе с тем межвидовая гибридизация может привести к возникновению форм, сочетающих в себе ценные свойства разных видов.

12.1.2. Мутагенез и полиплоидия

В естественных условиях частота мутирования генов сравнительно невелика. Индуцированный (искусственно вызванный) мутагенез открывает широкие возможности создания ценного исходного материала для селекции, повышения частоты возникновения наследственных изменений признаков и спектра их наследственной изменчивости. Повышения количества мутаций достигают воздействием на организм различными мутагенами (ультрафиолетовые лучи, ионизирующее излучение, некоторые химические вещества). Мутации в целом не носят направленного характера, селекционер отбирает и культивирует организмы с интересующими его признаками.

Значительное место в селекции растений отводят получению полиплоидных форм, так как они характеризуются большей урожайностью. В основе возникновения полиплоидии лежат три причины: удвоение хромосом в неделящихся клетках; слияние соматических клеток или их ядер; нарушение процесса мейоза, приводящее к образованию гамет с нередуцированным числом хромосом. Искусственно полиплоидию можно вызвать путем обработки семян или проростков растений, яйцеклеток или эмбрионов животных *колхицином*.

Колхицин разрушает нити митотического веретена и тем самым препятствует расхождению гомологичных хромосом в процессе мейоза. Полиплоиды могут также образовываться от скрещивания организмов, принадлежащих к разным видам. Так, отечественным генетиком Г.Д. Карпеченко был выведен плодовой гибрид капусты и редьки. Число хромосом у этих растений одинаково ($2n = 18$). Однако они принадлежат к разным родам и межвидовой гибрид был бесплодным, так как родительские хромосомы негомологичны друг другу, не конъюгируют при мейозе и затем нормально не расходятся в гаметы. При искусственном удвоении хромосомного набора гибрида ($2n = 36$; по 18 от каждого исходного вида) плодовитость восстанавливалась.

12.1.3. Клеточная и генная инженерия

Работа по изменению генотипа растений или животных с помощью скрещивания ограничена пределами либо вида, либо близких в видовом отношении организмов. Напротив, методы клеточной и генной инженерии стирают межвидовые барьеры, обеспечивая возможность создавать организмы с новыми, в том

числе и не встречающимися в природе, комбинациями наследственных свойств.

Методы клеточной инженерии позволяют гибридизировать соматические клетки, культивируемые на искусственных средах вне организма, не только между собой, но и с клетками животных другого вида. Например, гибридизируют клетки человека и мыши. Для изучения закономерностей функционирования дифференцированных клеток пересекают ядра из соматических клеток в яйцеклетки с предварительно удаленными ядрами. Образуют также гибриды между раковыми и нормальными клетками. Удаётся не только слияние соматических клеток, но и реконструкция целых клеток из их отдельных частей. Можно, обрабатывая клетки специальными веществами, получать свободные ядра и цитоплазму. Свободные ядра и цитоплазма поддаются перекомбинированию, так что получают реконструированные клетки.

Методы клеточной инженерии используют в генетике растений. Так, широко применяют методику слияния протопластов (клеток, лишенных своих оболочек при ферментативной обработке). Этот способ гибридизации позволяет преодолеть не только межвидовые, но и межродовые препятствия нескрещиваемости. Однако такая гибридизация имеет смысл, если она приводит к развитию полноценного организма. В 1978 г. на основе этой техники был получен гибрид картофеля и томата, но само растение так и осталось в лабораториях ввиду своей стерильности.

В культуре тканей возможно получение растений из зерен пыльцы и яйцеклеток, что позволяет получить гаплоидные особи. Такие растения не могут образовывать гаметы, однако обработка колхицином дает диплоидные плодовые формы. Приведенный метод позволяет получить чистые линии всего за несколько месяцев вместо нескольких лет при инбридинге.

Метод вегетативного размножения в пробирке (*in vitro*) позволяет бесконечно размножать одно растение из кусочков его стебля, почки и т.д. Этот метод применим для овощных культур, плодовых деревьев, декоративных растений и т.д.

Приведенные примеры реконструкции и искусственного культивирования клеток далеко не исчерпывают всех возможностей клеточной инженерии, однако они демонстрируют открывающиеся перспективы как для изучения биологии клетки, так и для разработки новых биотехнологических методов, имеющих значение для народного хозяйства и медицины.

Генная инженерия — совокупность методов манипулирования нуклеиновыми кислотами *in vitro*. Задача этих методов состоит в получении индивидуальных генов или генетических структур и введении их в новое генетическое окружение с целью создания организма с новыми, заранее predetermined признаками. Основные этапы создания генетически измененных организмов следующие: получение гена, кодирующего интересующий признак;

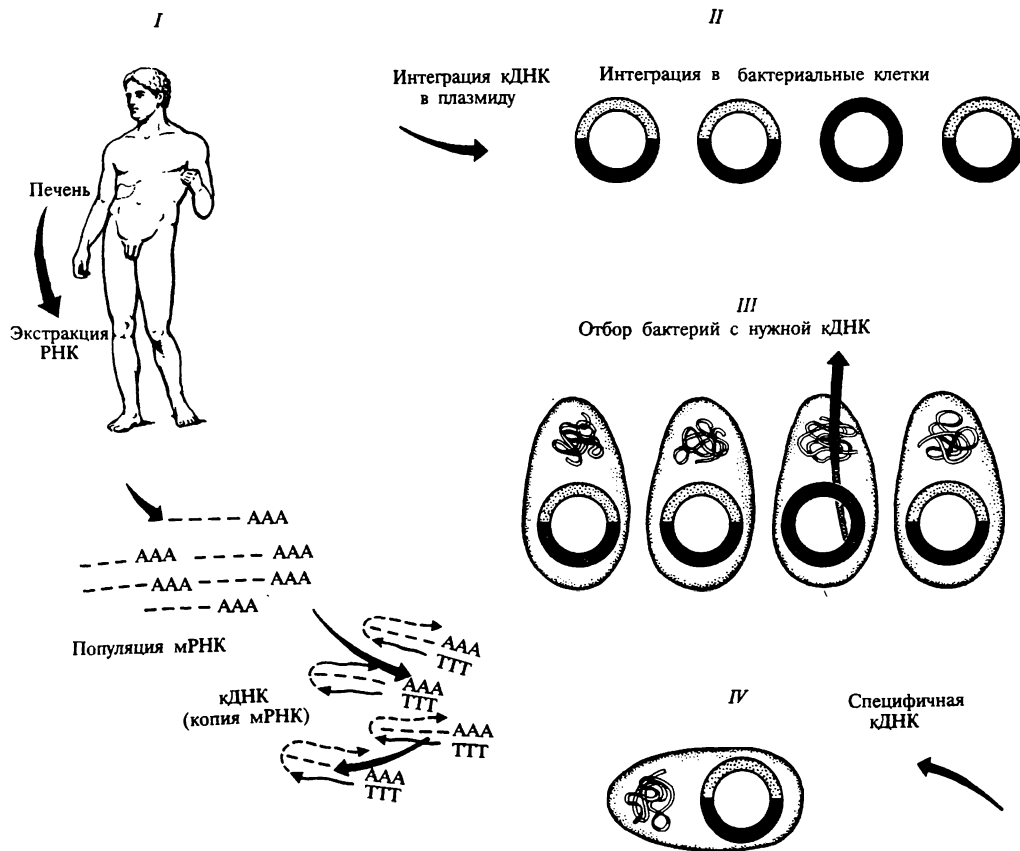


Рис. 12.1. Основные этапы создания генетически измененных организмов:

I — получение гена, кодирующего исследуемый признак: обычно вначале выделяют мРНК из какого-либо органа, затем мРНК копируется в кДНК ферментом;

II — введение вектора с исследуемым геном в клетку-реципиент; кДНК встраивается в соответствующий вектор, обычно в плазмиду. Затем рекомбинантные плазмиды вводят в клетки бактерий;

III, IV — популяцию трансформированных бактерий сортируют и выделяют клон с нужной кДНК, после чего возможно практическое использование для продуцирования белка;

в плазмиде кДНК показана светлым, ДНК — темным

его объединение с вектором (молекулой ДНК, способной к репликации в клетке-реципиенте); введение вектора с интересующим геном в клетку-реципиент и создание условий для наследования и экспрессии гена; отбор клеток, получивших дополнительный генетический признак, и практическое их использование (рис. 12.1).

В настоящее время представляется возможным выделить следующие задачи, стоящие перед генной инженерией:

1. Создание новых форм организмов, полезных человеку. Методами генной инженерии осуществлен синтез биологически активных веществ и препаратов в трансформированных клетках бактерий и низших эукариот. Такими веществами могут быть гормоны, ферменты, интерферон, иммуноглобулины, вакцины и т.п. Первые результаты в этом направлении уже получены (инсулин, гормон роста, интерферон и др.).

2. Культивирование генов больных и здоровых людей в клетках других организмов с целью изучения молекулярных основ наследственных заболеваний человека и разработки новых методов их лечения. В будущем, видимо, речь может идти прежде всего об исправлении повреждений отдельных генов. В настоящее время это направление еще не получило должного развития в силу больших методических трудностей.

12.2. Селекция растений

Успех селекционной работы в определенной степени зависит от генетического разнообразия исходной группы организмов. Многолетнее изучение наследственной изменчивости растений дикой и культурной фауны пяти континентов позволило Н.И.Вавилову сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, согласно которому близкие по эволюционному происхождению роды и виды растений имеют сходные ряды наследственной изменчивости. Более поздними исследованиями закон гомологических рядов был подтвержден у животных и микроорганизмов. Так, черная окраска семян встречается у многих злаковых; у животных также наблюдаются сходные мутации: у млекопитающих — альбинизм, отсутствие волосяного покрова, гемофилия и т.п. Это позволяет при знании ряда вариантов признаков в пределах одного вида предвидеть наличие аналогичных вариантов у представителей родственных видов и родов.

Вторым важным вкладом Н.И. Вавилова в учение об исходном материале для селекции являются сформулированные им представления о центрах происхождения культурных растений. 1) Южно-азиатский тропический центр — родина риса, сахарного тростника, многих плодовых и овощных культур; 2) Восточно-азиатский — родина сои, проса, гречихи, множества плодовых и

овощных культур; 3) Юго-западно-азиатский — родина пшеницы, ржи, бобовых культур, льна, конопли, винограда, плодовых; 4) Средиземноморский — родина маслин, многих кормовых растений (клевер, чечевица, сахарная свекла), многих овощных (капуста) культур; 5) Абиссинский — родина сорго, твердой пшеницы, ячменя, одного из видов бананов; 6) Центрально-американский — родина кукурузы, длинноволокнистого хлопчатника, какао, ряда тыквенных, фасоли, табака; 7) Южно-американский — родина картофеля, ананаса, ряда лекарственных растений (хинное дерево, кокаиновый куст). Именно эти районы стали впоследствии источником ценного исходного материала для селекции новых сортов растений.

Большой вклад в селекцию плодовых растений внес ученый-селекционер И.В. Мичурин. В основе его работ лежит сочетание гибридизации, в том числе и отдаленной, отбора и воздействия условиями среды на развивающиеся гибриды. Важное место в селекционной работе Мичурина занимало управление доминированием. В конкретных условиях среды у гибридов преимущественно доминируют те признаки, которые получают наиболее благоприятные условия для своего развития. Если один из родительских сортов был морозостойким, а другой обладал хорошими вкусовыми качествами плодов, то развития этих качеств в гибриде И.В.Мичурин достигал специальными приемами выращивания такого гибрида. К их числу относится метод ментора. Воспитание в гибриде желательных качеств достигается путем специальных прививок между гибридом и одним из родительских сортов. Дальнейшее развитие гибрида идет под влиянием растения-воспитателя (ментора).

Для преодоления нескрещиваемости при отдаленной гибридизации Мичурин применял несколько методов. 1. Метод предварительного вегетативного сближения — черенок одного вида (рябины) прививали в крону растения другого вида (груши), после 5 — 6-летнего питания за счет веществ подвоя происходило сближение физиологических и биохимических свойств привоя и подвоя. Затем во время цветения рябины ее цветки опыляли пылью груши, при этом осуществлялось скрещивание. 2. Метод посредника — прямое скрещивание культурного персика с диким миндалем не удавалось, поэтому Мичурин скрестил миндаль с полукультурным персиком Давида, а затем полученный гибрид скрестил с культурным персиком. 3. Метод опыления смесью пыльцы разных видов растений — в этом случае свойства рыльца пестика менялись, что способствовало восприятию пыльцы других видов.

Селекция имеет огромное народнохозяйственное значение. Комплексное использование разнообразных методов селекции позволило ученым активно участвовать в процессе создания новых сортов растений и улучшения уже существующих.

Многие сорта культурных растений являются полиплоидными. Таковы некоторые сорта пшеницы, ржи, клевера, картофеля, свеклы и т.д. В настоящее время проводятся работы по получению полиплоидных форм гречихи и ряда других растений.

Сочетание отдаленной гибридизации с последующим получением полиплоидных форм позволило преодолеть бесплодие отдаленных гибридов. В результате многолетних работ Н.В.Цицина и его сотрудников были получены гибриды пырея и пшеницы, пшеницы и ржи (тритикале).

Методами отдаленной гибридизации и радиационного мутагенеза созданы перспективные сорта хлопчатника. Химический мутагенез лежал в основе получения многих новых сортов кукурузы, пшеницы, риса, овса, подсолнечника.

12.3. Селекция животных

Выведение новых пород началось вслед за приручением, одомашниванием диких животных. Создание искусственной среды обитания ослабило действие стабилизирующей формы естественного отбора, что привело к относительному увеличению изменчивости и благоприятно сказалось на отборе, производимом человеком. Влияние приручения на изменчивость пушных зверей (норки, лисицы, песца, соболя) изучено Д.К. Беляевым.

Для животных характерно в основном половое размножение. В связи с этим селекционеру важно определить наследственные признаки самцов, которые непосредственно у них не проявляются (жирномолочность, яйценоскость). Поэтому оценка животных может быть осуществлена по их родословной и по качеству их потомства. Имеет определенное значение также учет экстерьера, т.е. совокупности внешних признаков животного. Подбор производителей в животноводстве особенно актуален в связи с применением в настоящее время искусственного осеменения, позволяющего получить от одного организма значительное число потомков.

В селекции животных широко применяют два вида скрещивания: родственное (инбридинг) и неродственное (аутбридинг). Инбридинг ведет к гомозиготности и чаще всего сопровождается уменьшением устойчивости животных к средовым факторам, снижением плодовитости и т.п. Для устранения неблагоприятных последствий используют неродственное скрещивание разных линий и пород. Скрещивание внутри породы или между породами сопровождается строгим отбором, что позволяет поддерживать полезные качества и усиливать их в последующих поколениях. На основе межпородного скрещивания были созданы высокопродуктивные сельскохозяйственные животные. В частности, М.Ф. Иванов создал высокопродуктивную породу свиней Белая украинская, породу овец Асканийская рамбуле.

Важнейшим направлением в селекции животных является применение гетерозиса, сущность которого состоит в том, что гибриды первого поколения имеют повышенную жизнеспособность и усиленное развитие. Примером эффективного использования гетерозиса служит выведение гибридных цыплят (бройлерное производство).

В нашей стране широко проводят работы по отдаленной гибридизации животных. Однако межвидовое скрещивание часто приводит к бесплодию гибридов. С глубокой древности человек использует гибрид кобылы с ослом. Мулы обнаруживают гетерозис, и хотя они не дают потомства, их широко используют в хозяйстве во многих странах. Среди достижений по отдаленной гибридизации животных следует отметить создание бестера — гибрида между белугой и стерлядью, продуктивного гибрида между карпом и карасем, гибриды крупного рогатого скота с яками и зебу, отдаленные гибриды свиней, гибриды тонкорунных овец с горным бараном архаром и т.д.

12.4. Селекция микроорганизмов

Микроорганизмы (прокариоты — бактерии, синезеленые водоросли; эукариоты — грибы, микроскопические формы водорослей, простейшие) находят широкое применение в промышленности, сельском хозяйстве и медицине. Ферментативную деятельность микроорганизмов (грибов и бактерий) используют в производстве многих молочных продуктов, хлебопечении, виноделии и др. Микробиологическая промышленность обеспечивает производство жизненно важных продуктов : аминокислот, белков, ферментативных препаратов, спиртов, полисахаридов и т.п. Исключительное значение для медицины имеет производство антибиотиков. С помощью генно-инженерных методов создаются штаммы бактерий, вырабатывающие витамины, гормоны, интерферон.

Благодаря сравнительно простой организации генома, короткому жизненному циклу (быстро размножаются и могут дать огромное количество поколений за сравнительно небольшой промежуток времени), большому разнообразию физиологических и биохимических свойств микроорганизмы являются удобными объектами биотехнологических методов. Биотехнологией называют способы получения необходимых человеку веществ с использованием живых организмов и биологических процессов в производстве.

До недавнего времени основными методами повышения продукции промышленных штаммов микроорганизмов были *индуцированный мутагенез* и последующий *отбор групп генетически идентичных клеток (клонов)*. Промышленно ценный штамм должен содержать мутации, обеспечивающие повышенный синтез необходимого соединения. Основываясь на этом методе,

С.И. Алиханян с сотрудниками получили штаммы микроорганизмов с значительно повышенной продукцией антибиотиков.

С развитием микробиологии, биохимии, генетики, молекулярной биологии большое значение в биотехнологии приобретают методы клеточной и генной инженерии, открывающие широкие перспективы управления основными жизненными процессами путем перестройки гено типа. Ярким примером служит успешное включение в геном кишечной палочки гена, ответственного за образование у человека гормона поджелудочной железы — инсулина. Последующий отбор наиболее продуктивных штаммов создаст возможность осуществить промышленное производство этого гормона.

Выращены также штаммы бактерий, продуцирующих в больших количествах аминокислоты, витамины, гормоны, интерферон. В настоящее время сконструированы штаммы бактерий, способные разрушать нефтепродукты, что позволит использовать их для очистки окружающей среды. Большой эффект ожидается от перенесения генетического материала азотфиксирующих микроорганизмов в геном почвенных бактерий, которые этими генами не обладают, а также непосредственно в геном растений. Решение этих задач будет иметь первостепенное значение для растениеводства и избавит человечество от необходимости производить огромное количество азотных удобрений.

Ключевые слова и понятия

Аутбридинг	Индукцированный мутагенез
Бессознательный отбор	Клеточная инженерия
Биотехнология	Межвидовая гибридизация
Внутривидовая гибридизация	Методический отбор
Генная инженерия	Мутагены
Гибриды клеток	Протопласты
Гомологические ряды в наследственной изменчивости	Размножение в пробирке
Инбридинг	Центры происхождения культурных растений

Проверьте себя

1. Какие из перечисленных ниже утверждений, касающиеся искусственного отбора, неверны?
 - а) Материал для отбора составляет наследственная изменчивость;
 - б) отбор действует только на пользу популяций и особей;
 - в) в результате отбора создаются новые породы и сорта;
 - г) отбираются любые жизненно важные признаки;
 - д) отбор происходит с момента появления жизни на Земле;
 - е) в результате отбора возникают организмы, отвечающие потребностям и целям человека.
2. Укажите для каждого вида гибридизации (межвидовая — 1, инбридинг — 2, аутбридинг — 3) характерные последствия, выявляемые селекционерами при последующем отборе потомков:
 - а) многократные повторения приводят к резкому ослаблению или вырождению потомков;
 - б) создаются новые по составу генов генотипы;
 - в) увеличивается степень гетерозиготности и многие рецессивные аллели не проявляются;
 - г) можно получить

чистые линии; д) гибриды часто оказываются бесплодными; е) уменьшается степень гетерозиготности; ж) часто требуется преодоление нескрещиваемости; з) можно получить гетерозисные гибриды.

3. Как Г.Д. Карпсченко получил плодовой гибрид капусты и редьки?

а) Ученый удвоил хромосомные наборы капусты и редьки и затем получил плодовой гибрид; б) произведено слияние соматических клеток этих растений и последующее искусственное выращивание гибрида; в) осуществлено искусственное удвоение хромосомного набора гибрида.

4. Расположите в хронологической последовательности ряд этапов создания генетически измененных организмов:

а) введение вектора с созданным геном в клетку-реципиент; б) отбор клеток с дополнительным геном; в) создание условий для наследования и экспрессии гена; г) объединение созданного гена с вектором; д) получение гена, кодирующего интересующий признак; е) практическое использование трансформированных клеток для продуцирования белка.

5. Какие методы можно назвать биотехнологическими?

а) Определение полового хроматина в ядрах соматических клеток; б) синтез клетками кишечной палочки инсулина; в) выявление дефектных ферментов в крови человека; г) получение антибиотиков с помощью микроорганизмов.

ЭВОЛЮЦИЯ И ЭКОЛОГИЯ

Глава 13

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) креационизм, трансформизм, эволюция;
 - б) ламаркизм, дарвинизм, синтетическая теория эволюции;
 - в) микроэволюция, эволюционная единица, факторы эволюции;
 - г) популяция, вид, пути видообразования;
 - д) микроэволюция, макроэволюция, направления и пути эволюционного процесса;
 - е) онтогенез, филогенез, биогенетический закон;
 - ж) историческое развитие прокариотических и эукариотических клеток, многоклеточных растений и животных.
2. Описать критерии вида и объяснить, почему образование новых видов является завершающим этапом микроэволюции.
3. Объяснить, как возникает та или иная адаптация; механизм сохранения ее отбором; какую роль играют в этом частота аллелей в генофонде, факторы эволюции.
4. Сформулировать, чем отличается отбор от других факторов эволюции; указать формы отбора и механизмы их действия.
5. Представлять способы образования новых видов.
6. Сформулировать понятие биологического прогресса и знать взаимосвязь путей его достижения в развитии животного и растительного мира.

Биологическая эволюция — это историческое развитие организмов, в основе которого лежат уникальные процессы функционирования генетической информации в конкретных условиях окружающей среды. Случайные вариации наследственной информации, передаваемые от организмов к их потомкам, и отбор генетической информации, способствующей выживанию и размножению особей, лежат в основе почти неограниченных возможностей преобразования живых систем в ряду поколений. Каждый организм претерпевает индивидуальное развитие (онтогенез), главным результатом которого является *оставление потомства*. В длинном ряду сменяющихся поколений от предковых форм до существующих в настоящее время видов возникают наследственные изменения, которые во взаимодействии с факторами среды делают возможным эволюцию в направлении оптимального функционирования в существующих условиях. Этот ряд изменений называют филогенезом.

13.1. Теория эволюции

На протяжении многих веков господствовали представления о Божественном происхождении природы, о том, что виды организмов были созданы в их нынешних формах, после чего они уже не изменялись. Представление о сотворении живых организмов Богом получило название креационизма. В биологии господствовало метафизическое мировоззрение: все объекты и явления природы рассматривали как неизменные, вне существующих между ними связей. Видов животных и растений столько, сколько создано Богом; организмы построены в соответствии с изначальной целесообразностью, т.е. в зависимости от цели, которую поставил творец.

К концу XVIII в. было описано много животных и растений, проводились попытки их систематизации. Значительный вклад в создание системы природы внес выдающийся шведский ученый К. Линней. Он ввел принцип двойного наименования для обозначения положения определенного вида в системе, например *Taenia solium* (Цепень свиной), *Homo sapiens* (Человек разумный). В системе Линнея самым крупным таксоном (систематической единицей) был класс, самым мелким — вид. В его классификации было выделено 24 класса растений и 6 — животных. В основу классификации Линней положил принцип *иерархичности* (соподчиненности) таксонов. Однако его классификация носила искусственный характер, так как основывалась на небольшом числе произвольно взятых признаков и не отражала исторического родства между группами организмов.

Идея исторического развития живой природы и изменчивости организмов зародилась еще у античных мыслителей. Их взгляды получили дальнейшее развитие в работах философов и естествоиспытателей XVIII в., когда сформировался трансформизм — система взглядов об изменчивости видов растений и животных.

История эволюционных учений характеризуется сменой различных представлений о факторах, способствовавших целесообразной адаптации организмов к окружающей среде.

13.1.1. Ламаркизм

Первая попытка разработки целостной теории эволюционного развития живого принадлежит французскому биологу Ж.-Б. Ламарку (начало XIX в.). В системе природы Ламарк разместил организмы в восходящем порядке — от простейших до высокоорганизованных существ. Он разделил животных на беспозвоночных и позвоночных, выделил 14 классов, которые распределил на 6 ступенях в зависимости от усложнения в строении нервной и кровеносной систем. Повышение организации от одной ступени к другой было названо им градацией (восхождением).

Ламарк считал, что классификация должна отображать прогрессивное развитие природы. По его мнению, эволюция идет на основании внутреннего стремления организмов к прогрессу. Причиной многообразия живого Ламарк считал воздействие различных факторов среды, причем реакции организма на воздействия среды носят целесообразный характер (адекватны изменениям среды) и передаются по наследству. Например, при скудном растительном покрове почвы жираф вынужден опщипывать листья с деревьев, постоянно вытягивая шею, чтобы достать их. Действие из поколения в поколение подобной привычки привело к тому, что передние ноги жирафа оказались длиннее задних, а шея значительно вытянулась. У животных, ведущих подземный образ жизни, орган зрения не использовался и в связи с неупражнением постепенно атрофировался (крот).

Таким образом, Ж.-Б.Ламарк считал, что новые признаки всегда полезны и наследуются. Это представление о изначальной целесообразности любой реакции на измененные условия, так же как и мнение о прямом воздействии окружающей среды на эволюционные процессы и внутреннем стремлении организмов к прогрессу, оказались ошибочными.

13.1.2. Дарвинизм.

Эволюция путем естественного отбора

В 1858 г. Ч.Дарвин и независимо от него А.Р.Уоллес обосновали принцип естественного отбора и представление о борьбе за существование как механизме этого отбора.

Теория эволюции путем естественного отбора основана на следующих положениях. Во-первых, для живого характерно наличие *изменчивости*, причем для эволюции громадное значение имеет *наследственная изменчивость*. Вследствие изменчивости признаков и свойств даже в потомстве одной пары родителей почти не встречается одинаковых особей. При благоприятных условиях эти различия могут не играть существенной роли, при неблагоприятных — каждое мельчайшее различие может стать решающим в том, останется ли этот организм в живых и даст потомство или же он будет уничтожен.

Во-вторых, для организмов характерно *размножение в геометрической прогрессии*. Потенциально вид в каждом поколении производит гораздо больше особей, чем их может выжить до взрослого состояния на занимаемой территории. Следовательно, значительная часть родившихся гибнет в «борьбе за жизнь». В процессе жизнедеятельности каждый организм вступает в многообразные отношения с особями внутри вида, других видов и факторами неживой природы. Разнообразные взаимодействия данного организма с объектами живой и неживой природы Дарвин метафорически называл *борьбой за существование*. Он имел в

виду «не только жизнь одной особи, но и успех ее в обеспечении себя потомством».

Дарвин выделил три формы борьбы за существование: **внутривидовая борьба** (взаимоотношения между особями разного пола, между разными поколениями, отношения в стае и т.д.) возрастает с увеличением численности и степени специализации вида; **межвидовая борьба** (взаимоотношения могут быть безразличными, вредными или полезными) формируется на базе пищевых отношений между разными видами, а также в конкуренции за места обитания, размножения и т.д. Крайним выражением межвидовых отношений является межвидовая борьба, когда одна форма вытесняет другую или ограничивает ее численность на определенной территории; **борьба с неблагоприятными условиями** возникает в зависимости от климатических (температура, влажность, освещенность и др.) или почвенных условий, влияющих на жизнедеятельность организма.

В результате борьбы за существование происходит элиминация (физическая гибель или устранение при размножении) особей, которые по признакам наименее соответствуют условиям среды обитания. Таким образом, следствием борьбы за существование является естественный отбор.

Естественный отбор, по Дарвину, — это совокупность происходящих в природе событий, обеспечивающих выживание наиболее приспособленных, и преимущественное оставление ими потомства. Следует подчеркнуть, что естественный отбор не отбирает более приспособленных, они просто сохраняются в результате элиминации менее приспособленных. В результате этого процесса любая сохранившаяся организация, структура или функция соответствует состоянию приспособленности друг к другу и к окружающей среде, т.е. оказывается *биологически целесообразной*.

Дарвин впервые на основе теории естественного отбора дал материалистическое толкование органической целесообразности, показал ее относительный характер и раскрыл пути выработки адаптаций. Он показал, что приспособленность видов на основе отбора не может быть абсолютной, она всегда относительна и адекватна лишь тем условиям среды, в которых виды длительное время существуют. Приспособления рыб целесообразны лишь в водной среде обитания и непригодны к наземной жизни; зеленая окраска саранчи является покровительственной на зеленой растительности и т.д.

Ч. Дарвин считал, что возникновение новых видов происходит постепенно путем накопления полезных индивидуальных изменений, увеличивающихся из поколения в поколение. Чем значительнее живые существа отличаются по строению и физиологическим свойствам, тем большее число их групп может существовать на данной территории за счет ослабления борьбы за существование. С каждым поколением различия становятся все

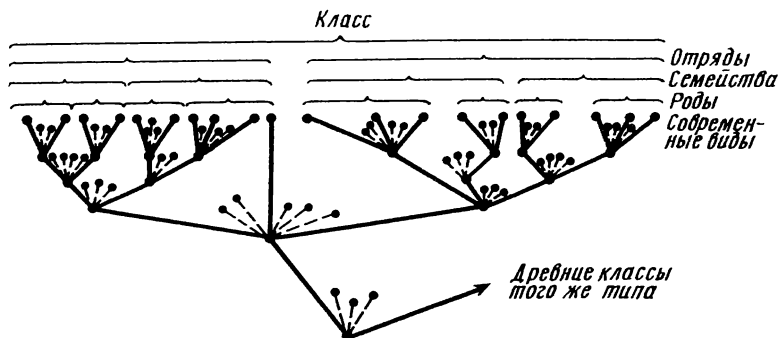


Рис. 13.1. Эволюция групп путем дивергенции

более выраженными, а промежуточные формы, сходные между собой, вымирают. Процесс видообразования, по Дарвину, происходит по принципу дивергенции, т.е. за счет расхождения признаков (рис. 13.1).

Таким образом, результатом отбора будет являться возникновение приспособлений и на этой основе — *видового разнообразия*. Разнообразные, меняющиеся условия среды способствуют эволюции видов в направлении усложнения организации (млекопитающие, насекомые). Если виды обитают долгое время в однородной среде вне жесткой конкуренции, то уровень их организации может оставаться на относительно низком уровне (ланцетники). В постоянно меняющихся условиях среды одни виды, уменьшаясь численно, неизбежно должны погибать и уступать место другим, лучше приспособленным к новым условиям, о чем убедительно свидетельствуют данные палеонтологии.

В заключение следует подчеркнуть, что Дарвин впервые предложил естественно-научное объяснение эволюционного процесса. Он указал на движущие силы эволюции: наследственная изменчивость, борьба за существование, естественный отбор; дал объяснение механизма видообразования и причин многообразия видов, а также объяснил причины возникновения целесообразности.

13.1.3. Развитие дарвинизма

Признание того, что ход эволюции обусловлен естественными причинами, открыло путь к их дальнейшему научному анализу. С начала XX в. благодаря данным в первую очередь генетики и экологии открылись новые возможности для анализа эволюционных преобразований. Дальнейшее развитие идей Дарвина в работах зарубежных и отечественных исследователей: Дж.

Хаксли, Дж. Симпсона, Д. Харди, Э. Маэра, Ф.Г. Добжанского, Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.Н.Северцова, И.И. Шмальгаузена, С.С. Четверикова, В.И. Вернадского, В.Н. Сукачева и ряда других — сформировало современный синтетический (основанный на данных многих отраслей естествознания) этап развития теории эволюции. Эволюционный процесс чаще всего разделяют на *микро-* и *макроэволюцию*, основные понятия которых приведены в последующих разделах этой главы.

13.2. Микроэволюция

Микроэволюцией называют начальный этап эволюционных преобразований популяций: от возникновения наследственных изменений до формирования адаптаций и возникновения на их основе новых видов. Изучение механизмов эволюционного процесса на внутривидовом уровне сделало возможным выяснить роль эволюционных факторов, сформулировать представления о эволюционных единицах (популяциях) и выявить основные моменты протекания эволюционных преобразований.

13.2.1. Критерии и структура вида. Популяция

Видом называют совокупность особей, характеризующихся общим происхождением, наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей; способных скрещиваться и давать плодовитое потомство; приспособленных к определенным условиям среды и занимающих определенный ареал.

Существует ряд общих особенностей — критериев вида. Ни один из критериев не является абсолютным, однако их комплекс является свидетельством реальности вида. Морфологический критерий определяет сходство внешнего и внутреннего строения, однако является недостаточно точным для различения видов, имеющих сходство в строении (виды-двойники, например у комаров, тлей, крыс и др.). Физиологический — характеризует сходство процессов жизнедеятельности особей одного вида. Он также недостаточно точен (большинство разных видов в природных условиях не скрещиваются или потомство их бесплодно, однако есть исключения — ряд видов канареек, зябликов, тополей и др.). Биохимический — базируется на способности синтезировать специфические белки, что связано с уникальными последовательностями молекул ДНК. Генетический — основывается на видовой специфичности набора хромосом, их индивидуальности, различиях в нуклеотидном составе молекул ДНК. Экологический — характеризует взаимоотношения вида, его роль в биологическом круговороте веществ. Географический критерий определяет территорию обитания (ареал) вида.

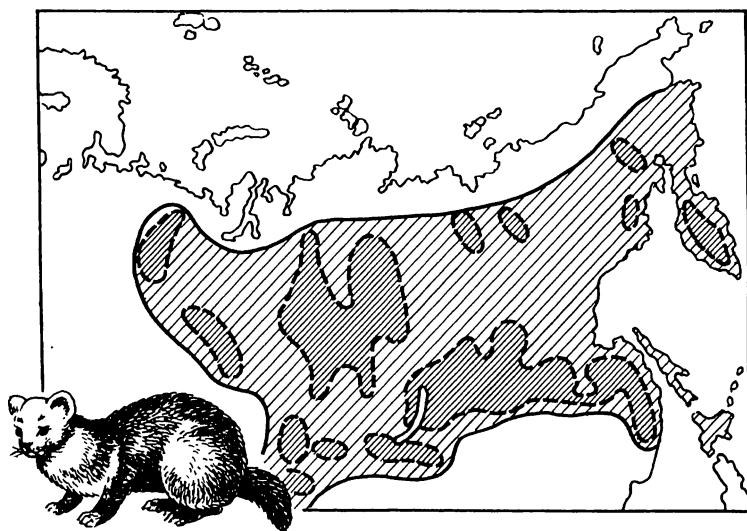


Рис. 13.2. Распространение соболя в Европе
 Сплошной линией обозначены границы ареала вида, пунктирной — ареалы популяций

Особи вида связаны между собой сложными взаимоотношениями и общностью эволюционной судьбы. Для большинства видов характерна иерархическая внутривидовая структура, состоящая из ряда внутривидовых подразделений (популяция, раса, подвид). Основной единицей существования, воспроизводства и эволюции вида является популяция. Популяция — это совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида в течение большого числа поколений, населяющих определенный ареал и частично изолированных от других популяций.

Население любого вида, как правило, распадается на относительно изолированные группы особей (рис.13.2). Популяции формируются исторически в определенных экологических условиях. Каждая популяция характеризуется экологически: популяционный ареал, численность особей и ее динамика, возрастная и половая структура (см.разд.15.2). Эволюционируют не отдельные особи, а группы особей, объединенные в популяции. Популяцию считают *простейшей эволюционной единицей*.

Главный фактор, определяющий единство популяции и ее относительную обособленность, — свободное скрещивание особей. Внутри популяции каждый организм одного пола имеет равную вероятность на образование брачной пары с любым организмом другого пола. Степень свободного скрещивания особей внутри популяции гораздо выше, чем между особями соседних популяций.

Организмы популяции характеризуются генетической общностью и способностью (через скрещивание) свободного обмена генетической информацией при формировании последующих поколений.

Совокупность генов популяции называют **генофондом**. Важнейшей характеристикой генофонда являются *частоты аллелей (генов) и генотипов*. Анализ поведения генов свободно скрещиваемой популяции характеризует закон Харди — Вайнберга, названный именами ученых, впервые описавших его. Рассмотрим пример, демонстрирующий распределение пары аллельных генов в популяции: AA и aa (см. разд. 9.1.2). В первом поколении все гибриды будут гетерозиготны (Aa). При образовании гамет, из которых сформируется следующее поколение, каждая половая клетка будет содержать один аллель. Следовательно, частота данного аллеля в F₂ будет равна частоте половых клеток с этим аллелем. Допустим, что в гаметах аллели A и a встречаются с одинаковой частотой, равной 0,5, тогда в F₂ частоты генотипов согласно решетке Пеннета будут $0,25AA + 0,5Aa + 0,25aa = 1$.

Гаметы	0,5 A	0,5 a
0,5 A	0,25 AA	0,25 Aa
0,5 a	0,25 Aa	0,25 aa

Таким образом, частоты аллелей в F₂ сохраняются: 0,5A и 0,5a; значит, и в следующем поколении будут наблюдаться такие же соотношения генов и генотипов. Если частоту аллеля A обозначить через p , а частоту аллеля a — через q , то в популяции $pA + qa = 1$ соотношение генотипов в генофонде популяции составит $(pA + qa)^2 = p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$. Формулы Харди — Вайнберга дают возможность рассчитывать частоту генов и генотипов в популяциях (см. разд. 11.1.2).

Закон Харди — Вайнберга показывает, что при определенных условиях частоты аллелей в популяциях из поколения в поколение не меняются. В строгом смысле этот закон приложим к бесконечно большому по численности популяциям, в которых осуществляется свободное скрещивание и не возникают мутации, должны отсутствовать отбор в пользу или против какого-либо аллеля и миграция особей с иными генотипами из соседних популяций. Если в популяциях постоянно сохраняется равновесие частот аллелей, то такие популяции не могут эволюционировать.

Однако в природных условиях на популяции действуют внешние и внутренние факторы, нарушающие генетическое равновесие. Если популяция длительно испытывает значительное давление со стороны каких-либо внешних факторов, то неизбежно произойдет изменение генетического состава популяции. Такое длительное и направленное изменение генотипического состава популяции, ее генофонда получило название **элементарного эволюционного явления**. Без изменения генофонда популяции эволюционный процесс невозможен.

13.3. Факторы эволюции

Изменения генотипического состава популяций происходят под действием множества событий, которые тем или иным путем в состоянии преобразовывать популяции. Тем не менее возможно выделить четыре основных элементарных фактора эволюции: *мутационный процесс, популяционные волны, изоляцию, естественный отбор.*

13.3.1. Мутационный процесс

Постоянная мутационная изменчивость и комбинации при скрещиваниях дают новые сочетания генов в генофонде, что неизбежно вызывает наследственные изменения в популяции. Мутационный процесс постоянно увеличивает генетическую гетерогенность популяций вследствие сохранения рецессивных мутаций в гетерозиготах. Это разнообразие (полиморфизм) усиливается в результате различных генных комбинаций при скрещиваниях. Как показал С.С. Четвериков, популяции насыщены мутациями и обладают широкими возможностями для совершенствования существующих и выработки новых приспособлений при изменении среды. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии составляют скрытый резерв изменчивости, который может быть использован естественным отбором при изменении условий существования. Но сам мутационный процесс без участия других факторов эволюции не может направлять изменение природной популяции. Он является лишь поставщиком элементарного эволюционного материала, резерва наследственной изменчивости.

13.3.2. Популяционные волны. Дрейф генов

Популяционными волнами называют периодические и непериодические колебания численности особей популяции (рис. 13.3). Причинами этих колебаний могут быть различные абиотические и биотические факторы среды. При резком сокращении численности популяции (например, вследствие сезонных колебаний, сокращения кормовых ресурсов и т.д.) среди оставшихся в живых немногочисленных особей могут быть редкие генотипы. Если в дальнейшем численность восстановится за счет этих особей, то это приведет к случайному изменению частот генов в генофонде данной популяции. Таким образом, популяционные волны являются поставщиком эволюционного материала.

Если популяция мала по численности, то в результате случайных событий некоторые особи независимо от своей генетической конституции могут оставить или не оставить

потомство, вследствие этого частоты некоторых генов могут резко меняться за одно или несколько поколений. Случайное изменение частот генов в генофонде популяции называют дрейфом генов (рис.13.4).

13.3.3. Изоляция

Изоляция обусловлена возникновением разнообразных факторов, препятствующих свободному скрещиванию. Размножение идет преимущественно в пределах изолята, прекращается обмен генетической информацией с другими группами. Это способствует закреплению начальной стадии изменения генофонда обособившейся группы, становлению ее как самостоятельной генетической системы. Различают *пространственную* и *биологическую* изоляцию.

Пространственная изоляция связана с территориально-географическими (водные преграды, горные хребты, места, непригодные для жизни, и др.) и экологическими (расселение по разным экологическим нишам) факторами разобщения популяций. Значение пространственной изоляции зависит от величины индивидуальной активности особей вида.

К биологической изоляции могут относиться особенности поведения, изменения строения и физиологической активности сроков размножения и ряда других факторов, препятствующих скрещиванию. После оплодотворения возможны нарушения конъюгации хромосом и ряд других изменений, приводящих к развитию полностью или частично стерильных гибридов, а также гибридов с пониженной жизнеспособностью.

Эволюционное значение разных форм изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями.

Изменения частот генов, вызванные рассмотренными выше факторами эволюции, носят случайный, ненаправленный характер,

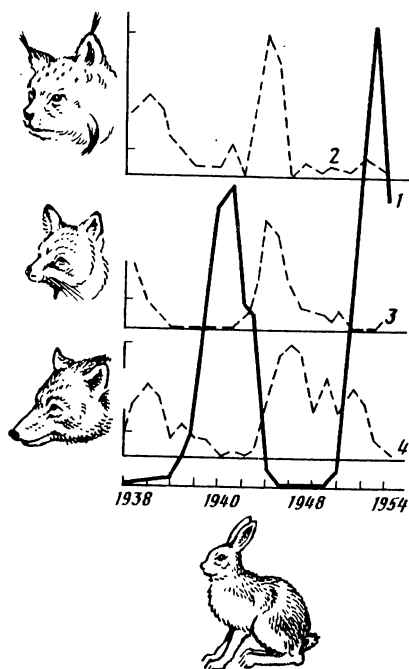


Рис. 13.3. Колебания численности зайцев и хищников в центральных районах европейской части бывшего СССР: 1 — заяц, 2 — рысь, 3 — лисица, 4 — волк

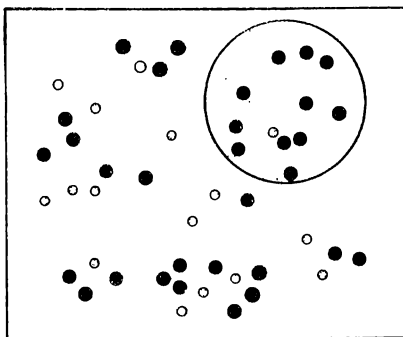


Рис. 13.4. Дрейф генов

Предположим, что одни особи (светлые точки) несут определенный ген, отсутствующий у других особей (темные точки). Если допустить, что в размножении участвует только часть особей популяции, попавших в круг, то по чистой случайности среди них может оказаться только одна особь, несущая данный ген. Тогда в следующем поколении этот ген будет встречаться гораздо реже

и даже их совместное действие не приводит к устойчивому осуществлению направленного процесса эволюции. Направляющим фактором эволюции является естественный отбор.

13.3.4. Естественный отбор

Принцип естественного отбора Ч. Дарвина имеет основополагающее значение в эволюционной теории. Естественный отбор является ведущим, направляющим, движущим фактором эволюционного развития органического мира. В настоящее время представления об отборе пополнены новыми фактами, расширились и углубились. Естественный отбор следует понимать как избирательное выживание и возможность оставления потомства отдельными особями. Биологическое значение особи, давшей потомство, определяется вкладом ее генотипа в генофонд популяции. Отбор действует в популяциях, его объектами являются фенотипы отдельных особей. Фенотип организма формируется на основе реализации информации генотипа в определенных условиях среды.

Таким образом, отбор из поколения в поколение по фенотипам ведет к отбору генотипов, так как потомкам передаются не признаки, а генные комплексы. Для эволюции имеют значение не только генотипы, но и фенотипы и фенотипическая изменчивость.

В процессе экспрессии ген может оказывать влияние на многие признаки (см. разд. 9.4.2). Поэтому в сферу действия отбора могут включаться не только свойства, повышающие вероятность оставления потомства, но и признаки, которые не имеют прямого отношения к воспроизводству. Они отбираются опосредованно в результате корреляций. В ряде случаев отбор может быть направлен на создание взаимоприспособлений видов друг к другу (цветки растений и посещающие их насекомые). Так же могут создаваться признаки, вредные для отдельной особи, но обес-

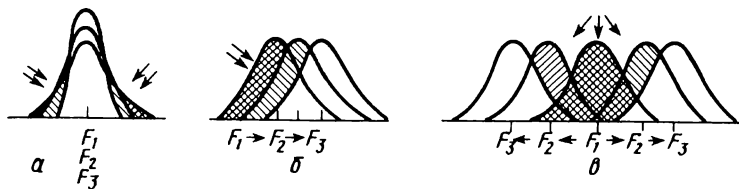


Рис. 13.5. Действие стабилизирующей (а), движущей (б) и разрывающей (в) форм естественного отбора:

F_1, F_2, F_3 — стадии видообразования; стрелками обозначено давление отбора

печивающие выживание вида в целом (ужалившая пчела гибнет, но, нападая на врага, она сохраняет семью). В целом отбор играет творческую роль в природе, поскольку из ненаправленных наследственных изменений закрепляются те, которые могут привести к образованию новых групп особей, более совершенных в данных условиях существования.

Различают три основные формы естественного отбора: *стабилизирующий, движущий и разрывающий*.

Стабилизирующий отбор способствует сохранению признаков вида в относительно постоянных условиях среды. Он поддерживает средние значения, выбраковывая мутационные отклонения от ранее сформировавшейся нормы (рис. 13.5,а). Стабилизирующая форма отбора действует до тех пор, пока сохраняются условия, повлекшие образование того или иного признака или свойства. Примером стабилизирующего отбора являются наблюдения за избирательной гибелью домовых воробьев при неблагоприятных погодных условиях. У выживших птиц различные признаки оказывались близкими к средним значениям, а среди погибших эти признаки сильно варьировали. Примером действия отбора в популяциях людей служит большая выживаемость детей со средней массой тела.

Движущий отбор благоприятствует изменению среднего значения признака в измененных условиях среды. Он обуславливает постоянное преобразование приспособлений видов соответственно изменениям условий существования. Особи популяции имеют некоторые отличия по генотипу и фенотипу. При длительном изменении внешней среды преимущество в жизнедеятельности и размножении может получить часть особей вида с некоторыми отклонениями от средней нормы. Это приведет к изменению генетической структуры, возникновению эволюционно новых приспособлений и перестройке организации вида. Вариационная кривая смещается в направлении приспособления к новым условиям существования (рис. 13.5,б).

Одним из примеров этой формы отбора является потемнение окраски бабочки березовой пяденицы в развитых промышленных

районах Англии. В сельскохозяйственных районах распространены светлоокрашенные формы; изредко встречающиеся темные формы (мутанты) преимущественно истребляются птицами. Вблизи промышленных центров кора деревьев становится темной из-за исчезновения лишайников, чувствительных к загрязнению атмосферы. Численность темных форм бабочек, менее заметных на стволах деревьев, преобладает.

Разрывающий отбор действует в разнообразных условиях среды, встречающихся на одной территории, и поддерживает несколько фенотипически различных форм за счет особей со средней нормой. Если условия среды настолько изменились, что основная масса вида утрачивает приспособленность, то преимущество приобретают особи с крайними отклонениями от средней нормы. Такие формы быстро размножаются и на основе одной группы формируется несколько новых (рис.13.5, в). Основным результатом этого отбора заключается в формировании полиморфизма популяции, т.е. наличии нескольких, различающихся по какому-либо признаку групп.

13.4. Образование новых видов

Образование новых видов в природе является завершающим этапом микроэволюции. Под влиянием эволюционных факторов при ведущей роли естественного отбора идет процесс превращения генетически открытых внутривидовых систем популяций в генетически устойчивые видовые системы. Между особями разных популяций внутри вида возможен процесс скрещивания и образования плодового потомства. Пока осуществляется поток генов между популяциями внутри вида, видовой генофонд является единой системой. В результате изоляции популяций прекращается скрещивание между расходящимися формами, не происходит обмен наследственной информацией и популяции или группы популяций становятся самостоятельными генетическими системами (рис.13.6).

Вид считается качественным этапом эволюционного процесса, так как он является наименьшей генетически устойчивой надорганизменной системой в живой природе. В ходе видообразования осуществляются в основном два процесса: *возникновение адаптаций* к изменению условий среды и *обособление* на основе изоляции новых видов. Если исходить из территории расселения исходного вида, то можно выделить два основных пути видообразования: *аллопатрическое* и *симпатрическое*.

Аллопатрическое, или географическое, видообразование связано с пространственной изоляцией дивергировавших групп и может осуществляться в основном путем миграции или расчленения ареала различными преградами (реки, горы, почвы, климат

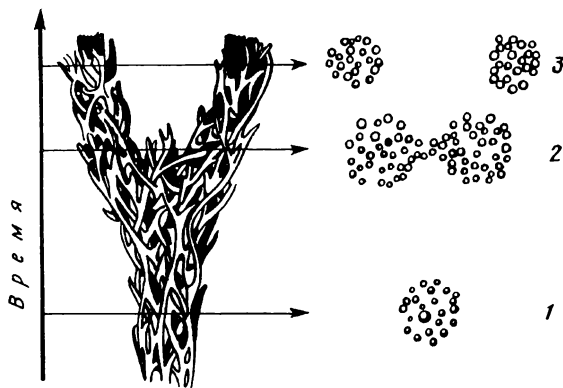


Рис. 13.6. Схема видообразования:

1 — исходный вид, 2 — образование двух подвидов, 3 — два новых вида; каждая отдельная веточка представляет собой популяцию

и др.). При расселении за пределы ареала исходного вида популяции попадают в иные условия среды обитания, что за счет микроэволюционных процессов может привести к образованию новых видов. Примером дифференциации вида в процессе миграции может быть сложный комплекс популяций и подвидов вида синицы большой. Расселение этого вида из Европы на восток шло двумя путями: северным до Дальнего Востока и южным вокруг Центрально-Азиатского нагорья. На Дальнем Востоке встречаются евразийские и восточно-азиатские подвиды, которые при совместном обитании не дают гибридов. В процессе расселения и преобразования между ними возник репродуктивный барьер.

Видообразование путем фрагментации ареала материнского вида хорошо прослеживается на примере возникновения видов ландыша. Лесной ландыш несколько миллионов лет тому назад был широко распространен в Евразии, однако в связи с оледенением его ареал распался на несколько территорий. К настоящему времени сформировалось несколько новых видов.

Симпатрическое видообразование осуществляется в пределах ареала исходного вида. Можно выделить несколько его способов: путем *полиплоидии* (в роде табака исходное число хромосом равно 12, но имеются формы с 24, 48, 72 хромосомами); путем *гибридизации* с последующим удвоением хромосом (межвидовые гибриды обычны среди растений, например рябино-кизильник, некоторые виды малины, полынь и др.); путем *сезонной изоляции* (форель оз. Севан по срокам размножения образует озимую и яровую расы).

13.5. Макроэволюция

С формированием новых видов микроэволюционные процессы не прекращаются. Эволюционные преобразования, которые происходят на надвидовом уровне и обуславливают образование из видов новых родов, из родов — новых семейств и далее отрядов, классов, типов (отделов у растений), называют макроэволюцией. Результатом макроэволюционных процессов является формирование современной системы живой природы. Между макро- и микроэволюцией нет принципиальной разницы, так как и в том и другом случае действуют те же эволюционные факторы. Тем не менее из-за нарушения характера скрещивания между образовавшимися видами макроэволюция практически исключает возможность взаимообмена генетическим материалом дивергировавших видов. Возникновение в природных условиях изоляционных барьеров между видами приводит к процессам межвидового отбора.

Как указывал Ч. Дарвин, в основе эволюционного процесса лежит дивергенция. Дивергентная эволюция осуществляется на разных уровнях. Она расчленяет вид на популяции. Виды одного рода или роды одного семейства — результат дивергентной эволюции (см.рис.13.1). Дивергенция любого масштаба увеличивает разнообразие форм жизни. Морфологические особенности организмов, приобретаемые в процессе дивергенции, имеют некоторую единую основу в виде генофонда родственных форм.

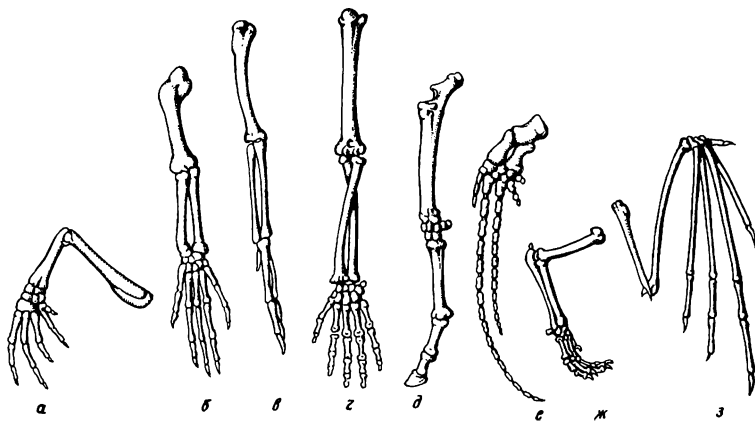


Рис. 13.7. Гомология передних конечностей позвоночных:
а — лягушка, б — ящерица, в — птица, г — обезьяна, д — лошадь, е — кит,
ж — кошка, з — летучая мышь

Единство происхождения и эволюции подтверждается строением гомологичных органов (рис. 13.7). Гомологичными называют органы, соответствующие друг другу по происхождению и строению независимо от выполняемых функций (конечности позвоночных, видоизменения корня, стебля и листьев у растений).

Развиваясь в сходных условиях, неродственные группы могут приобретать сходные признаки. Этот процесс получил название **конвергенции** (схождения признаков). Конвергентное развитие можно наблюдать у разных групп организмов: внешнее сходство формы тела у акул, ихтиозавров и дельфинов, внешнее подобие у многих групп сумчатых и плацентарных млекопитающих (рис. 13.8) и др. Органы, выполняющие одинаковые функции и внешне похожие, но разного происхождения, называют **аналогичными** (жабры рака и рыбы, крыло птицы и бабочки, роющие конечности крота и медведки).

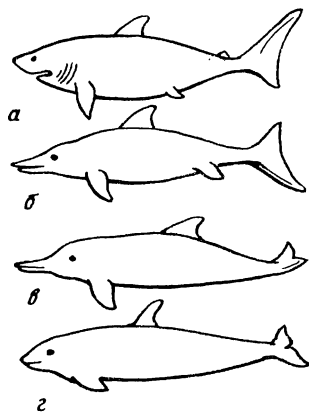


Рис. 13.8. Конвергенция у водных животных:

а — акула, б — ихтиозавр, в — дельфины, г — кататка

13.5.1. Направления и пути эволюционного процесса

С момента возникновения жизни развитие живой природы шло от простого к сложному, от низкоорганизованных форм к более высоко организованным и имело **прогрессивный** характер. В то же время осуществлялись специализация видов, их приспособление к конкретным условиям среды. В разработке проблем хода эволюции большое значение имели труды А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена. А.Н. Северцов предложил из общего понятия эволюционного прогресса выделить **биологический прогресс** и описал три основных пути его достижения.

Биологический прогресс вида характеризуется возрастанием приспособленности особей к окружающей среде, успехом в борьбе за существование, что ведет к повышению численности особей, расширению ареала, увеличению количества и разнообразия дочерних групп (популяций и подвидов внутри вида, видов в роде и т.п.). Прогрессирующими следует считать многие группы насекомых, костистых рыб, цветковых растений и др.

В природе также наблюдается и **биологический регресс**, который характеризуется противоположными показателями: уменьшением численности особей группы, сокращением ареала,

уменьшением числа и разнообразия дочерних групп. В итоге биологический регресс может привести к вымиранию группы. Исчезли древовидные плауны и хвощи, древние папоротники, большинство древних земноводных и пресмыкающихся. Регрессирующим является род выхухолей, состоящий всего из двух видов, семейство гинкговых и др. Деятельность человека часто может являться значительным фактором биологического прогресса одних видов (одомашненных животных, культурных растений, сорняков, вредителей и паразитов) и регресса других (вследствие усиленного отстрела резко сократилась численность и сузился ареал соболя, на грани вымирания находится уссурийский тигр).

Изучение особенностей исторического развития живой природы показывает, что в ходе эволюции сочетаются и закономерно сменяют друг друга разные пути достижения биологического прогресса. Северцов выделял три основных пути эволюционных преобразований: *ароморфоз*, *идеоадаптация*, *общая дегенерация*.

Ароморфозы — усложнения строения и функций организмов, которые ведут к общему повышению организации и жизнеспособности группы в новых условиях обитания. Это дает широкие преимущества данной группе и обеспечивает выход в другие адаптивные зоны. Ароморфозы не имеют прямого приспособительного характера, они повышают интенсивность жизнедеятельности особей, обуславливая их относительную независимость от условий среды. Ароморфозы сохраняются в поколениях, приводя к возникновению новых крупных систематических групп — типов, классов. Например, предки млекопитающих и птиц приобрели ароморфозы важнейших систем: нервной, кровеносной, дыхательной и др., что обеспечило освоение ими более сложных сред обитания.

Идиоадаптации — мелкие приспособления к специфическим условиям среды, полезные в борьбе за существование, но существенно не меняющие уровня организации. Идиоадаптации обеспечивают развитие группы внутри определенной среды обитания с возникновением большого числа близких форм одного уровня организации. Классы насекомых, птиц и млекопитающих на основе многочисленных идиоадаптаций (разнообразные преобразования различных органов) дали громадное многообразие видов. Идиоадаптации к узким, ограниченным условиям среды приводят к специализации группы (бактерии, живущие в горячих источниках; специализация некоторых растений к определенным опылителям и др.). Специализация при быстром изменении условий среды может привести к вымиранию (мезозойские ящеры).

Общая дегенерация — упрощение организации, образа жизни в результате приспособления к более простым условиям существования. Например, переход к паразитическому или сидячему образу жизни нередко сопровождается морфофизиологическими перестройками, редукциями некоторых органов и систем (у

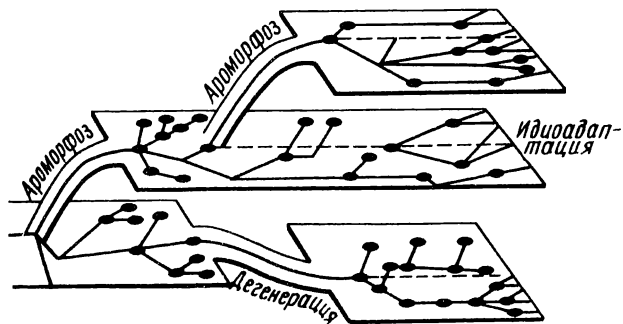


Рис. 13.9. Соотношение между ароморфозом, идиоадаптацией и дегенерацией

ленточных червей утрачены некоторые органы чувств, пищеварительная система; у повилики — атрофия корней и листьев).

В историческом развитии живого наблюдается определенная взаимосвязь путей эволюции. После значительных изменений организации (ароморфозы, упрощения в строении) и выхода в новую адаптивную зону начинаются интенсивные преобразования путем идиоадаптаций: освоение новой среды и дифференциация исходной группы на множество дочерних (рис.13.9).

13.5.2. Связь между индивидуальным и историческим развитием организмов

Индивидуальное развитие (онтогенез) организма осуществляется на основе постепенной реализации генетической информации в определенных условиях окружающей среды. Наследственная предопределенность онтогенеза благодаря механизму передачи генетической информации из поколения в поколение закрепляется в процессе исторического развития (филогенеза) данной группы организмов. Любые филогенетические преобразования группы происходят посредством генетически обусловленной перестройки онтогенезов организмов данной группы.

К. Бэрм при изучении эмбрионального развития разных групп позвоночных было обнаружено, что сначала появляются общие признаки типа, затем последовательно класса, отряда и, наконец, вида (рис. 13.10). Таким образом, эмбрионы разных животных с одним планом строения гораздо более сходны между собой, чем взрослые особи. Исходя из этого, Э. Геккель сформулировал биогенетический закон, согласно которому «онтогенез повторяет филогенез». Другими словами, стадии, которые организм проходит в процессе своего развития, повторяют историческое развитие той группы, к которой он относится. Несмотря на ряд ограничений,

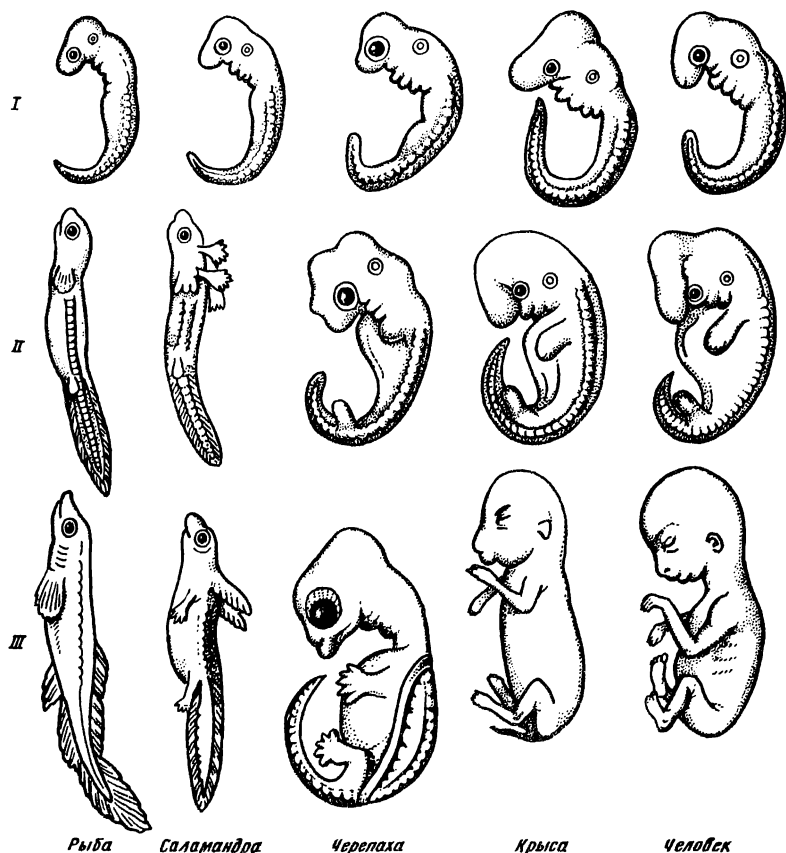


Рис. 13.10. Сходство начальных стадий (I — III) эмбрионального развития позвоночных

эмбрионы или личинки одного типа или класса в общих чертах построены по одному плану.

Так, в эмбриогенезе позвоночных появляются или лишь закладываются жаберные щели, сегментированные зачатки мускулатуры на спинной стороне, один круг кровообращения с двухкамерным сердцем. Во взрослом состоянии такое строение сохраняется только у рыб, а по мере развития зародышей других позвоночных появляются признаки амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих в соответствии с видовой принадлежностью. Изначальное сходство между зародышами можно расценить как проявление консервативно сохраняющейся наследственной информации, полученной от единых предков.

В дальнейшем на основании данных сравнительной эмбриологии в работах А.О. Ковалевского, А.Н. Северцова, И.И. Шмаль-

гаузена было показано, что в онтогенезе повторяется строение не взрослых предков, а их зародышей, при этом отдельные стадии могут выпадать. Кроме того, в эмбриональном развитии могут возникать различные морфофизиологические изменения, которые будут определять новые направления филогенеза. Например, у наземных позвоночных зародыш защищен зародышевыми оболочками, которых не было у предковых форм. Следовательно, хотя организмы и сохраняют механизмы развития, унаследованные от предков, но последующие адаптации к иным условиям среды и образу жизни изменяют ход развития.

13.6. Развитие органического мира

13.6.1. Доказательства эволюции органического мира

Клеточное строение растений и животных, сходство структурной организации и функционирования клеток, единство принципов хранения, реализации и передачи генетической информации, универсальность генетического кода — наиболее веские доказательства единства органического мира, основанные на данных биологии клеток.

Свидетельством истории происхождения видов служат гомологичные органы, рудименты и атавизмы. Понять степень родства крупных систематических групп позволяет наличие переходных форм, соединяющих в своем развитии признаки разных классов. Например, низшие млекопитающие утконос и ехидна откладывают яйца и имеют клоаку, как пресмыкающиеся. Установление степени общности и различий в строении организмов является задачей *сравнительной анатомии*.

Данные *эмбриологии* имеют большое значение для обоснования эволюционного учения. Сходство гаметогенеза, наличие в развитии одноклеточной стадии — зиготы, сходство зародышей на ранних этапах развития, связь между онтогенезом и филогенезом (см. разд. 13.5.2) свидетельствуют о единстве мира живых организмов.

Возраст Земли оценивается примерно в 4,6 млрд. лет. Примитивные формы жизни, видимо, возникли на Земле около 3,2—3,4 млрд. лет назад в результате процесса химической эволюции. На основе находок ископаемых форм в отложениях земных пластов удастся проследить историческое развитие живой природы. Историю Земли принято делить на определенные промежутки времени — эры; эры — на периоды. Палеонтология, исследующая остатки организмов, позволила установить возрастную последовательность осадочных пород и построить геохронологическую шкалу групп животных и растений, существовавших в разные геологические эпохи (табл.13.1).

Т а б л и ц а 13.1. Геохронологическая шкала и история развития живых организмов.

Эра (продолжи- тельность, млн. лет)	Период	Продолжи- тельность периода (млн. лет)	Группы животных	Группы растений
Кайно- зойская 62 — 70	Антропоген	1,5	Современный животный мир. Эволюция и господство человека	Современный растительный мир
	Неоген Палеоген	23,0 41 ± 2	Доминируют млекопитающие, птицы, насекомые. Появляются первые приматы (лемуры, долгопяты), позднее парапитеки и дриопитеки. Исчезают многие группы пресмыкающихся, головоногих моллюсков	Широко распространяются цветковые растения, особенно травянистые; сокращается флора голосеменных
Мезозой- ская 240	Мел	70	Преобладают костистые рыбы, первоптицы, мелкие млекопитающие; появляются и распространяются плацентарные млекопитающие и современные птицы; вымирают гигантские пресмыкающиеся	Доминируют современные покрытосеменные; сокращаются папоротники и голосеменные
	Юра	60	Господствуют гигантские пресмыкающиеся, костистые рыбы, насекомые, головоногие моллюски; появляется археоптерикс; вымирают древние хрящевые рыбы	Господствуют современные голосеменные; появляются первые покрытосеменные; вымирают древние голосеменные
	Триас	35 ± 5	Преобладают земноводные, головоногие моллюски, травоядные и хищные пресмыкающиеся; появляются костистые рыбы, яйцекладущие и сумчатые млекопитающие	Преобладают древние голосеменные; появляются современные голосеменные; вымирают семенные папоротники
Палео- зойская 570	Пермь	50 ± 10	Господствуют морские беспозвоночные, акулы; быстро развиваются пресмыкающиеся и насекомые; возникают зверозубые и травоядные пресмыкающиеся; вымирают стегоцефалы и трилобиты	Богатая флора семенных и травянистых папоротников; появляются древние голосеменные; вымирают древовидные хвощи, плауны и папоротники
	Карбон	65 ± 10	Доминируют земноводные, моллюски, акулы, двоякодышащие рыбы; появляются и быстро развиваются крылатые формы насекомых, пауки, скорпионы; возникают первые пресмыкающиеся; заметно уменьшаются трилобиты и стегоцефалы	Обилие древовидных папоротникообразных, образующих "каменноугольные леса"; возникают семенные папоротники; исчезают псилофиты

Продолжение табл. 13.1

Эра (продолжи- тельность, млн. лет)	Период	Продолжи- тельность периода (млн. лет)	Группы животных	Группы растений
	Девон	55	Преобладают панцирные, моллюски, трилобиты, кораллы; появляются кистеперые, двоякодышащие и лучеперые рыбы, стегоцефалы	Богатая флора псилофитов; появляются мхи, папоротникообразные, грибы
	Силур	35	Богатая фауна трилобитов, моллюсков, ракообразных, кораллов; появляются панцирные рыбы, первые наземные беспозвоночные (многоножки, скорпионы, бескрылые насекомые)	Обилие водорослей; растения выходят на сушу — появляются псилофиты
	Ордовик Кембрий	55 ± 10 80 ± 20	Преобладают губки, кишечнополостные, черви, иглокожие, трилобиты; появляются бесчелюстные позвоночные (щитковые), моллюски	Процветание всех отделов водорослей
Протерозойская 2600			Широко распространены простейшие; появляются все типы беспозвоночных, иглокожих; появляются первичные хордовые — подтип Бесчерепные	Широко распространены синезеленые и зеленые водоросли, бактерии; появляются красные водоросли
Архейская 3500			Возникновение жизни: прокариоты (бактерии, синезеленые водоросли), эукариоты (простейшие) примитивные многоклеточные Образование Земли	

13.6.2. Эволюция клеток

Первые этапы эволюции жизни на Земле были связаны с прокариотами (см.разд.1.2). Учитывая восстановленный характер атмосферы в доклеточную эпоху, можно считать, что первичные организмы были анаэробными гетеротрофами и потребляли для питания готовые органические вещества, синтезированные абиогенным путем. В дальнейшем основным путем получения энергии стало использование света. Первыми автотрофными фотосинтетиками были некоторые виды бактерий и синезеленые водоросли. В результате фотосинтеза в атмосферу начал выделяться кислород, что явилось предпосылкой для возникновения *аэробного дыхания*, которое почти в 20 раз эффективнее брожения.

Следующим значительным событием биологической эволюции стало возникновение эукариотических клеток. Многие ученые считают, что в основе их происхождения лежит симбиоз нескольких прокариотических клеток (см.рис.1.5). Образование более сложного типа клеточной организации и переход на его основе к половому размножению с диплоидией и рекомбинацией наследственного материала значительно увеличили эволюционные возможности и стали предпосылкой для возникновения многоклеточных организмов и их последующей дифференциации.

13.6.3. Эволюция многоклеточных

Основные преимущества многоклеточных организмов обусловлены тем, что все клеточные механизмы и свойства оказываются повторенными много раз. Это обеспечивает большую длительность онтогенеза (возможно замещение клеток); позволяет особи оставить больше потомков (для размножения можно выделить много клеток), иметь значительные размеры и разнообразное строение тела, что обуславливает меньшую зависимость от внешних условий за счет стабильности внутренней среды организма. Кроме того, многоклеточность обеспечивает дифференцировку клеток, их специализацию для выполнения определенных функций. Это приводит к большей функциональной эффективности.

Царство Растения. У истоков *низших растений* находятся примитивные жгутиковые. Видимо, переход к многоклеточности неоднократно осуществлялся через колониальные формы одноклеточных и нитчатых форм зеленых водорослей к многоклеточным зеленым, бурым и красным водорослям. В это же время, вероятно, появились первые водоросли, прикрепленные к дну. У некоторых бурых водорослей в цикле развития начинает преобладать спорофит с его эволюционными преимуществами, обусловленными диплоидностью; совершенствуется строение таллома (расчленение, многослойность).

В конце силура происходили крупные горообразовательные процессы, повлекшие гибель множества животных и растений, оказавшихся на суше. В прибрежных областях, в условиях периодического заливания водой, из многоклеточных водорослей развились первые обитатели суши — псилофиты. Слоевище псилофитов имело ткани (покровные, механические, проводящие), сложную структуру осевого органа — таллома. Псилофиты дали начало наземным *высшим растениям*: споровым (мохообразным, плаунам, хвощам, папоротникам) и через *семенные папоротники* семенным растениям (голо- и покрытосеменным).

Дальнейшая эволюция растений в наземных условиях шла по пути дифференциации вегетативных органов (появления корней, листьев, более сложного ветвления стебля), развития покровных тканей с толстостенными, содержащими восковидные вещества клетками, совершенствования проводящей системы (переход от трахеид к сосудам). Гаметофит перемещается на спорофитное материнское растение; с развитием пыльцы перед оплодотворением появляется опыление.

Царство Грибы. Обособленная группа эукариотических гетеротрофных организмов с сапрофитным, паразитическим или симбиотическим образом жизни. Видимо, ведут происхождение от гетеротрофных примитивных эукариот, близких к предковым формам главной линии царства животных (рис.13.11).

Царство Животные. Происхождение многоклеточных животных из одноклеточных в ископаемых остатках не прослеживается. Считают, что все животные развились от общих предковых форм. Если строго следовать биогенетическому закону, то каждая стадия онтогенеза повторяет какую-то стадию филогенеза и предком многоклеточных следует считать гаструподобную форму. Согласно теории гастреи Геккеля, осуществлялось объединение отдельных жгутиковых в колонию, которая постепенно преобразовывалась в шарообразную полость, напоминавшую бластулу. Затем происходило впячивание одной из сторон колонии с формированием двуслойного гипотетического организма — *гастреи* (рис. 13.12).

По мнению И.И. Мечникова, внутренний слой у предковой формы многоклеточных образовался путем миграции специализирующихся на фагоцитозе клеток в полость колонии. Он назвал этот гипотетический организм *фагоцителлой*. Из гастреи или фагоцителлы можно вывести происхождение *губок* и *кишечнополостных*. По плану строения они состоят из двух слоев и обладают радиальной симметрией. Древние кишечнополостные, видимо, лежат в основе происхождения *плоских червей*, формирующихся в онтогенезе из трех зародышевых листков и обладающих двусторонней симметрией. Древние ресничные черви дали начало первым вторичнополостным животным — *кольчатым*

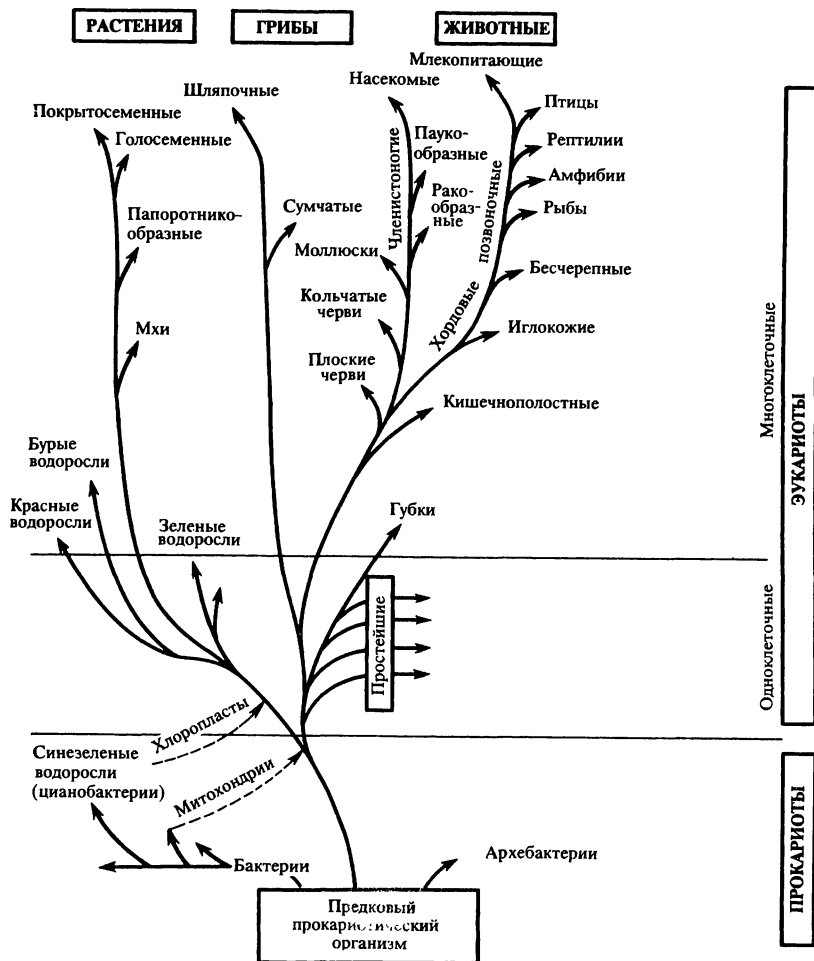


Рис. 13.11. Филогенез основных групп организмов

червям. Древние морские многощетинковые, вероятно, являются основой появления типов Членистоногие, Моллюски и Хордовые.

В морях кембрия уже существовали все типы животных. Для большинства из них характерны наличие двусторонней симметрии, третьего зародышевого листка, полости тела, внутреннего (хордовые) или наружного (членистоногие) твердого скелета, прогрессирующая способность к активному передвижению, обособление переднего полюса тела с ротовым отверстием и органами чувств, постепенное совершенствование центральной нервной системы и сенсорного аппарата.

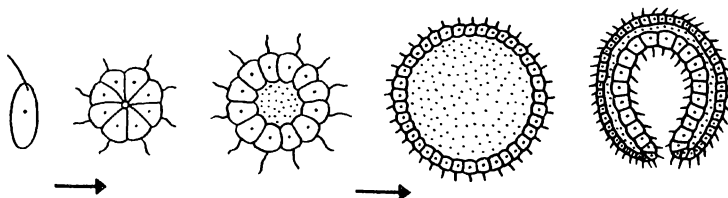


Рис. 13.12. Теория гастреи Геккеля

Колония жгутиконосцев формирует гипотетический двуслойный организм — гастрею

В ордовике появляются рыбообразные бесчелюстные щитковые, отдаленно напоминающие современных *круглоротых* (миног и миксин), но защищенные мощно развитыми костными пластинами. Рыбы последующих периодов весьма разнообразны: появляются панцирные рыбы, затем хрящевые, двоякодышащие, кистеперые и лучеперые.

Наиболее важные ароморфозы — развитие из жаберных дуг подвижных челюстей (обеспечило активный захват добычи); развитие из кожных складок плавников, а затем формирование поясов парных грудных и брюшных конечностей (увеличило маневренность движения в воде) — способствовали перестройке всей организации рыб. Двоякодышащие и кистеперые посредством пузырей, имеющих связь с пищеводом и снабженных системой кровеносных сосудов, могли дышать атмосферным кислородом. Кистеперые дали начало первичным земноводным — *стегоцефалам*.

Выход на сушу первых позвоночных был обеспечен преобразованием плавников в конечности наземного типа, воздушных пузырей в легкие. Освоение суши пресмыкающимися обеспечило сухие ороговевшие покровы, внутреннее оплодотворение, защитные оболочки зародыша и богатой желтком яйцеклетки. От примитивных рептилий через зверозубых ящеров появились *первые млекопитающие*. Позднее, также от одной из ветвей пресмыкающихся, появляются *зубатые птицы* (археоптерикс), а затем *современные птицы*. Теплокровность, четырехкамерное сердце, одна дуга аорты (создает полное разделение большого и малого кругов кровообращения), интенсивный обмен веществ обеспечивают расцвет млекопитающих и птиц. В конце мезозоя появляются *плацентарные млекопитающие*, позднее от насекомых обособляется отряд *Приматы*. Важнейшим событием антропогена было появление человека.

Параллельно эволюции позвоночных шло развитие *беспозвоночных*. Переход из водной в воздушную среду осуществился у паукообразных и насекомых на основе совершенствования твердого наружного скелета, членистых конечностей, органов выделения,

нервной системы и поведенческих реакций, формирования органов воздушного дыхания. Среди моллюсков выход на сушу наблюдался значительно реже и не приводил к такому разнообразию видов, какое наблюдается у насекомых. В целом наиболее высокоразвитые беспозвоночные (насекомые и головоногие моллюски) уступают по сложности высшим классам хордовых животных.

Ключевые слова и понятия

Аналогичные органы	движущий
Ароморфоз	стабилизирующий
Биогенетический закон	разрывающий
Биологический прогресс	Закон Харди — Вайнберга
Борьба за существование:	Идеоадаптация
внутривидовая	Изоляция
межвидовая	Конвергенция
с неблагоприятными условиями	Креационизм
Вид, критерии вида	Ламаркизм
Видообразование:	Макроэволюция
аллопатрическое	Микроэволюция
симпатрическое	Мутационный процесс
Внутреннее стремление организмов к прогрессу	Трансформизм
Генофонд	Общая дегенерация
Гомологичные органы	Онтогенез
Градация	Относительная целесообразность
Дарвинизм	Популяционные волны
Дивергенция	Популяция
Дрейф генов	Синтетическая теория эволюции
Естественный отбор:	Факторы эволюции
	Филогенез

Проверьте себя

- Укажите, почему приспособительный ход эволюции носит относительный характер:
 - а) естественный отбор обеспечивает выживание наиболее приспособленных и преимущественное оставление ими потомства; б) реакции организма на воздействия среды носят целесообразный характер и передаются по наследству; в) приспособленность видов на основе отбора соответствует лишь тем условиям среды, в которых виды длительное время существуют, и не соответствует другим условиям; г) возникновение новых видов происходит постепенно, путем накопления полезных индивидуальных изменений, увеличивающихся из поколения в поколение.
- Какие признаки характеризуют совокупности особей (вид — 1, популяция — 2) с собственной эволюционной судьбой?
 - а) Скрещивания внутри группы носят случайный характер; б) группа занимает определенный ареал; в) генофонд группы — генетически открытая система; г) особи группы имеют общее происхождение, сходство в строении, в физиологических и биохимических свойствах; д) генофонд группы — практически генетически закрытая система; е) скрещивания внутри группы носят неслучайный характер.
- Укажите, при наличии какого из перечисленных факторов не может поддерживаться равновесие частот аллелей в популяции:
 - а) большая численность популяции; б) миграция особей из других популяций отсутствует; в) мутационный процесс идет на достаточно высоком уровне; г) отбор в пользу или против какого-либо аллеля отсутствует; д) внутри популяции идет свободное скрещивание.

4. Назовите характерные особенности факторов эволюции (мутационного процесса — 1, популяционных волн — 2, изоляции — 3, естественного отбора — 4, дрейфа генов — 5):
 - а) закрепляет изменения генофонда; б) увеличивает генетическое разнообразие популяции; в) фактор ненаправленного действия; г) обеспечивает избирательное воспроизводство генотипов; д) изменяет частоту аллелей в генофонде; е) направляющий фактор эволюции.
5. Укажите, какое из перечисленных ниже утверждений, касающихся разрывающей формы естественного отбора, неверно:
 - а) действует в измененных условиях среды и способствует изменению среднего значения признака; б) способствует сохранению признаков вида в относительно постоянных условиях среды; в) действует в разнообразных условиях среды и благоприятствует нескольким фенотипически разным формам.
6. Новый вид может возникнуть в результате:
 - а) расселения популяций за пределы ареала исходного вида; б) удвоения генетического материала; в) миграции особей со сходными генотипами из соседних популяций; г) расчленения ареала вида различными преградами; д) отсутствия отбора в пользу или против какого-либо гена; е) сезонной изоляции; ж) постепенного накопления мутаций, сохраняемых отбором.
7. Укажите среди черт строения плоских червей особенности организации различных классов, которые можно отнести к ароморфозу (1), идеоадаптации (2) и дегенерации (3):
 - а) наличие крючьев или присосок; б) двусторонняя симметрия; в) формирование трех зародышевых листков; г) отсутствие пищеварительной системы; д) органы выделения протонефридиального типа; е) утрата некоторых органов чувств.

Глава 14

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) вымершие гоминиды — австралопитековые, Человек умелый;
 - б) вымершие группы рода *Homo* — архантропы и палеоантропы;
 - в) ископаемые формы неантропов — кроманьонцы;
 - г) биологические и социальные факторы антропогенеза;
 - д) расы человека — евразийская, азиатско-американская, экваториальная.
2. Описать систематическое положение человека как биологического вида и объяснить, почему вид *Homo sapiens* можно отнести к той или иной таксономической группе животных.
3. Представлять отличительные черты человека и животных.
4. Объяснить роль в антропогенезе каждого из перечисленных ниже факторов: прямохождение; гибкие кисти рук, способные осуществлять хватательную функцию; стереоскопическое зрение; большой объем головного мозга; орудийная деятельность.
5. Объяснить, на каком этапе антропогенеза социальные факторы эволюции приобрели ведущую роль.
6. Указать, какие палеонтологические данные свидетельствуют о последовательных этапах формирования физических и социальных черт вида Человек разумный.
7. Представлять своеобразие действия факторов антропогенеза в популяциях современного человека.
8. Представлять, что значение расовых различий не должно преувеличиваться и служить причиной расовой дискриминации.

Вопрос о происхождении человека постоянно привлекал к себе внимание людей. Попытки понять и объяснить собственное происхождение отражены в верованиях, легендах, сказаниях разных племен и народов. Однако эта проблема могла получить свое научное объяснение лишь на основе теории эволюции. Первая гипотеза о происхождении человека была предложена Ж.-Б.Ламарком. Он допускал происхождение человека от древних человекообразных обезьян в результате перехода к прямохождению, причем стадный образ жизни первобытных людей способствовал развитию речи.

Значительным событием в понимании истории человека как вида стала книга Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (1871). Он считал, что происхождение человека от древних человекообразных обезьян связано с естественным и половым отбором. Ч. Дарвин также обратил внимание на влияние социальных факторов в эволюции человека. В последующем антропогенез усиленно изучали, однако лишь в последние 30—40 лет в антропологии накопились данные, позволившие ответить на многие важные вопросы.

14.1. Положение человека в системе животного мира

Данные сравнительной эмбриологии и анатомии ясно показывают в развитии и в строении тела человека черты сходства с животными и позволяют отнести вид Человек разумный *Homo sapiens* к типу хордовых, подтипу позвоночных, классу млекопитающих, подклассу плацентарных, отряду приматов.

Отряд Приматы

Подотряд Низшие приматы, или Полуобезьяны

Семейства: Тупайи, Лемуры, Лори, Долгопяты

Подотряд Высшие приматы, или Обезьяны

Семейства: Капуцины, Игрунки, Низшие узконосые обезьяны, или Мартышки, Высшие узконосые, или Человекообразные обезьяны (гibbon, орангутан, горилла, шимпанзе)

Семейство Люди: Человек разумный (вымершие виды — Австралопитеки, Питекантропы, Синантропы, Неандертальцы)

У человека (как у хордовых) на ранних этапах эмбрионального развития внутренний скелет представлен хордой, полость глотки содержит жаберные щели, нервная трубка закладывается на спинной стороне, тело имеет двустороннюю симметрию. По мере развития замена хорды на позвоночный столб, формирование черепа и челюстного аппарата, появление скелета парных свободных конечностей, наличие пяти отделов головного мозга,

формирование сердца на брюшной стороне позволяют отнести человека к позвоночным. Как у млекопитающих, позвоночник человека разделен на пять отделов, кожа покрыта волосами и содержит потовые и сальные железы; характерно наличие диафрагмы, четырехкамерного сердца, теплокровности. Наличие матки, питание плода через плаценту и вскармливание детенышей молоком позволяют отнести человека к плацентарным. Такие признаки, как передние конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), наличие ногтей, одна пара сосков молочных желез, расположение глаз в одной плоскости (обеспечивает объемное зрение), замена молочных зубов и т.д., позволяют отнести человека к приматам.

С человекообразными обезьянами у человека много общих признаков: сходная структура мозгового и лицевого черепа, хорошо развитые лобные доли головного мозга, слабо развитая обонятельная зона, большое число извилин коры больших полушарий, наличие аппендикса, исчезновение хвостового отдела позвоночника, развитие мимической мускулатуры и др. Кроме морфологических признаков о сходстве человека и человекообразных обезьян свидетельствует и ряд других данных: сходны резус-факторы и группы крови (AB0); человекообразные обезьяны восприимчивы ко многим болезням человека и др.

В последнее время разработаны методы определения эволюционного родства организмов путем сравнения их хромосом и белков. Белки синтезируются на основе наследственной информации, заключенной в генах. Родство между видами тем больше, чем больше сходство между белками, а следовательно, и нуклеотидными последовательностями молекул ДНК представителей этих видов. Белки человека и шимпанзе сходны на 99%.

О родстве человека с животными свидетельствует также наличие у человека атавизмов и рудиментов. Атавизмы — появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в процессе эволюции. Атавистические признаки, встречающиеся иногда у человека (наружный хвост, обильный волосяной покров на лице, сильно развитые клыки, многососковость и др.), свидетельствуют о том, что гены, ответственные за данный признак, сохраняются в процессе эволюции в генофонде, но их действие при нормальном онтогенезе блокировано. Рудименты — недоразвитые органы, практически утратившие в процессе эволюции свои функции по сравнению с гомологичными органами предковых форм. В отличие от атавизмов рудименты встречаются практически у всех особей данного вида. У человека насчитывают около 90 рудиментов: червеобразный отросток (аппендикс), волосяной покров туловища, ушные мышцы, копчиковый отдел позвоночника и др.

Т а б л и ц а 14.1. Основные стадии эволюции человека

Признаки	Антропоиды	Семейство Гоминиды				
	<i>Дриопитек</i>	Австралопитеко- вые <i>Австралопитек</i>	Человек умелый	Древнейшие люди <i>Питекантроп</i> <i>Синантроп</i>	Древние люди <i>Неандерталец</i>	Новые люди <i>Кроманьонец</i> <i>Современный человек</i>
Возраст, лет	18 млн.	5 млн.	2—3 млн.	2 млн.—200 тыс.	250—35 тыс.	50—40 тыс.
Внешний вид	Небольшие животные с округлым черепом, бинокулярным зрением, хорошо развитым головным мозгом; могут находиться в вертикальном положении	Масса до 50 кг, рост до 150 см, руки свободны, прямохождение	Фаланги пальцев сплюснены, первый палец стопы не отведен в сторону	Рост около 160 см, массивный костяк, положение тела полусогнутое	Рост 155—165 см, коренастые люди, ходили несколько согнувшись	Рост около 180 см, физический тип современного человека
Объем мозга, см ²		550—650	750	700—1200	До 1400	Около 1400
Череп	Человекоподобные черты в строении нижней челюсти	Массивные челюсти, небольшие резцы и клыки	Зубы человеческого типа	Кости черепа массивные, лоб покатый, надбровные валики выражены	Скошенные лоб и затылок, большой надглазничный валик, подбородочный выступ развит слабо	Мозговой череп преобладает над лицевым, сплошной надглазничный валик отсутствует, подбородочный выступ хорошо развит
Орудия труда	Манипуляция с окружающими предметами	Систематическое использование естественных предметов	Изготовление примитивных орудий труда	Изготовление хорошо выделанных каменных орудий труда	Изготовление разнообразных каменных орудий труда	Изготовление сложных орудий труда и механизмов
Образ жизни	Стадность	Стадность, охота, собирательство	Кооперирование во время охоты и групповая защита	Общественный образ жизни, поддержание огня, примитивная речь	Коллективная деятельность, забота о ближних, продвинутая речь	Настоящая речь, абстрактное мышление, развитие сельского и промышленного хозяйства, техники, науки, искусства

В то же время между человеком и человекообразными обезьянами существуют коренные отличия. Только человеку присуще истинное прямохождение. В силу вертикального положения скелет человека имеет широкий таз, плоскую грудную клетку, резкие изгибы позвоночника, сводчатую стопу, большой палец нижних конечностей приблизился к остальным и принял на себя функцию опоры. Гибкая кисть руки — органа труда — способна выполнять самые разнообразные и высокоточные движения. Мозговой отдел черепа значительно преобладает над лицевым. Человек имеет очень сложно устроенный головной мозг объемом около 1000—1800 см³. Площадь коры больших полушарий составляет в среднем 1250 см², что значительно выше, чем у человекообразных обезьян. В мозге человека значительно развиты лобные, височные и теменные доли, в которых расположены важнейшие центры психики и речи. Человек обладает сознанием и мышлением, создал искусство и науку. Эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и приобрела социальный характер.

14.2. Предшественники человека

Согласно палеонтологическим данным, от примитивной группы древних млекопитающих — насекомоядных — около 35 млн. лет назад обособилась группа животных, давшая впоследствии приматов. Из ныне живущих форм к ним наиболее близки *тупайи* — низшие из современных приматов. Приматы относятся к наиболее высоко организованному млекопитающим и обладают рядом антропоидных черт: значительно развит головной мозг, глазницы направлены вперед, конечности хватательного типа, на всех пальцах развиты ногти, одна пара сосков и др.

От предков современных тупай в палеогене кайнозойской эры отделилась ветвь, давшая предков современных человекообразных обезьян — *парапитеков* (небольших животных, ведших древесный образ жизни и питавшихся растениями и насекомыми). Их челюсти и зубы были подобны челюстям и зубам человекообразных обезьян. В дальнейшем парапитеки дали начало современным гиббонам и орангутанам, а также вымершей ветви древесных обезьян — *дриопитекам* (табл.14.1). Последние появились 17—18 млн. лет назад в неогене и вымерли около 8 млн. лет назад. За более чем 10 млн. лет обитания в тропических лесах у дриопитеков сформировались передние конечности, приспособленные к лазанию по деревьям и добыванию пищи, большой головной мозг с высоким развитием двигательных отделов, бинокулярное зрение и др.

В связи с похолоданием климата и вытеснением тропических и субтропических лесов к югу в конце палеогена сформировались обширные открытые пространства с растительностью саванного

типа. Можно предположить, что популяции дриопитеков расселились по разным местообитаниям: предковые формы современных человекообразных обезьян — в дождевые тропические леса, где они передвигались, главным образом цепляясь руками за ветки и раскачиваясь (образовались два вида: горилла и шимпанзе), а другие — на открытые пространства, где они были вынуждены вставать на задние конечности, видимо, чтобы лучше обозревать местность. Со временем, попав под давление естественного отбора, такое положение из случайного, вынужденного перешло в необходимое.

Прямохождение сыграло огромную роль в эволюции антропоидов, так как оно освободило передние конечности, что позволило использовать их для манипуляций с окружающими предметами при добывании пищи, ухода за детенышами и выполнения различных других функций хватательного типа. Освободившиеся от функции передвижения верхние конечности (наряду с развитым головным мозгом, органами чувств и стадным образом жизни) явились необходимыми преадаптациями к развитию в последующем трудовой деятельности. Некоторые из популяций дриопитеков положили начало, вероятно, эволюции предшественников человека — *австралопитекам*. Таким образом, в палеогене линия людей (семейство Гоминиды — Прямоходящие приматы) отделилась от линии, ведущей к современным человекообразным обезьянам (рис.14.1).

Австралопитеки — вымершая группа гоминид (скелетные останки найдены в Южной Африке) — вели стадный образ жизни и занимались охотой и собирательством, начали освоение огня. Они жили около 5 млн. лет назад, систематически использовали естественные предметы (камни, палки, кости и т. п.) в качестве орудий труда. Судя по строению зубной системы, эти животные были всеядными; слабое развитие клыков согласуется с предположением, что функции нападения и защиты у них должны были перейти к верхним конечностям. Масса тела 20 — 50 кг, рост 120—150 см, объем мозга около 650 см³. Они ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела, руки были свободными и могли ловить животных, бросать камни и совершать другие действия.

Позднее (2 — 3 млн. лет назад) австралопитеки дали начало более прогрессивной ветви — *Человеку умелому*. Это новое видовое наименование связано с тем, что рядом с костными останками этого существа были найдены изготовленные им примитивные режущие и рубящие орудия из гальки. Рост достигал 150 см, объем головного мозга был на 100 см³ больше, чем у австралопитека, зубы человеческого типа, фаланги пальцев сплюснены, первый палец стопы, как и у современного человека, не был отведен в сторону. Хотя в морфологическом отношении Человек умелый значительно не отличался от австралопитеков,

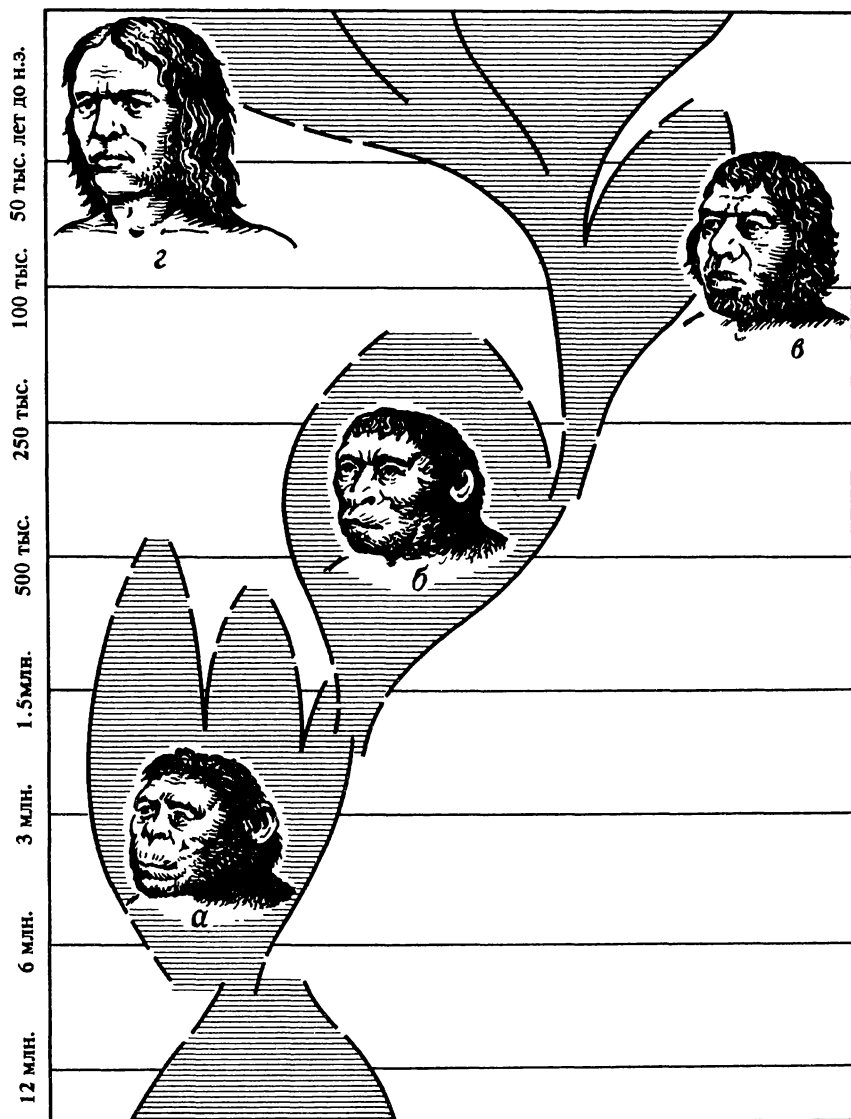


Рис. 14.1. Основные этапы эволюции человека:

а — австралопитеки, *б* — архантроп, *в* — палеантроп, *г* — неоантроп

однако, являясь создателем самой примитивной культуры палеолита, он преодолел грань, отделяющую ископаемых человекообразных обезьян от древнейших людей.

В течение длительной фазы предшественников человека действовали преимущественно эволюционные факторы генетической изменчивости и отбора. Изменение условий существования создало сильное давление отбора в пользу выживания особей и групп с признаками, содействовавшими прогрессивному развитию прямохождения, способности к трудовой деятельности, совершенствованию верхних конечностей и познавательной активности головного мозга. Естественный отбор сохранял признаки, способствующие усилению совместного поиска добычи, защите от хищных зверей, заботе о потомстве и т.д., что содействовало развитию стадности как ступени к возникновению социальности.

Примерно 8 млн. лет назад начался период перехода от животного к человеку, в конце которого стоит род человека *Номо*. Ископаемые представители семейства Гоминиды (австралопитеки, группы вида Человек умелый) 1,5 — 2 млн. лет назад широко расселились по Африке, Средиземноморью, Азии. Использование орудий, стадный образ жизни способствовали дальнейшему развитию мозга, возникновению речи, социальности. Эволюция физических и общественных особенностей первых людей охватывает три этапа: древнейшие люди, древние люди и современные люди.

14.3. Этапы эволюции человека

Основным, имеющим палеонтологическое подтверждение признаком перехода от дочеловеческой фазы к человеческой фазе развития считают формирование способности к планомерной трудовой деятельности, заключающейся в переходе от случайного использования естественных предметов как орудий труда к изготовлению специализированных орудий, предназначенных для разных целей. Существенными преадаптациями были прямохождение, хватательная рука и хорошо развитая высшая нервная деятельность — признаки, унаследованные от предков. К ним добавились высокоразвитая забота о потомстве и сохранение старшего поколения, любопытство к окружающей среде, коллективная деятельность, социальные структуры и все более усложняющаяся система общения — язык.

Социальные закономерности, создавшие наряду с генетической системой наследования информации новую систему передачи из поколения в поколение разнообразной культурной и научно-технической информации, стали играть все более важную роль, освобождая человека от жесткого контроля естественного отбора. Постепенно человек становился существом, жизнь которого определяется социальными законами, причем познавательный

аппарат головного мозга обеспечил человеку решающее преимущество перед всеми другими обитателями Земли.

Древнейшие люди (архантропы). К настоящему времени известно несколько ископаемых форм: Питекантроп (обезьяночеловек), его останки были обнаружены на о. Ява в 1891 г.; Синантроп, его останки были обнаружены в 1927 г. в пещере близ Пекина, и др. Их, видимо, можно отнести к одному виду — Человек прямоходящий, группы которого жили приблизительно от 2 млн. до 200 тыс. лет назад (табл. 14.1). В этот период, расселяясь и попадая в новые условия существования, популяции Человека умелого образовывали отдельные изолированные формы архантропов, занимающих по многим существенным признакам промежуточное положение между австралопитеком и современным человеком.

Перспективным направлением эволюции было возникновение и дальнейшее развитие способности к изготовлению орудий труда, что было взаимосвязано с дальнейшим развитием прямохождения и головного мозга; освоение огня, что явилось дополнительным источником тепловой энергии, способствовало защите от диких животных. Изготовление орудий требовало понимания их назначения и способа производства.

Понятийная деятельность связана с речью и мышлением в процессе коллективной трудовой деятельности. Объем мозга архантропов (700—1200 см³) позволял обладать примитивной речью. (Считают, что при массе мозга 750 г ребенок современного человека овладевает речью.) Рост мужчин составлял около 160 см, возможно, и более. Кости черепа очень толстые, лоб покатый, выражены надбровные валики, подбородочный выступ отсутствовал, массивные челюсти. Все это указывает на значительные отличия архантропов от современного человека. Их эволюция осуществлялась еще под преимущественным влиянием биологических факторов.

Древние люди (палеоантропы). Эта форма занимает промежуточное положение между архантропами и ископаемыми формами Человека разумного. На данном этапе антропогенеза наряду с биологическими факторами эволюции начинают действовать и социальные факторы: объединение усилий особей в процессе труда, охоты и защиты, передача накопленного опыта и традиций следующим поколениям, развитие интеллекта и др. К палеоантропам относят неандертальцев (впервые их останки найдены в долине р. Неандерталь в Германии в 1856 г.). Они были широко расселены в Европе, Африке и Азии. Неандертальцы жили в ледниковую эпоху от 250 до 35 тыс. лет назад в пещерах, группами по 50—100 человек. Они изготавливали разнообразные специализированные каменные орудия: ручные рубила, скребла, остроконечники и др. Мужчины коллективно охотились, женщины и дети собирали съедобные корни и плоды. Неандертальцы

постоянно поддерживали и широко использовали огонь для приготовления пищи, одевались в шкуры.

Для неандертальцев характерны: небольшой рост (155—165 см), низкий скошенный лоб и затылок, большой надглазничный валик, развитые лобные доли; объем мозга возрос до 1400 см³. Особенности строения нижней челюсти (слаборазвитый подбородочный выступ) указывают, что у них была зачаточная речь.

В суровых условиях климата естественный отбор способствовал выживанию любой ценой, в том числе и ценой жизни своих соплеменников. Однако трудовая деятельность требовала объединения усилий отдельных индивидуумов в процессе труда, охоты и защиты от крупных хищников. Необходимым условием являлась передача накопленного опыта и традиций последующим поколениям. Дальнейшее совершенствование коллективных взаимоотношений, развитие интеллекта способствовали успеху в совместной борьбе за жизнь и привели некоторые группы неандертальцев к формированию нового вида — Человек разумный.

Современные люди (неоантропы). Возникновение людей современного физического типа, сменивших древних людей, осуществилось 50—40 тыс. лет назад. Некоторое время палеоантропы и неоантропы существовали совместно, а затем неандертальцы были вытеснены первыми современными людьми — кроманьонцами (костные останки впервые были найдены в гроте Кроманьон во Франции в 1868 г.). Человек современного типа, вероятно, возник в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии и затем широко расселился в остальных частях Земли. От него, видимо, произошли все современные человеческие расы.

В целом кроманьонцы обладали всем комплексом физических особенностей ныне живущих людей: рост до 180 см; мозговая часть черепа преобладала над лицевой; сплошной надглазничный валик отсутствовал; развитый подбородочный выступ указывал на хорошо развитую членораздельную речь; масса головного мозга значительно не изменилась, но наиболее развитыми оказались лобные доли и зоны, связанные с развитием речи и мышления.

На этом этапе эволюция вышла из-под ведущего контроля биологических факторов, и в развитии Человека разумного социальные отношения играют все возрастающую роль.

14.4. Факторы антропогенеза

Антропогенез — один из разделов антропологии (науки о человеке), изучающий происхождение и эволюцию человека, становление его как вида в процессе формирования общества.

Историческое развитие человекообразных обезьян и человека осуществлялось под влиянием тех же факторов биологической

эволюции: мутационного процесса, популяционных волн, дрейфа генов, изоляции и естественного отбора (см. разд.13.3), — что и остальных видов живой природы. Однако для антропогенеза недостаточно только биологических закономерностей. Происхождение человека — это уникальное явление, при котором осуществился переход от биологических к социальным процессам. Социальные факторы антропогенеза (трудовая деятельность, общественный образ жизни, речь и мышление) приобрели важное значение в эволюции человека. На первых этапах эволюции решающее значение имел отбор на лучшую приспособляемость к меняющимся условиям окружающей среды. Однако в дальнейшем развитие трудовой деятельности, требуя объединения усилий людей в процессе труда, охоты и т.д., выдвинуло проблему передачи индивидуального опыта в пределах коллектива. Преимущества перед другими получили племена, которые поддерживали не только физически сильных особей, но и сохраняли полезных своими умственными способностями детей — будущее поколение, стариков — хранителей информации о способах выжить (мастеров по выделке орудий, охотников).

Если особенности строения и физиологии человека передаются по наследству на основе генетической информации, то социальная информация передается с помощью слова при обучении и определяет духовный облик индивидуума. Каждое взрослое поколение передает последующим опыт, знания, духовные ценности в процессе воспитания и образования.

Для древнейших и древних людей были характерны значительные сдвиги в морфологии особей и одновременно относительно медленное совершенствование орудий труда. В развитии неантропов появляется иная закономерность — интенсивное обогащение духовного мира, рост интеллекта, гигантская скорость развития производства и практически отсутствие уловимых тенденций в изменении строения тела человека (физический облик человека почти не изменился в течение последних 40 тыс. лет). Для современных людей ведущими и определяющими стали общественно-трудовые отношения. Человек разумный в результате социального развития приобрел решающие преимущества среди всех живых существ.

Социальная эволюция человека сложилась на фундаменте биологической эволюции. Это означает, что возникновение социальной формы движения не отменило действие биологических законов, а лишь изменило их проявление. Биологический вид *Homo sapiens* составляет часть биосферы и продукт ее эволюции. Закономерности биологических процессов, происходящих на клеточном уровне и имеющих универсальное значение в природе, в полной мере приложимы к человеку. К человеку применимо большинство морфологических и физиологических закономерностей

стей, характерных для группы животных, к которой он относится. В то же время биосоциальная сущность человека накладывает отпечаток на проявление биологических закономерностей. Реализация генетической информации в онтогенезе в условиях определенной среды формирует биологическую конституцию человека — создает материальные предпосылки для развития интеллекта, мышления, культуры. Социальная информация передается с помощью слова при обучении и определяет духовный облик индивидуума. Наследственность человека обеспечивает возможность восприятия социальной программы, а полная реализация его биологической организации возможна лишь в условиях социальной среды.

В современном обществе действие биологических факторов эволюции претерпело значительные изменения: естественный отбор теряет свою ведущую роль как фактор видообразования и в известной мере выполняет лишь стабилизирующую функцию (см.разд. 13.3.4). Изоляция также постепенно теряет свое значение — нарушение изоляционных барьеров ведет к обогащению генофондов популяций и формированию смешанного населения отдельных регионов. В настоящее время численность человечества не подвержена значительным колебаниям, и в связи с этим действие популяционных волн может сказываться только в отдельных малонаселенных регионах. Сохранил свое значение в человеческом обществе мутационный процесс. Мутации постоянно меняют генотипический состав населения и совместно с комбинативной изменчивостью обеспечивают полиморфизм популяций (см.разд.13.3.1). Ослабление действия отбора может привести к накоплению вредных мутаций, ведущих к снижению жизнеспособности особей. Эти обстоятельства следует учитывать в разных областях человеческой деятельности, прежде всего в охране окружающей среды от загрязнения.

14.5. Человеческие расы

Человеческие расы — это систематические подразделения внутри вида *Homo sapiens*, к которому в настоящее время относится все население Земли. Человечество представлено тремя большими расами: евразийской (европеоидной), экваториальной (австрало-негроидной) и азиатско-американской (монголоидной). Внутри каждой из рас выделяют малые расы или подрасы.

Расы появились в результате расселения и географической изоляции, видимо, популяций неантропов, живших в разных природно-климатических условиях. С формированием социальных взаимоотношений и ослаблением действия биологических факторов темпы эволюции человека как вида резко снизились и ни одна

из рас не достигла видового обособления. О единстве вида *Homo sapiens* свидетельствует то, что все расы человека равноценны в биологическом и психологическом отношениях и находятся на одном и том же уровне эволюционного развития. Представители всех рас в пределах нормы реакции способны к достижению больших высот в развитии культуры и цивилизации. Также о видовом единстве свидетельствуют неограниченные возможности скрещиваний с образованием плодовитого потомства.

Расовые особенности наследственны, и, по-видимому, часть из них в прошлом носила адаптивный характер. Так, темная кожа негроидов предохраняла организм от ярких солнечных лучей, в шапке курчавых волос создаются воздушные прослойки, защищающие от жары. Светлая кожа европеоидов пропускает ультрафиолетовые лучи и этим предохраняет от рахита, узкий выступающий нос способствует согреванию вдыхаемого воздуха. Монголоидная раса характеризуется прямыми жесткими волосами; уплощенностью лица, уменьшающей возможность обморожения; сильно выдающимися скулами, наличием эпикантуса (складки в углу глаза) — адаптациями к суровому, с частыми пылевыми бурями климату Центральной Азии.

По мере развития общества и производства большинство расовых признаков утратило адаптивное значение. Для современного человека решающим является не цвет кожи или волос, а способность развивать свои интеллектуальные качества.

Мутационный процесс, комбинативная изменчивость на основе высокой численности человечества обеспечивают значительную гетерогенность популяций человека. Так как идентичных особей (кроме пар однояйцевых близнецов) в популяции не существует, то практически ни одна особь не может быть типичной для расы или популяции. В связи с этим утверждения о так называемых «чистых расах» не имеют основания. Вид человека разумного разнообразен не только по расовым признакам, но и в не меньшей степени по многим другим морфологическим и физиологическим признакам, по способностям к различным родам деятельности.

Высокая полиморфность — разнообразие способностей человеческих популяций — залог процветания человечества, гарантия его дальнейшего прогресса. Поэтому представления о неравенстве между какими бы то ни было группами или расами людей по принципу их генетических различий не имеют ни биологической, ни социальной базы. Дальнейшая эволюция общества во многом зависит от правильного понимания биологических законов в применении к человеку, в первую очередь в создании равных возможностей для обеспечения максимального раскрытия способностей каждой человеческой личности.

Ключевые слова и понятия

Австралопитеки	Неандертальцы
Азиатско-американская раса	Общественный образ жизни
Атавизмы	Парапитеки
Биологические факторы антропогенеза	Питекантроп
Волны жизни	Предшественники человека
Древнейшие люди	Приматы
Древние люди	Расы человека
Дрейф генов	Речь
Дриопитеки	Рудименты
Евразийская раса	Синантроп
Естественный отбор	Современные люди
Изоляция	Социальные факторы антропогенеза
Кроманьонцы	Трудовая деятельность
Мутационный процесс	Человек умелый
Мышление	Черты сходства человека и животных
Насекомоядные	Экваториальная раса

Проверьте себя

1. Какие наиболее характерные адаптивные признаки предковых приматов и современных человекообразных обезьян можно связать с древесным образом жизни?
 - а) Вертикальное положение тела и хождение на двух ногах; б) все конечности имеют по пять пальцев, причем обычно один палец в какой-то степени противопоставлен остальным; в) наличие наружного уха с подвижной ушной раковиной; г) большой объем головного мозга с высоким развитием отделов, от которых зависят координаторность и ловкость движений; д) наличие плаценты и вскармливание детенышей молоком; е) хорошо развитые органы чувств, цветное стереоскопическое (объемное) зрение.
2. Укажите черты строения человека, по которым его нельзя отличить от человекообразных обезьян:
 - а) сложно устроенный головной мозг объемом 1000 — 1800 см³; б) гибкая кисть руки, способная к трудовой деятельности; в) передние конечности хватательного типа; г) сближенное расположение глазниц; д) площадь коры больших полушарий около 1250 см², лобные доли сильно развиты; е) большой палец нижних конечностей приближен к остальным и выполняет опорную функцию; ж) большое количество извилин больших полушарий, слабо развитая обонятельная зона.
3. Какие факторы антропогенеза обеспечили развитие прямохождения?
 - а) Высвобождение верхних конечностей в процессе труда; б) мутационный процесс; в) стадный общественный образ жизни; г) движущая форма естественного отбора; д) ограничения свободного скрещивания между особями разных популяций; е) развитие речи и мышления.
4. Назовите ископаемые формы рода *Ното*, характерные для последовательных этапов эволюции людей (архантропов — 1, палеоантропов — 2, неантропов — 3):
 - а) кроманьонец; б) питекантроп; в) австралопитек; г) синантроп; д) дриопитек; е) неандерталец; ж) парапитек.
5. На какой стадии антропогенеза выделились человеческие расы?
 - а) На стадии австралопитеков; б) на стадии архантропов; в) на стадии палеоантропов; г) на стадии неантропов.

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) среда обитания, экологические факторы, зона оптимума, пределы выносливости, ограничивающий фактор;
 - б) абиотические факторы — солнечная радиация, фотопериодизм, температура, влажность;
 - в) биотические факторы — внутривидовая и межвидовая конкуренция, нейтрализм, хищничество, паразитизм, мутуализм, комменсализм;
 - г) популяция, генофонд; возрастная и половая структура; местообитание и экологическая ниша; рождаемость, смертность, репродуктивный потенциал, плотность; сопротивление и емкость среды;
 - д) экосистема, биотоп, биоценоз, биогеоценоз;
 - е) биомасса, продуктивность, плотность популяций, видовое разнообразие, ярусность;
 - ж) трофические уровни, продуценты, консументы, редуценты, цепи питания, экологические пирамиды, пищевые сети;
 - з) сукцессия первичная и вторичная, климаксное сообщество; устойчивость и саморегуляция экосистем;
 - и) естественные и искусственные экосистемы.
2. Дать определение понятия «окружающая среда» и представлять общий характер воздействия экологических факторов на организмы.
3. Объяснить разницу между местообитанием популяции и ее экологической нишей и представлять, почему большинство популяций из года в год сохраняет примерно одинаковую численность.
4. Дать определение экосистемы, перечислить важнейшие компоненты биогеоценоза, знать его пространственную и функциональную структуру.
5. Представлять, какая часть энергии, поглощаемой организмами на каждом трофическом уровне, действительно расходуется на построение биомассы, и объяснить смысл утверждения, что экосистема получает энергию и теряет её, тогда как элементы питания осуществляют в ней круговорот.
6. Объяснить значение термина «экологическая сукцессия»; кратко описать последовательность развития экосистемы с исходной стадии и представлять роль человека в управлении процессами, происходящими в искусственных экосистемах.

Термин «экология» (от греч. *ойкос* — дом и *логос* — наука) предложил в 1866 г. немецкий зоолог Э.Геккель. Экология — наука, изучающая исторически сложившиеся взаимоотношения организмов со средой обитания. Экология исследует влияние факторов среды на растительные и животные организмы, реакции отдельных особей, популяций и сообществ на эти факторы, а также механизмы, влияющие на численность популяций, их структуру, изучает биологическую продуктивность природных сообществ, закономерности функционирования экологических систем. По мере ускорения темпов научно-технического прогресса воздействие человечества на природу становится все более мощным. В настоящее время оно уже соизмеримо с действием

природных факторов и является одной из самых важных составляющих биосферы. Экология представляет собой научную основу охраны окружающей среды, которая должна основываться на понимании особенностей конкретных экосистем и всей биосферы.

15.1. Организм и среда. Экологические факторы

С экологических позиций среда — это комплекс окружающих условий, в той или иной степени влияющих на жизнедеятельность организмов. В широком смысле это материальные тела, явления и энергии, воздействующие на организм. К среде обитания (в более узком смысле) относят только те элементы среды, с которыми данный организм вступает в прямые или косвенные отношения. Так, например, для оптимальной плотности популяции хищника имеют непосредственное значение пища, жизненное пространство, конкуренты, паразиты, возбудители болезней, крайние климатические условия и т.д.

Экологические факторы — это те элементы среды обитания, которые способны оказывать прямое или косвенное влияние на живые организмы хотя бы на протяжении одной из стадий их индивидуального развития. В свою очередь, адаптивные (приспособительные) реакции организмов на влияние факторов среды вырабатываются в процессе естественного отбора и позволяют им выживать и оставлять потомство.

Каждый организм способен реагировать на окружающую среду в соответствии со своей генетической конституцией, использовать ее факторы для своего развития и существования или по крайней мере переносить их воздействие. Экологические возможности организма зависят от наследственной нормы реакции по отношению к каждому фактору среды. Большинство экологических факторов (например, температура, влажность, интенсивность солнечной радиации, источники пищи, конкуренты, паразиты и многие другие) подвержены значительным колебаниям как в пространстве, так и во времени. Воздействие экологического фактора зависит от его интенсивности. Несмотря на многообразие влияния экологических факторов на организмы, можно выявить общий характер их воздействия.

Для каждого влияющего на организм экологического фактора существует благоприятная интенсивность воздействия, называемая зоной оптимума. Максимальное и минимальное значения фактора, при которых еще возможна жизнедеятельность, называют *пределами выносливости* (рис. 15.1, А). В условиях, близких к пороговому действию фактора (уменьшение или увеличение), происходит угнетение жизнедеятельности. Границы, за пределами

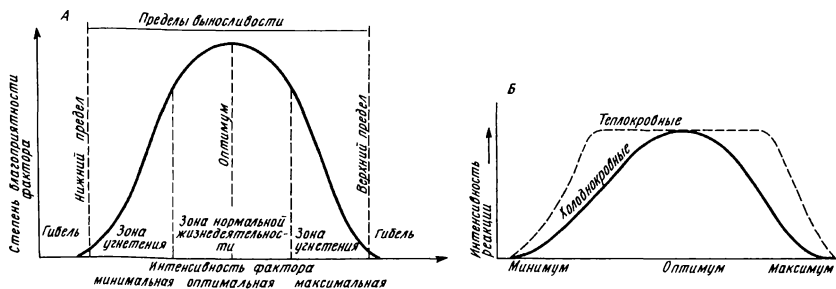


Рис. 15.1. Действие экологического фактора на живые организмы. А — общая схема; Б — схема для теплокровных и холоднокровных животных

которых наступает гибель организмов, называют *верхними и нижними* пределами выносливости.

Одни виды выдерживают значительные отклонения от оптимального значения фактора, т.е. обладают широким диапазоном выносливости (эврибионтные виды), другие — узким (стенобионтные) (рис.15.1,Б). Например, медведь бурый обитает в условиях холодного и теплого климата, в сухих и влажных районах, питается разнообразной растительной и животной пищей. Некоторые виды антарктических рыб адаптированы к низким температурам (от -2 до $+2$ °C). С повышением температуры они перестают двигаться, впадая в тепловое оцепенение. Способность выносить вариации экологических факторов может зависеть от этапов онтогенеза. Так, личинки краба не могут развиваться в пресной воде, тогда как взрослые особи заходят в реки далеко вверх по течению.

Отклонение от оптимальной интенсивности какого-либо фактора может сузить пределы выносливости к другим факторам (при уменьшении азота в почве снижается засухоустойчивость растений). Факторы среды воздействуют на организм одновременно и совместно, причем действие каждого из них в определенной мере зависит от количественного выражения других факторов. В то же время ни один из необходимых факторов не может быть полностью заменен другим. При недостатке бора в почве рост растений прекращается, даже если другие элементы имеются в необходимом количестве. Фактор среды, в конкретных условиях наиболее удаленный от оптимума, снижает возможность существования вида в данных условиях, несмотря на оптимальные сочетания остальных факторов. Такой фактор, интенсивность которого приближается к пределу выносливости или выходит за него, называют **ограничивающим фактором**. Такие уклоняющиеся от оптимума факторы имеют большое значение в жизни вида, определяя его географический ареал.

Экологические факторы среды по происхождению и специфике действия подразделяют на три категории: абиотические, биотические и антропогенные (см.гл.16).

15.1.1. Абиотические факторы

К абиотическим относят факторы неживой природы, прямо или косвенно действующие на организмы: свет, температуру, влажность, особенности рельефа, а также химический состав воздушной, водной и почвенной среды и др. Рассмотрим основные климатические факторы.

Солнечная радиация. В энергетическом отношении жизнь на Земле обеспечивается постоянным притоком энергии от Солнца и использованием ее в процессе фотосинтеза. Биологическое влияние солнечного света зависит от его интенсивности и продолжительности действия, спектрального состава, суточной и сезонной периодичности. Поступающая от Солнца лучистая энергия распространяется в пространстве в виде электромагнитных волн: ультрафиолетовые лучи (длина волны $\lambda < 0,4$ мкм), видимые лучи ($\lambda = 0,4 \div 0,75$ мкм), инфракрасные лучи ($\lambda > 0,75$ мкм).

Ультрафиолетовая часть радиации Солнца с длиной волны менее 0,29 мкм губительна для всего живого. Жизнь на Земле возможна благодаря озоновому слою атмосферы, расположенному на высоте 10—50 км. До поверхности Земли доходит лишь незначительная часть ультрафиолетовых лучей ($\lambda = 0,3 \div 0,4$ мкм). Ультрафиолетовая часть характеризуется самой высокой энергией квантов и высокой фотохимической активностью (в организме животных способствуют образованию витамина D, синтезу пигментов клетками кожи). Эти лучи воспринимаются органами зрения многих насекомых, у растений они оказывают формообразовательный эффект и способствуют синтезу биологически активных соединений (пигментов, витаминов).

Видимая часть спектра имеет особенно большое значение для организмов. Это обусловило появление у животных и растений многих важных приспособлений. У зеленых растений сформировался аппарат фотосинтеза — яркая окраска цветов для привлечения опылителей. Для животных световой фактор является прежде всего необходимым условием ориентации в пространстве и во времени, а также участвует в регуляции многих процессов жизнедеятельности.

Инфракрасные, или тепловые, лучи повышают температуру природной среды и самих организмов, что имеет особенное значение для холоднокровных животных. У растений инфракрасные лучи играют значительную роль в транспирации (испарение воды с поверхности листьев обеспечивает удаление излишков тепла) и способствуют поступлению углекислого газа через устьица.

В зависимости от условий обитания растения распределены на три экологические группы. Светолюбивые растения, обитатели открытых местностей, нормально развиваются только при полном освещении и плохо переносят даже незначительные затемнения (растения степей, пустынь, хлебные злаки и др.). Теневыносливые — характеризуются широкими пределами выносливости к световому фактору (большинство лесообразующих пород). Теневые — произрастают только в затемненных местах при рассеянном свете (мхи, папоротники и др.).

Распределение потока энергии имеет зональные различия (меняется от места к месту), суточные колебания (смена дня и ночи) и сезонные колебания (изменения длительности освещенного и темного периода суток в течение года). Эти явления связаны с рельефом, вращением Земли и наклоном ее орбиты к плоскости вращения. Растительные и животные организмы активно реагируют не только на интенсивность светового фактора, но и на сезонные изменения соотношения продолжительности дня и ночи в течение суток. Таким образом, живые организмы способны измерять время, т.е. обладают *биологическими часами* — важным приспособлением, позволяющим выжить в конкретных условиях среды. Продолжительность дня и ночи закономерно изменяется в течение года, поэтому для всех биологических систем характерны адаптации, согласовывающие функциональную активность с ритмом этих временных интервалов.

Реакцию организмов на продолжительность дня и ночи называют **фотопериодизмом**. В процессе эволюции выработались характерные временные циклы с определенной последовательностью и длительностью периодов размножения, роста, подготовки к зиме, т.е. **биологические ритмы** жизнедеятельности в определенных условиях среды.

Осуществление определенных периодов жизненного цикла в соответствующее время года называют **сезонными ритмами**. Сезонные ритмы жизнедеятельности обеспечивают организмам использование наиболее благоприятных условий для роста и развития. У растений фотопериодический эффект проявляется в согласовании периода цветения и образования плодов с периодом активного фотосинтеза. Длиннодневные растения преимущественно северных широт для цветения нуждаются в длине дня 12 ч и выше (лен, рожь, овес, лук, морковь и др.); короткодневные растения тропического происхождения переходят к цветению, когда продолжительность дня становится менее 12 ч (георгины, хризантемы, просо, кукуруза, конопля и др.).

Продолжительность дня существенно сказывается и на жизнедеятельности животных: фотопериодические реакции определяют поведенческие реакции, миграции, размножение, линьку, наступление периодов покоя. Весной, с увеличением длительности светового периода суток, у птиц появляются миграционные и

гнездовые инстинкты, теплокровные животные линяют. Сокращение дня осенью вызывает отлет птиц, у млекопитающих отрастает плотный волосяной покров, некоторые животные впадают в спячку и др.

Исследования значения фотопериодизма позволяют в сельском хозяйстве регулировать процессы роста и развития растений и животных; добиваться повышения урожайности при искусственном освещении овощей и цветов, повышать продуктивность животных и др.

Кроме сезонных изменений смена дня и ночи определяет суточную ритмичность активности как организма в целом, так и многих физиологических и биохимических процессов: частоты дыхания и сердечных сокращений, деления клеток, синтеза различных веществ и др. Поведенческие реакции ночных животных (многие грызуны, сова, филин) и дневных (жаворонок, курица) значительно отличаются. У растений в определенное время открываются и закрываются цветки, меняется положение листьев и др.

Ритмический характер свойствен многим биохимическим и физиологическим процессам, протекающим в организме человека: суточные колебания температуры тела, артериального давления, биосинтеза и активности различных ферментов и др. Имеются данные о циклическом характере физического состояния и психологических функций. В связи с этим нарушение установившихся ритмов жизнедеятельности может снижать работоспособность, неблагоприятно влиять на здоровье человека. Исследование биоритмов имеет большое значение для разработки мер по организации рационального режима труда и отдыха человека, особенно при адаптации к экстремальным условиям (перелеты в другие часовые пояса, работа в полярных условиях и т.п.), а также при разработке методов предупреждения и лечения различных заболеваний.

Температура влияет на все жизненно важные процессы, прежде всего обуславливая скорость и характер протекания реакций обмена веществ в организмах. Оптимум температурного фактора для большинства организмов находится в пределах 15—30 °С, однако некоторые живые организмы выдерживают ее значительные колебания. Например, отдельные виды бактерий и синезеленых водорослей могут существовать в горячих источниках при температуре около 80 °С. Полярные воды с температурой от 0 до — 2 °С населены разнообразными представителями животного и растительного мира: беспозвоночными, рыбами, водорослями.

Температура различных сред жизни зависит от потока солнечной радиации и подвержена сезонным и суточным колебаниям в разных частях Земли. Многие растения и животные при постепенной подготовке успешно переносят в состоянии глубокого покоя или анабиоза предельно низкие температуры

нашей планеты (некоторые насекомые переносят понижение температуры до -20 , -45 °C; лиственница, образующая леса около г. Верхоянска, выдерживает от -50 до -70 °C). Холодостойкость обусловлена способностью клеток накапливать вещества с криопротекторными (холодозащитными) свойствами: глицерина, сахарозы и др. В жаркое время года включаются физиологические механизмы, препятствующие перегреву: у растений усиливается транспирация с поверхности листьев; у животных также усиливается испарение воды через кожные покровы и дыхательную систему.

Различают организмы с непостоянной температурой тела — пойкилотермные и организмы с постоянной температурой тела — гомойотермные. Жизнедеятельность пойкилотермных организмов (микроорганизмы, растения, беспозвоночные, большинство хордовых животных) зависит от значений температуры окружающей среды. Ее повышение до определенных пределов вызывает у них интенсификацию жизненных процессов и ускорение развития. У гомойотермных животных (птицы и млекопитающие) теплота, вырабатываемая как продукт биохимических реакций, служит значительным источником повышения температуры их тела и стабилизации ее на постоянном уровне независимо от температуры среды. Поддержание и сохранение высокой температуры тела у теплокровных организмов осуществляется благодаря интенсивному обмену веществ, совершенным механизмам терморегуляции и хорошей тепловой изоляции, создаваемой густым волосным покровом, оперением или слоем подкожного жира.

Влажность атмосферного воздуха связана с насыщением его водяными парами. В связи с неравномерностью выпадения осадков различают влажные (до 2000 мм/год — гумидные) и засушливые (менее 250 мм/год — аридные) зоны. Умеренные зоны расположены там, где выпадает промежуточное количество осадков (250—750 мм/год). Сезонные и суточные колебания влажности наряду со светом и температурой регулируют активность организмов.

Для активной жизни необходимо достаточное содержание воды в организме. Неизбежные потери воды (вода расходуется непрерывно почками, в результате транспирации с поверхности тела, при газообмене в процессе дыхания и фотосинтеза и др.) необходимо пополнять путем питья или потребления влажной пищи. Животные засушливых областей используют метаболическую воду (при окислении 100 г жиров образуется от 100 до 110 г воды); при высокой влажности воздуха возможно поглощение воды через покровы тела. Растения, особенно засушливых зон, имеют широко расходящиеся или глубоко проникающие в землю корни с высоким по сравнению с почвенным раствором осмотическим давлением.

Условия водного режима налагают глубокий отпечаток на внутреннее строение и внешний вид растений. Так, растения степей, полупустынь, пустынь — ксерофиты, приспособленные к перенесению водного дефицита, — имеют узкие жесткие листья с выраженной кутикулой и восковым налетом. У некоторых растений (саксаул, эфедра) листья совсем редуцированы, их функцию выполняет стебель. Некоторые растения — суккуленты (кактусы, агавы, молочай) с сильно развитой водозапасающей тканью очень экономно расходуют воду. Листья превращены в колючки или чешуйки; число устьиц невелико; функцию фотосинтеза выполняют зеленые сочные стебли. Одна из причин засухоустойчивости — наличие в клетках этих растений связанной воды, которая испаряется значительно труднее, чем свободная. Интересны некоторые степные растения (эфемеры), успевающие за короткий влажный весенний период вырасти и отцвести. Засушливый период эфемеры переживают в виде семян, луковиц, клубней, корневищ.

Водные и прибрежные растения лугов и водоемов (гигрофиты) приспособлены к условиям достаточного и избыточного увлажнения. Им присущи большие листья, слабое развитие кутикулы и корневой системы.

Животные засушливых областей также имеют ряд адаптаций к недостатку влаги. Значительная часть животных никогда не пьет и довольствуется только водой, находящейся в пище; некоторые животные используют метаболическую воду (верблюды, рисовый и амбарный долгоносики, гусеницы платяной моли и др.). Для организмов характерны различные способы экономии воды: плотные покровы, редкие дыхательные движения, обезвоженные продукты выделения, пониженное потоотделение, ночной образ жизни и др. С началом жаркого и сухого периодов многие животные (грызуны, черепахи, некоторые насекомые) впадают в летнюю спячку, т.е. у них временно ослабляются жизненные процессы.

15.1.2. Биотические факторы

Каждый живой организм подвергается воздействию не только факторов неживой природы, но и других живых организмов. Такие взаимосвязи возникают прежде всего на основе потока энергии и веществ, необходимых для жизненных процессов. Под биотическими факторами понимают совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие. Эти взаимодействия сложны и многообразны. Различают внутривидовые и межвидовые взаимоотношения.

К внутривидовым взаимодействиям относятся факторы, наиболее рельефно проявляющиеся на популяционном уровне: особен-

ности поведения, продолжительность жизни, возрастной и половой состав, плотность населения, степень специализации и др.

Сюда также можно отнести конкуренцию. Этот вид взаимодействия сводится к тому, что один организм использует фактор, который был бы доступен для другого организма и мог бы им потребляться. Таким образом, одно живое существо лишает ресурса другое, которое вследствие этого имеет больше шансов погибнуть, оставляет меньшее число потомков, медленнее растет и др. Конкуренция бывает внутри вида и между видами. Внутривидовая конкуренция (за пищу, жизненное пространство, полового партнера и другие ресурсы) увеличивается с ростом численности популяции и степенью специализации особей данного вида. По мере роста численности популяции возрастает сопротивление среды и вступают в действие механизмы, регулирующие численность данной популяции (недостаточность источников пищи, враги, паразиты и др.), которые поддерживают ее на определенном уровне.

Межвидовые взаимодействия могут быть безразличными, вредными и полезными для партнеров.

При нейтральности совместно обитающие виды могут существовать независимо, если их экологические требования различны, например гидроидные полипы на раковине моллюска.

Межвидовые конкурентные взаимоотношения (между синицами и полевыми воробьями за места гнездования, травоядными насекомыми и млекопитающими и др.) наблюдаются между особями при совместном использовании ими факторов среды, количество которых недостаточно для всех потребителей. Конкуренция проявляется тем резче, чем более сходны потребности конкурентов. Популяции, вступившие в конкуренцию за общие для них условия, могут вытеснить одна другую либо такое взаимодействие может вредно сказываться на их росте и выживании.

Хищничество — распространенный тип взаимоотношений, при котором особи одних видов непосредственно преследуют, убивают и пожирают особей других видов. В естественных условиях возникает такая временная последовательность событий: размножение жертвы → размножение хищника → падение численности жертвы → сокращение численности хищника → размножение жертвы и т.д. (см. рис.13.3). В целом это приводит к определенному равновесию. Одной из форм хищничества является каннибализм (хищные насекомые, рыбы и др.), при котором хищники питаются особями своего вида при ограниченности пищевых ресурсов и пространства.

Паразитизм — форма межвидовых отношений, при которой организм паразита получает необходимые питательные вещества от одного или очень небольшого числа организмов-хозяев, принося им обычно вред, но не вызывая немедленной гибели. Сопряженная

эволюция популяций паразита и хозяина привела к многочисленным адаптациям с одной и другой сторон, а также к динамическому равновесию между ними: хотя паразиты и вызывают ослабление жизнеспособности хозяев, но, как правило, не всегда губят их, так как гибель хозяина в конечном итоге приведет к гибели паразита.

Паразитизм распространен достаточно широко, начиная с вирусов и бактерий и кончая высшими растениями и многоклеточными животными. Паразитов подразделяют на **облигатных** (организмы, для которых паразитический образ жизни является обязательным, — бычий цепень, острица, чесоточный клещ и многие другие) и **факультативных** (организмы, способные вести свободный образ жизни и лишь при случайном попадании в организм другого вида сохраняющие жизнеспособность, и организмы, ведущие паразитический образ жизни, — личинки комнатной мухи при попадании с пищей в кишечник человека способны обитать там некоторое время).

Кроме того, различают **временных паразитов**, которые нападают на хозяина только для питания (кровососущие насекомые, клещи), и **постоянных**, обитающих в теле или на покровах хозяина большую часть жизненного цикла. Постоянные паразиты могут использовать одного хозяина (аскарида, трихинелла) или проводить разные стадии жизненного цикла на разных хозяевах (печеночный сосальщик, широкий лентец).

Паразитов делят также на **эктопаразитов**, обитающих на поверхностях тела хозяина (комары, клещи, вши), и **эндопаразитов**, обитающих в клетках (вирусы, малярийный плазмодий), тканях или полостях тела (лямблии, аскариды, легочный сосальщик).

Мутуализмом называют взаимодействия, приносящие пользу обоим партнерам: при **симбиозе** взаимовыгодное сожительство жизненно важно обоим партнерам (симбиоз клубеньковых бактерий с бобовыми, микориза некоторых грибов с корнями растений и др.); при **протокооперации** выгода не очень значительна (совместное гнездование нескольких видов птиц способствует защите, но не предотвращает их гибели от хищников).

Часто польза при взаимодействии может быть односторонней. Форма взаимоотношений между двумя видами, когда жизнедеятельность одного из них предоставляет пищу и убежище другому, получила название **коменсализма**. Например, в гнездах птиц и норах грызунов обитают постоянные сожители, использующие микроклимат убежищ и находящие там пищу.

Мутуалистические взаимодействия распространены в природе очень широко: большинство растений имеет микоризу, цветковые растения связаны с опылителями, пищеварительный тракт животных населен сообществами микроорганизмов и др. Однако не следует рассматривать мутуалистические взаимоотношения как

исключительно «дружеские». Каждый из партнеров преследует собственные интересы, но получаемая ими выгода превышает требуемые затраты.

15.2. Популяция и окружающая среда

Основными биотическими компонентами естественных экологических систем являются не организмы, а *популяции*. На структуру и динамику популяции влияют как абиотические, так и биотические факторы среды. У особей популяции формируются адаптации, соответствующие условиям той местности, где они обитают. Следовательно, популяция представляет собой *развивающуюся единицу* (см.разд. 13.2.1). Кроме того, это важнейшая *экологическая единица*. Популяция может существовать в регионе при наличии подходящего климата, питательных веществ и источника энергии, входя в состав пищевой сети, характерной для этой области экосистемы. Таким образом, популяция обладает не только самостоятельной эволюционной судьбой, но и является основным биотическим элементом экосистем.

Каждая популяция имеет ряд признаков, формирующих ее структуру и отсутствующих у отдельных ее членов. Для популяции характерны следующие групповые свойства: генофонд; генетическая приспособленность, позволяющая занять определенную экологическую нишу; рождаемость и смертность; возрастная (соотношение особей разного возраста) и половая (соотношение особей разного пола) структура; плотность.

15.2.1. Регуляция плотности популяции.

Емкость среды

Плотность популяции, т.е. число особей, или биомасса, отнесенная к единице занимаемой ею площади или объема, может изменяться от максимальных (когда большая плотность уже не могла бы поддерживаться данной экосистемой) до минимальных (когда при меньшей плотности отсутствуют шансы на встречу партнеров при половом размножении) величин. Численность популяции в основном определяется соотношением рождаемости и смертности особей, входящих в состав данной популяции. До определенной степени сказываются также и миграционные процессы. Рождаемость и смертность, в свою очередь, зависят от влияния абиотических и биотических факторов среды.

Для каждой популяции характерен репродуктивный потенциал, т.е. скорость размножения, с которой ее численность могла бы возрасть при полном отсутствии факторов, препятствующих росту и размножению. В идеальных условиях (в сверхобильном количестве всех необходимых ресурсов среды)

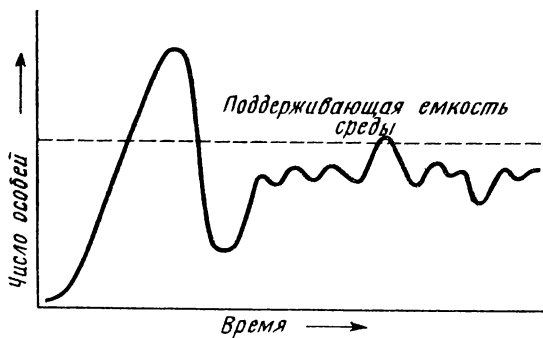


Рис. 15.2. Рост популяции

Экспоненциальная кривая роста численности особей при попадании небольшой популяции в благоприятную среду сменяется колебаниями, соответствующими поддерживающей емкости среды

число организмов увеличивается в геометрической прогрессии. В каждую единицу времени к популяции добавляется все возрастающее число особей (рис. 15.2). Например, когда в Австралию завезли из Европы кроликов, численность их резко возросла. Однако в природных условиях рост популяции рано или поздно прекращается из-за сопротивления среды. Продолжая рассматривать пример с кроликами, следует представлять, что когда их стало очень много, то значительная часть не могла найти себе пищи. Кроме того, возросла смертность за счет хищников, распространения заболеваний и др. Превышение смертности над рождаемостью приводит к сокращению численности популяции. Численность популяции может опять возрасти и затем вновь снизиться.

В природных условиях численность популяции колеблется вблизи уровня, соответствующего поддерживающей емкости среды. Емкость среды — это количество особей какого-либо вида, которое данная среда может обеспечивать всем необходимым в течение неопределенно долгого времени. Так как сопротивление среды меняется (большинство экологических факторов подвержено колебаниям), то изменяется также и ее емкость. Приспосабливаясь к изменениям емкости среды, плотность популяции тоже все время колеблется (рис. 15.2).

Таким образом, воздействуя на рождаемость и смертность, абиотические и биотические факторы среды регулируют плотность популяций, причем действие абиотических факторов не зависит от плотности популяции. Они тормозят или ускоряют рост популяции всегда в степени, пропорциональной исходной плотности. При неблагоприятном воздействии климатических факто-

ров, например наступлении холодов, засухе, урагане, численность какой-либо популяции снижается. Благоприятные климатические факторы могут приводить к массовому размножению организмов также независимо от того, низкой или высокой была исходная плотность.

Действие большинства биотических факторов (конкуренция, паразитизм, хищничество, болезнетворные агенты и др.) зависит от плотности популяции. Они влияют на рост популяции только лимитирующим образом, т.е. обуславливают гибель большей доли особей при высокой плотности популяции, чем при низкой. Например, хищники, паразиты, патогены вызывают повышенную смертность при более высокой численности популяции, видимо, вследствие того, что хищнику, паразиту или болезнетворному организму легче найти жертву или организм хозяина при большем числе особей на единицу площади.

При высокой плотности фактор скученности может влиять также на плодовитость и жизнеспособность особей, они бывают физически слабее и мельче. Это может понизить их сопротивляемость заболеваниям, сделать более доступными для хищников. Вследствие конкурентного исключения организмы стремятся к более или менее равномерному распределению в пространстве — дисперсии. После завершения развития повышенная двигательная активность молодых животных приводит к ненаправленным миграциям и перемещению в менее населенные зоны. У более высоко организованных животных в процессе эволюции сформировалось врожденное стремление к свободе передвижения в некотором минимальном пространстве, например защита гнезд у птиц, наличие у многих хищников охотничьего участка и др.

15.2.2. Ареал обитания и экологическая ниша

Каждой популяции необходимо соответствующее местообитание, которое по своим экологическим факторам удовлетворяло бы ее потребности. Величина занимаемого пространства — ареал — зависит от подвижности особей в процессе добывания пищи, размножения и др. У растений распространение кроме условий среды определяется расстоянием, на которое могут распространяться семена, пыльца, части вегетативных органов, способные дать начало новому поколению. Местообитание популяции не следует путать с ее нишей.

Экологическая ниша формируется при достаточном совпадении совокупности множества параметров окружающей среды, определяющих существование данной популяции (вида), и функциональных характеристик составляющих ее особей. Таким образом, каждая популяция в среде, где она обитает, занимает место, обусловленное потребностью в пище, территории и т.д. Ниша —

это образ жизни популяции, ее функция в экологической системе, тогда как местообитание — ее адрес.

Каждое местообитание постоянно предоставляет возможности жизнедеятельности множеству организмов. Соответствующие экологические ниши формируются в результате развития тех или иных специальных адаптаций у определенных видов. Так, мухоловка-пеструшка и садовая горишховстка в одном и том же лесу ловят летающих насекомых. Но первая охотится только на уровне крон деревьев, а другая — в кустарниках и над почвой.

15.3. Экосистемы

Все организмы и факторы среды на Земле в конечном счете находятся в тесной или отдаленной связи между собой. Но так как земная поверхность неоднородна, возникли более или менее разграниченные комплексы таких взаимоотношений. Совокупность совместно обитающих организмов разных видов и условий их существования, находящихся во взаимосвязи друг с другом, называют экосистемой. Будучи энергетически и структурно открытыми системами, такие надорганизменные сообщества объединяются в единое функциональное целое общим потоком энергии и круговоротом веществ. Совокупность всех совместно встречающихся видов называют биоценозом (или сообществом организмов), а совокупность всех экологических факторов их местообитания — биотопом.

Биотоп и биоценоз входят в состав биогеоценоза. Этот термин был предложен Н.В. Сукачевым. Биогеоценоз — исторически сложившийся комплекс взаимосвязанных видов или популяций разных видов, обитающих на определенной территории с более или менее однородными условиями существования.

Экосистема и биогеоценоз — понятия, близкие друг другу, но не синонимы. В обоих случаях это устойчивые взаимодействующие системы живых организмов и среды, в которых совершается поток энергии и круговорот веществ, но экосистема — понятие безразмерное.

Таким образом, экосистема — это и капля воды с ее микробным населением, и тундра, и космическая станция, и болото, и сооружение для биологической очистки сточных вод. Биогеоценозы — сугубо наземные образования, имеющие свои четкие границы. Любой биогеоценоз является экологической системой, но не всякая экосистема может считаться биогеоценозом. Биогеоценозы способны формироваться на любом участке земной поверхности, сухопутном и водном. Природные биогеоценозы (естественные экологические системы) могут быть лесными, степными, луговыми, болотными и др. Рост потребностей человечества привел к созданию искусственных экологических систем — агроценозов. Биогеоценозы земного шара образуют биосферу — земную оболочку, населенную живыми существами.

15.3.1. Пространственная структура биогеоценоза

В структуре биогеоценоза можно выделить две главные составляющие: абиотическое окружение, или *биотоп*, т.е. весь комплекс факторов неживой природы, из которой биоценоз черпает средства к существованию и куда выделяет продукты обмена, и совокупность живых организмов — *биоценоз*. Биотоп состоит из совокупности климатических, атмосферных, почвенно-грунтовых и водных факторов, а биоценоз включает сообщества растений — фитоценоз, животных — зооценоз, микроорганизмов — микробоценоз.

Биоценоз характеризуют по биомассе (в единицах массы органического вещества всей совокупности особей на единицу площади или объема) или по продуктивности в энергетических эквивалентах (кДж/м² в год), по плотности популяций, по видовому разнообразию и др. Высокая плотность популяций свидетельствует об оптимальной приспособленности видов к данной экосистеме и большом их для нее значении.

Пространственная структура большинства биогеоценозов связана с ярусами (этажами) фитоценоза. Например, в лесу можно выделить древесный, кустарниковый, травянистый и надпочвенный ярусы. Такими же этажами распределены в почве и корни растений. Подобная пространственная структура позволяет растениям более эффективно использовать солнечный свет и минеральные ресурсы почвы. Ярусы леса предоставляют возможности на многочисленные ниши для множества разнообразных видов животных и микроорганизмов, специфические запросы которых могут быть удовлетворены диапазоном средовых факторов в этом местообитании.

15.3.2. Функциональная структура биогеоценоза.

Пищевые сети

Основу подавляющего большинства биогеоценозов составляют продуценты — автотрофные организмы, которые с использованием солнечной энергии или энергии, выделяющейся при окислении неорганических веществ, синтезируют из неорганических веществ богатую энергией биомассу (растения, фото- и хемосинтезирующие бактерии). Гетеротрофные организмы — консументы — используют эту биомассу для получения и накопления энергии; изменяют или перестраивают органические вещества (животные). Разрушители органических остатков — редуценты (грибы, бактерии) — доводят распад использованной или отмершей биомассы до простых неорганических веществ (H₂O, CO₂, NH₃), пригодных для нового усвоения автотрофными организмами.

Таким образом, продуценты, консументы и редуценты объединены переносом энергии и веществ и представляют определенные трофические (от греч. *трофе* — питание) уровни в

биогеоценозе. Представители разных трофических уровней связаны между собой односторонне направленной передачей биомассы в цепи питания. Каждый вид, относящийся к тому или иному трофическому уровню, использует лишь часть содержащейся в органическом веществе энергии. Непригодные для данного вида, но еще богатые энергией вещества используют организмы других видов. Следовательно, в процессе эволюции в биогеоценозе сформировались цепи взаимосвязанных видов, последовательно извлекающих вещества и энергию из исходной автотрофно образованной биомассы.

Все пищевые цепи входят в круговорот материи, ведущий от продуцентов к редуцентам; цепи могут быть нескольких видов и состоять из малого или большого числа звеньев. Пастбищные цепи, в которых основным источником пищи служат зеленые растения, — осина → заяц → лиса — или более сложные: трава → насекомые → земноводные → змеи → хищные птицы. Детритные цепи проходят через отмершую биомассу, источником энергии для которой также служит солнечная радиация (обитатели глубин океана питаются за счет мертвых организмов, опустившихся вниз из верхних слоев воды; организмы питаются за счет листьев и веток, падающих с растущих над ними деревьев): листовая опад → дождевые черви → бактерии. Цепи паразитов могут начинаться с продуцентов: яблоня → щитовка → наездник — или с консументов: корова → гельминты → простейшие → бактерии → вирусы.

В каждой цепи питания организмы последующих трофических уровней способны использовать лишь 5 — 15% энергии поступившей биомассы на построение вещества своего тела. Остальная энергия превращается в теплоту и рассеивается или просто не усваивается. Если расположить друг над другом графическое отображение продуктивности в энергетических эквивалентах (кДж/м^2 в год) для всех членов каждого трофического уровня пищевой цепи, то получится экологическая пирамида энергии, которая дает наиболее полное представление о функциональной организации сообществ (рис.15.3). Согласно правилу экологической пирамиды, биомасса каждого из последующих уровней пищевой цепи значительно уменьшается.

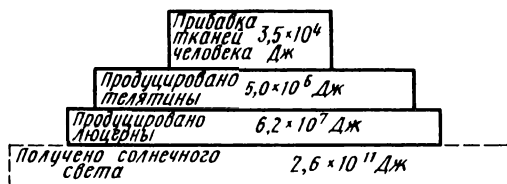


Рис. 15.3. Энергетическая пирамида

В биогеоценозе каждый из трофических уровней образован многими видами. Продуценты обычно служат источником пищи для разных видов консументов, хищники используют несколько видов жертв,

а всеядные консументы (человек, крыса, воробей, медведь и др.) живут на разных трофических уровнях, т.е. используют биомассу как продуцентов, так и консументов. Таким образом, цепи питания многократно разветвляются и сплетаются в сложные пищевые сети.

15.4. Развитие экосистем

Экосистемы не являются статичными образованиями. Любой биогеоценоз представляет собой открытую систему, непрерывно изменяющуюся и развивающуюся под влиянием разного рода внутренних и внешних причин. Биоценоз, сложившийся в данной местности при отсутствии вмешательства извне и остающийся неизменным до тех пор, пока не возникают внешние нарушения, называют климаксным сообществом. Процесс развития сообщества в направлении повышения устойчивости обычно называют сукцессией (от лат. *successio* — преемственность). Различают *первичную* сукцессию, заключающуюся в формировании нового биогеоценоза на первично свободном субстрате и в последовательной смене одного биоценоза другим, более совершенным в энергетическом отношении, и *вторичную* сукцессию, которая в той или иной степени восстанавливает повреждения (естественные или нанесенные человеком) на месте ранее существовавших сообществ (последствия бури, пожара, вырубки леса, выпаса скота).

Для возникновения нового сообщества необходимо появление свободного пространства, по каким-либо причинам лишенного растительности и животного населения. Свободная суша из-за отступления ледника, моря, высыхания озера, деятельности человека и т.д. начинает заселяться пионерной растительностью. Образование почвы может происходить в результате эрозии поверхности материнской породы (замерзание и оттаивание воды, скапливающейся в расщелинах, действие кислоты, выделяемой лишайниками, и т.п.). Отмирающие лишайники вносят в образующуюся почву органическое вещество. Впоследствии на тонком слое остатков лишайников и минеральной пыли могут появляться мхи. По мере дальнейшего формирования почвы, накопления в ней органических остатков становится возможным прорастание мелких укореняющихся растений (однолетние и многолетние травы). С накоплением гумуса, с повышением влажности почвы формируются двухъярусные сообщества (луга, степи).

Устойчивая стадия этой сукцессии — в большинстве случаев многоярусный лес, заселенный разнообразными видами животных. В молодом, преимущественно автотрофном лесу производятся излишки биомассы, которые образуют ниши, заселяемые консументами. И наконец, с участием многих видов образуется разветвленная пищевая сеть с возрастающим удельным весом детритных цепей, в которых используется вся продукция.

Очевидно, что сукцессия экосистем направлена на поддержание подвижно-стабильного равновесия — гомеостаза, обеспечивающего сбалансированность потока энергии и круговорота веществ между организмами и окружающей их средой. В меняющихся условиях среды это легче всего достигается в том случае, если биоценоз состоит из максимально возможного числа компонентов; тогда экологические возможности разных видов будут так дополнять друг друга, что различные изменения абиотических факторов и чрезмерные колебания численности некоторых организмов будут сглаживаться.

Каким будет конечный этап развития экосистем, прежде всего зависит от климатических, почвенно-водных и топографических условий. Например, в ряде регионов планеты устойчивым сообществом будет не лес, а тундра и др. Так же может влиять деятельность человека — полеводство, сенокос, выпас скота, поэтому ландшафты, как правило, представлены мозаикой из экосистем разной степени зрелости.

Биогеоценозы формируются в процессе длительной эволюции в результате адаптаций организмов друг к другу и к среде обитания, а также преобразования этой природной среды и характеризуются относительной устойчивостью. Устойчивость обусловлена саморегуляцией, основанной на принципе обратной связи. Так, колебания растительной биомассы сопряжены с численностью травоядных, от которых зависит количество хищников. Саморегуляция биогеоценоза связана с поддержанием определенной численности организмов в популяциях на всех трофических уровнях пищевых цепей.

15.4.1. Экосистемы, создаваемые человеком

Под влиянием сельскохозяйственного производства возникают искусственные экологические системы — агроценозы (поля, сенокосы, пастбища, сады, парки, лесные посадки). В промышленности также создаются искусственные экосистемы, например для биологической очистки сточных вод, биотехнологического получения некоторых веществ, поддержания жизнедеятельности человека в космосе и др. В отличие от природных биогеоценозов, характеризующихся саморегуляцией, искусственные экологические системы для нормального функционирования нуждаются в том, чтобы человек сам поддерживал их гомеостаз, т.е. управлял ими.

В земледелии и лесном хозяйстве используют высокую продуктивность ранней фазы в сукцессиях естественных экосистем. Человек путем корчевания, выжигания, мелиорации, орошения свел многообразие продуцентов естественных биоценозов к начальным фазам развития экосистем с немногими (предпочтительно одним) продуцентами (монокультура). По мере развития сельского

хозяйства он сделал эти фазы постоянными, поддерживая монокультуры и снимая почти весь урожай. Это привело к неустойчивости искусственных сообществ по отношению к внешним факторам и к конкурирующим продуцентам (сорняки) и консументам (вредители).

В природных экосистемах за счет взаимодействия многообразия абиотических и биотических факторов (сопротивление среды) между всеми видами, входящими в биоценоз, устанавливается равновесие, в какой-то мере колеблющееся около средних значений плотности популяций. Эта относительная стабильность поддерживается притоком энергии Солнца и поглощением минеральных элементов, которые со временем вновь возвращаются в окружающую среду.

Но если система искусственно упрощена и при этом неуклонно повышается продукция постоянно изымаемой биомассы одного или нескольких видов культурных растений или домашних животных, то появляется необходимость постоянно возмещать расходуемые вещества с помощью удобрений и вносить добавочную энергию для поддержания почв, борьбы с сорняками и вредителями. В этом случае необходимо детальное знание биологии и экологии всех компонентов системы с целью рационального использования природных ресурсов в условиях научно-технического прогресса.

Ключевые слова и понятия

Абиотические факторы	Плотность популяций
Антропогенные факторы	Пойкилотермные животные
Биогеоценоз	Популяция
Биологические ритмы	Пределы выносливости
Биомасса	Продуктивность
Биотические факторы	Продуценты
Биотоп	Редуценты
Биоценоз	Рельеф местности
Видовое разнообразие	Репродуктивный потенциал
Влажность	Свет
Гомойотермные животные	Светолюбивые растения
Детритные цепи	Сезонные ритмы
Емкость среды	Среда обитания
Зона оптимума	Сукцессия первичная и вторичная
Искусственные экосистемы	Суточные ритмы
Климатическое сообщество	Температура
Коменсализм	Теневые растения
Конкуренция	Теневыносливые растения
Консументы	Фотопериодизм
Мутуализм	Химический состав водной, воздушной и почвенной сред
Нейтрализм	Хищничество
Ограничивающий фактор	Цепи паразитов
Основные климатические факторы	Экологическая ниша
Паразитизм	Экологические факторы
Пастбищные цепи	Экосистема
Пищевые цепи	

Проверьте себя

1. Соотнесите факторы среды с категориями их классификации (биотические — 1, абиотические — 2, антропогенные — 3):
 - а) температура; б) нефть в океане; в) конкуренция; г) влажность; д) паразитизм; е) рельеф местности; ж) ДДТ во льду Арктики; з) суглинок почвы; и) плотность популяции.
2. При регуляции численности популяции действие каких факторов среды не зависит от исходной ее плотности?
 - а) Загрязнение экскрементами источников питания; б) повышенное выпадение осадков; в) болезнетворные агенты (вирусы, бактерии); г) хищничество; паразитизм; конкуренция; д) холодный период времени года; е) ураган.
3. Как правило, численность особей природных популяций из года в год колеблется около постоянной величины, потому что:
 - а) организмы прекращают размножение при средней плотности; б) при непрерывном росте численности происходит чрезмерное накопление в генофонде мутаций, фенотипическое проявление которых снижает жизнеспособность; в) каждый год приблизительно гибнет и рождается одинаковое число особей; г) воздействуя на рождаемость и смертность, биотические и абиотические факторы регулируют плотность популяции; д) организмы размножаются более интенсивно при меньшей плотности и менее интенсивно при большей плотности.
4. Укажите, какие из перечисленных ниже утверждений, касающихся понятия «экологическая ниша», неверны:
 - а) у животных определяется подвижностью особей, а у растений — расстоянием распространения семян, пыльцы; б) каждое местообитание предоставляет возможности на формирование только одной ниши для определенного вида; в) ниши формируются при соответствии комплекса факторов среды и функциональных особенностей особей разных популяций.
5. Роль продуцентов в экосистеме заключается в том, чтобы:
 - а) разлагать биомассу на неорганические вещества; б) образовывать органические вещества с использованием энергии окисления неорганических веществ; в) использовать органические вещества для получения энергии и синтеза новых органических веществ; г) построить с использованием солнечной энергии новую биомассу.
6. Согласно правилу экологической пирамиды, биомасса каждого из последующих уровней уменьшается приблизительно в 10 раз, потому что часть энергии, передающейся с одного трофического уровня на другой:
 - а) расходуется в процессе дыхания; б) выделяется с балластными веществами (экскременты, отходы); в) изначально поступает от Солнца; г) идет на построение новых тканей; д) превращается в теплоту.
7. Укажите характерные черты агроценоза (1) и биогеноценоза (2):
 - а) все поглощенные растениями элементы со временем возвращаются в почву; б) единственным источником энергии является Солнце; в) значительная часть энергии и веществ изымается человеком; г) поглощенная растениями энергия в конце концов рассеивается в виде теплового излучения; д) действует естественный отбор; е) помимо солнечной необходимы дополнительные источники энергии; ж) ведущим является искусственный отбор.

БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) гидросфера, планктон, нектон;
 - б) литосфера, почва, нитрифицирующие бактерии;
 - в) атмосфера, перепады давления, озоновый экран;
 - г) биомасса, газовая, концентрационная, окислительно-восстановительная, биохимическая функции;
 - д) биогенная миграция атомов, круговороты веществ и поток энергии;
 - е) ноосфера, антропогенный фактор, экологическое сознание.
2. Дать определение биосферы, перечислить ее важнейшие компоненты и описать специфику каждого из них.
3. Описать процессы, лежащие в основе биогенной миграции атомов, и построить схему простого круговорота какого-либо элемента питания.
4. Сформулировать различие и взаимосвязь между потоком энергии и круговоротом веществ в биосфере.
5. Объяснить, каким образом промышленность, сельское хозяйство, использование ископаемых ресурсов способствуют загрязнению среды, и обсудить возможные меры предупреждения этого.

Появление и эволюция жизни на нашей планете привели к формированию **биосферы** — части геологических оболочек Земли, населенных живыми организмами. Биосфера представляет единство живых организмов и неорганических составных частей, которое проявляется в биогенной миграции атомов и осуществляется за счет энергии солнечного излучения. Термин «биосфера» был предложен австралийским ученым Э. Зюссом (1873). Несколько десятилетий спустя В.И. Вернадский создал учение о биосфере, показав, что живые организмы, преобразуя солнечную энергию, являются мощной биогеохимической силой, влияющей на геологические процессы.

Биосфера объединяет все современные экосистемы Земли и представляет собой глобальную экологическую систему — **экосферу**. Биогеоценозы являются элементарными структурами биосферы. Биомасса и абиотические компоненты связаны сложными биогеохимическими процессами перераспределения энергии и вещества. В связи с этим границы биосферы и ее насыщенность организмами обуславливаются целым комплексом факторов. К общим условиям существования живых организмов относятся наличие жидкой воды, ряда химических биогенных элементов и поступление солнечной энергии в диапазоне температур от -50 до $+50$ °C. Таким образом, границами биосферы являются пределы распространения живого на планете (рис.16.1).

Среды обитания живого сосредоточены в **литосфере** (верхняя часть поверхности земной коры), в **гидросфере** (океаны, моря, реки, озера) и в нижних слоях **атмосферы** (тропосфере). Верхний

I ОЗОНОВЫЙ ЭКРАН

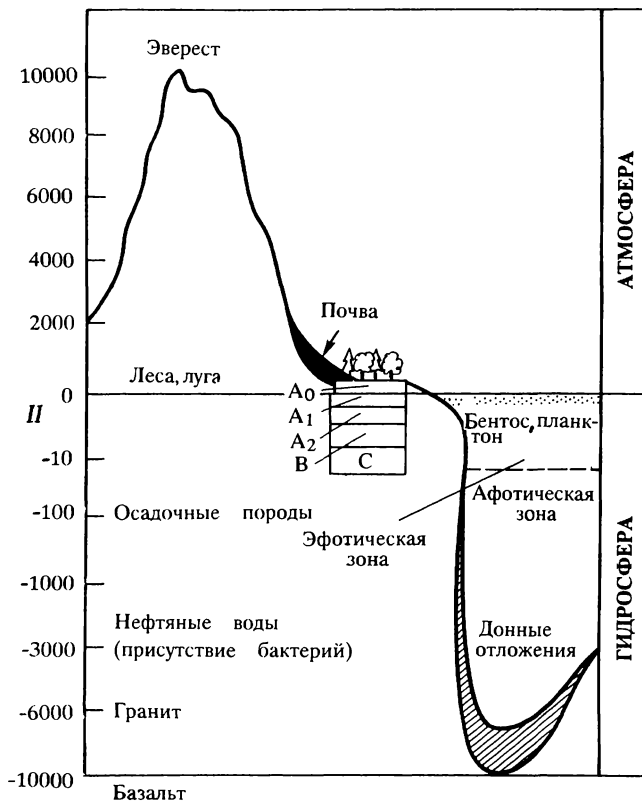


Рис. 16.1. Строение биосферы. *I* — пределы жизни в биосфере; *II* — схематический разрез почвы:

*A*₀ — лесная подстилка, *A*₁ — гумусовый горизонт, *A*₂ — горизонт вымывания (подзолистый), *B* — горизонт вымывания (иллювиальный), *C* — подстилающая порода

предел жизни биосферы ограничен озоновым экраном на высоте 20 — 25 км, выше которого ультрафиолетовая часть солнечного спектра исключает существование жизни. Нижняя граница биосферы опускается до 3 км ниже поверхности суши и на 1 — 2 км ниже дна океана.

Человечество и его производство также являются частью биосферы. Влияние человека (**антропогенный фактор**), особенно в последнее время, — самое масштабное по сравнению со всеми известными природными факторами. Состояние биосферы, когда человечество своей деятельностью создает новую искусственную среду Земли, В.И. Вернадский назвал **ноосферой**.

16.1. Особенности сред обитания

На ранних этапах развития жизни организмы смогли заселить одну лишь водную среду обитания (для процессов обмена необходимы водные растворы). Затем они вышли на сушу. В этой адаптивной зоне некоторые группы (птицы, насекомые) используют воздушную среду, где могут находиться временно при расселении, добыче пищи и др.

16.1.1. Вода

Вода занимает около 70% биосферы Земли. Из 510 млн. км² общей площади земной поверхности на Мировой океан приходится 361 млн. км². Гидросфера отличается от наземной среды обитания главным образом своей плотностью и вязкостью. Живые организмы населяют свободную водную массу и донную зону (прикрепленные или ползающие представители). В водной массе организмы могут передвигаться либо активным плаванием — нектон, либо пассивно — планктон.

От прозрачности воды зависит световой режим под ее поверхностью и, следовательно, эффективность фотосинтеза и накопление органических веществ. По количеству проникающего света водоемы подразделяют на две горизонтальные зоны: верхнюю, или *эфотическую* (до 100—200 м в водах океанической области), и нижнюю, простирающуюся до больших глубин, — *афотическую*, где света для фотосинтеза недостаточно (рис.16.1).

Жизнедеятельность и распространение организмов в воде также зависят от концентрации водородных ионов (рН среды) и от концентрации солей (соленость воды). Важное значение имеет присутствие растворенного кислорода и диоксида углерода. Перемещение водных масс в пространстве способствует поддержанию относительной гомогенности физических и химических характеристик водных регионов.

Для наземных биогеоценозов большое значение имеет доступность пресной воды. Из всего запаса воды на Земле (1300 млн.

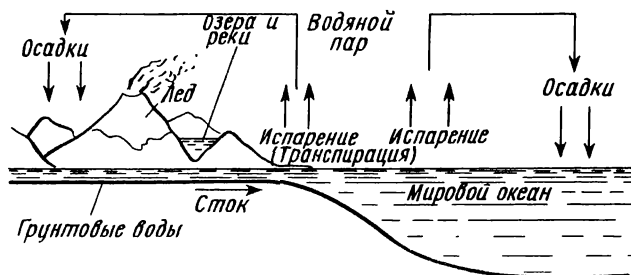


Рис. 16.2. Круговорот воды

км³) пресная вода составляет всего около 3%. Основная масса ее находится в виде льда (75%), в атмосфере циркулирует только 0,35%. Большая часть атмосферных осадков задерживается растительностью и в почву попадает только 25 — 35%. Испарение со свободной поверхности и испарение растительными тканями возвращают воду в атмосферу (рис. 16.2). Вода частично стекает в водоемы или просачивается в пустоты почвы, где она может удерживаться за счет гигроскопичности частиц почвы и проникать в грунтовые воды.

16.1.2. Почва

Почва представляет собой смесь разложившихся органических и выветренных минеральных веществ. В результате их перемещения и превращения почва расчленяется на отдельные слои, или горизонты, сочетание которых составляет **профиль** почвы (см. рис. 16.1). Минеральный состав почвы представлен кремнеземом (около 50%), глиноземом (до 25%), оксидами железа, магния, калия, фосфора, кальция (до 10%). Органические вещества, поступающие в почву с растительным опадом, содержат углеводы, белки, жиры, а также конечные продукты обмена растений — смолы, воска, дубильные вещества. Органические вещества в почве минерализуются с образованием более простых соединений (CO₂, NH₃ и др.) или превращаются в более сложные соединения — перегной или гумус. Почву покрывает органический опад, еще не измененный или состоящий из слегка разложившихся растительных остатков лесной подстилки, степного войлока и др.

Почва плотно заселена живыми организмами, влияющими на ее физико-химические характеристики: корни растений, бактерии, грибы, водоросли, простейшие, животные. В почве протекают разнообразные химические реакции преобразования веществ, связанные с жизнедеятельностью бактерий. Среди бактерий важную роль выполняют **нитрифицирующие** (нитрозамонасы, нитробактеры и др.). В аэробной среде они окисляют аммиак до солей азотистой и азотной кислот. В анаэробных условиях идет обратный процесс — **денитрификация**, — связанный с восстановлением солей азотной кислоты. В верхних слоях почвы обитает наибольшее количество организмов: бактерии минерализуют органические вещества, простейшие уничтожают избыточное количество бактерий; дождевые черви, личинки насекомых, клещи разрыхляют почву, способствуют ее аэрации.

16.1.3. Атмосферные условия

Газовый состав атмосферы относительно постоянен и включает преимущественно азот и кислород с незначительной примесью диоксида углерода и аргона, иные газы присутствуют в следовых

количествах. В верхних слоях атмосферы содержится озон. Примеси мельчайших твердых и жидких частиц (вода, пыль, дымы, оксиды различных веществ и др.) влияют на прозрачность атмосферы, препятствуя проникновению лучистой энергии Солнца к поверхности Земли.

Нормальным считается давление атмосферы 1 кПа (750,1 мм рт.ст.). Периодически возникающие перепады давления вследствие неодинакового нагрева земной поверхности приводят к перемещению воздушных масс (ветры, циклоны). С типами атмосферной циркуляции связаны климатические условия, имеющие решающее значение для жизнедеятельности организмов.

16.2. Биомасса

Биомасса Земли составляет 0,1% массы земной коры и оценивается примерно в $2,4 \cdot 10^{12}$ т: биомасса суши — 99,87%, Мирового океана — 0,13%. Это связано с меньшей эффективностью фотосинтеза (использование лучистой энергии Солнца на площади океана равно 0,04%, на суше — 0,1%).

Зеленые растения биомассы суши составляют 99%, животные и микроорганизмы — 1%. Биомасса на суше распределена неравномерно и увеличивается от полюсов к экватору, так же возрастает видовое разнообразие. Продуктивность различных экологических систем различна и зависит от ряда климатических факторов, в первую очередь от обеспеченности теплом и влагой. Наиболее продуктивны экосистемы тропических лесов, затем следуют обрабатываемые земли, степи и луга, пустыни, полярные зоны.

Биомасса Мирового океана в 1000 раз меньше, чем на суше, хотя поверхность океана занимает 72,2% всей поверхности Земли. В океане, по-видимому, не существует безжизненных зон, однако около берега материков и островов воды заселены значительно гуще и разнообразнее. Крупное промысловое рыболовство почти полностью сосредоточено на континентальном шельфе или вблизи него, особенно в районах поднятия глубинных холодных вод, богатых накопленными биогенными элементами. Добыча пищевых продуктов из моря также связана с мариникольтурой (рыбные хозяйства в замкнутых заливах и лиманах).

Организмы, составляющие биомассу, благодаря громадной способности воспроизводства и распространения по планете осуществляют важнейшие биогеохимические функции: газовую (в процессе фотосинтеза выделяется O_2 , при дыхании выделяется CO_2 , бактерии восстанавливают N_2 и др.); концентрационную (накопление живыми существами химических элементов, рассеянных во внешней среде); окислительно-восстановительную (например, в процессе фотосинтеза происходит восстановление CO_2 до углеводов, а затем окисление их до CO_2 в процессе

энергетического обмена), биохимическую (лежит в основе всех процессов, протекающих в организмах).

Обмен веществ, рост и размножение организмов обеспечивают биогенную миграцию атомов, обусловившую в процессе эволюции создание современной природной системы. За миллиарды лет растения поглотили громадное количество диоксида углерода и обогатили атмосферу кислородом, из которого образовался озоновый экран. Наличие защиты от ультрафиолетовых лучей позволило живому выйти из воды и распространиться на суше. Живые организмы оказывают исключительно глубокое воздействие на природные свойства биосферы и всей Земли. Известковые скелеты беспозвоночных образовали такие осадочные породы, как мел и известняк; каменный уголь и нефть возникли из растительных остатков. В значительной мере биогенный характер имеет почва. Она представляет продукт жизнедеятельности микроорганизмов, растений и животных в их взаимодействии с неорганической природой. Появление в процессе эволюции более сложно устроенных организмов, менее зависимых от изменений среды, а также развитие относительно устойчивых экосистем привело к возрастанию скорости миграции энергии и веществ в сформировавшихся биогеоценозах.

16.3. Поток энергии и круговорот веществ в биосфере

Существование биомассы связано с поступлением энергии и веществ из окружающей неорганической среды. Большинство веществ земной коры проходит через живые организмы и вовлечено в биологический круговорот веществ, создавший биосферу и определяющий ее устойчивость. В энергетическом отношении жизнь в биосфере поддерживается постоянным притоком энергии от Солнца и использованием ее в процессах фотосинтеза.

16.3.1. Превращение энергии в биосфере

Поток солнечной энергии, воспринимаясь молекулами живых клеток, преобразуется в энергию химических связей. В процессе фотосинтеза растения используют лучистую энергию солнечного света для превращения веществ с низким содержанием энергии (CO_2 и H_2O) в более сложные органические соединения, где часть солнечной энергии запасена в форме химических связей (рис.16.3).

Образованные в процессе фотосинтеза органические вещества могут служить источником энергии для самого растения или переходят в процессе поедания и последующего усвоения от одних организмов к другим: от растений к растительноядным животным, от них — к плотоядным и т.д. Высвобождение заключенной в

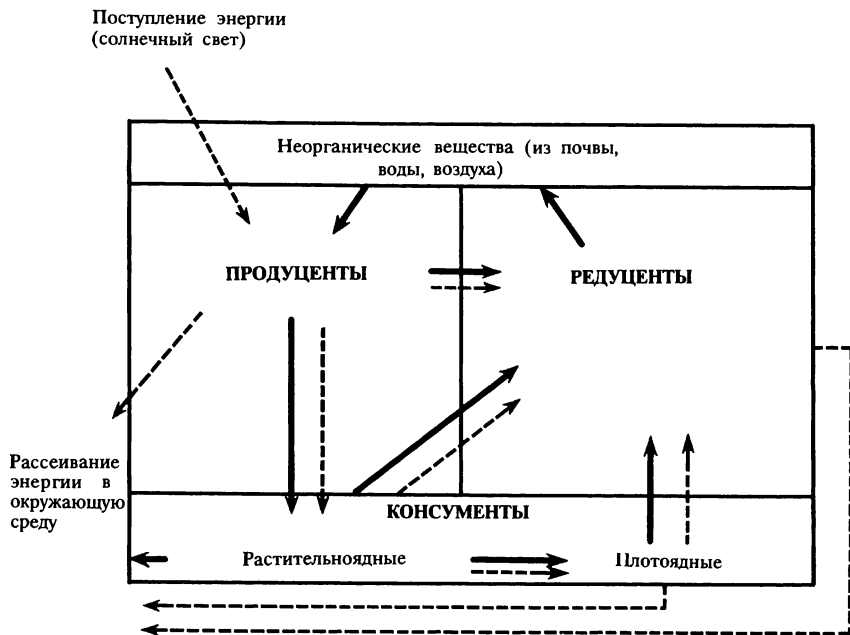


Рис. 16.3. Превращения энергии в биосфере
Сплошными стрелками показан круговорот веществ, прерывистыми — поток энергии

органических соединений энергии происходит в процессе дыхания или брожения. Разрушение использованных или отмерших остатков биомассы осуществляют разнообразные организмы, относящиеся к числу *сапрофитов* (гетеротрофные бактерии, грибы, некоторые животные и растения). Они разлагают остатки биомассы на неорганические составные части (минерализация), способствуя вовлечению в биологический круговорот соединений и химических элементов, что обеспечивает очередные циклы продуцирования органического вещества. Однако содержащаяся в пище энергия не совершает круговорота, а постепенно превращается в тепловую энергию. В конечном итоге вся поглощенная организмами в виде химических связей солнечная энергия снова возвращается в пространство в виде теплового излучения. Поэтому биосфере необходим приток энергии извне.

16.3.2. Биогеохимические круговороты

Химические элементы, входящие в состав живого, обычно циркулируют в биосфере по характерным путям: из внешней среды в организмы и опять во внешнюю среду. Для биогенной

миграции свойственно накопление химических элементов в организмах (аккумуляция) и их высвобождение в результате минерализации отмершей биомассы (детрита). Такие пути циркуляции химических веществ (в большей или меньшей степени замкнутые), протекающие с использованием солнечной энергии через растительные и животные организмы, называют биогеохимическими круговоротами.

Различают круговороты газового типа с резервуарами неорганических соединений в атмосфере или океанах (N_2 , O_2 , CO_2 , H_2O) и круговороты осадочного типа с менее обширными резервуарами в земной коре (P, Ca, Fe).

Атмосфера представляет собой огромный резервуар азота. Круговорот азота связан с его превращением в нитраты за счет деятельности азотфиксирующих и нитрифицирующих бактерий. Нитраты усваиваются растениями из почвы или воды. В конце концов редуценты вновь переводят азот в газообразную форму и возвращают его в атмосферу.

Углерод, содержащийся в атмосфере в виде CO_2 , является одним из исходных компонентов для фотосинтеза, а затем вместе с органическим веществом потребляется консументами. При дыхании растений и животных, а также за счет редуцентов углерод в виде CO_2 возвращается в атмосферу.

В отличие от азота и углерода резервуар фосфора находится в горных породах, подвергающихся эрозии и высвобождающих в экосистемы фосфаты. Большая их часть попадает в море и частично вновь может быть возвращена на сушу через морские пищевые цепи, заканчивающиеся рыбоядными птицами (образование гуано). Усвоение фосфора растениями зависит от кислотности почвенного раствора: по мере повышения кислотности практически нерастворимые в воде фосфаты превращаются в хорошо растворимую фосфорную кислоту.

От того, насколько регулярно осуществляется круговорот того или иного биогенного элемента, зависит продуктивность биогеоценоза, что имеет большое значение для сельскохозяйственного производства и лесного хозяйства. Сбалансированность биологического круговорота, т.е. его уравновешенность, а следовательно, и устойчивость экосистемы определяются максимально возможным числом связей между видами в пищевой сети.

16.4. Человек и окружающая среда

Человечество возникло и развилось в процессе эволюции жизни и биосферы Земли. Обладая выдающимся духовным потенциалом, изобретая и изготавливая орудия, овладев огнем, человек все более освобождался от своих естественных экологических связей и сам стал важнейшим антропогенным экологическим фактором, формирующим и изменяющим окружающую среду. Окуль-

турирование растений и приручение животных позволили человеку как всеядному консументу отвлекать на себя энергетические потоки других экосистем. Сезонность продуктивности земледелия и скотоводства сделала необходимым развитие экономики, основанной на запасах производимой продукции, а постоянный рост народонаселения — постоянное расширение производства. Если на ранних этапах социального развития человечества сопротивление среды в определенной степени противодействовало росту населения и производства, то научно-техническая революция качественно изменила взаимоотношения человека и среды. Техническая мощь человечества ныне такова, что позволяет менять условия существования в крупных районах нашей планеты, ранее совершенно недоступных (Заполярье, Арктика, Антарктика, ближний Космос и др.).

Гигантский прогресс науки и техники, значительная эксплуатация природных ресурсов, быстрый рост численности человечества сделали экологические проблемы особенно актуальными. Изменения условий жизни под влиянием хозяйственной деятельности достигли таких размеров, что начинают влиять на здоровье самих людей и развитие отдельных регионов. Загрязнение атмосферы, природных вод, снижение плодородия и эрозия почв, истощение недр, ущерб, наносимый растительному и животному миру, делают нашу планету менее пригодной для жизни и могут поставить человечество на грань экологической катастрофы.

В настоящее время окружающей средой для человечества стала практически вся биосфера, для деятельности в которой человеку требуется все больше и больше энергии. Благодаря ископаемым энергетическим запасам (в основном нефть, уголь, газ) стали возможными процессы индустриализации. Но их исчерпание в обозримом будущем неизбежно, поэтому необходимо искать другие источники энергии. К тому же человечеству грозит истощение невозобновляемых материальных ресурсов, таких, как запасы серебра, цинка, урана и др. Несовершенство современной технологии не позволяет полностью перерабатывать минеральное сырье. Большая часть его возвращается в природу в виде отходов, загрязняющих атмосферу, гидросферу и литосферу.

К возобновляемым материальным ресурсам относят растительный и животный мир, плодородие почв. Человек активно использует в сельском и лесном хозяйстве почти все наземные и многие водные биогеоценозы. Но в настоящее время его деятельность отражается практически на всех остальных естественных экосистемах. Антропогенные воздействия (загрязнение нефтью океанов, «парниковый эффект» вследствие увеличения концентрации CO_2 в атмосфере, «кислотные дожди», разрушение озонового экрана, накопление в организмах токсичных или радиоактивных веществ и др.) могут привести к значительным отклонениям в равновесии экосистем, делают прерывным

биотический круговорот и отрицательно сказываются на биосфере в целом. Поэтому все настойчивее выдвигается требование создать промышленность, безвредную для природы.

Прогрессирующий процесс использования человеком элементов окружающей природы неизбежен и закономерен. Он не может прекратиться, так как осуществляется в силу действия законов природы и социальных закономерностей развития общества. Таким образом, истощение некоторых природных ресурсов и угроза среде обитания человека также являются реальностью, которую нельзя недооценивать.

Новое состояние биосферы, в котором разумная деятельность человечества становится наибольшей природной силой, В.И. Вернадский назвал ноосферой. Превращение биосферы в ноосферу является естественным этапом развития нашей планеты и необходимым условием для развития цивилизации. Для преодоления экологических проблем необходимо рассмотрение окружающей среды, человека и общества как единой системы. Развитие цивилизации должно идти не за счет разрушения природы, а в устойчивой гармонии с нею.

Проблема разумного и рационального использования природных ресурсов на основе экологических законов превращается в настоящее время в одну из важнейших задач человечества. Для сохранения биосферы и ее компонентов необходимы усилия всех стран. В 1948 г. был создан Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП), который издает «Красную книгу» редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и животных. С 1971 г. ЮНЕСКО осуществляет международную программу «Человек и биосфера».

Охрана природы в нашей стране осуществляется в соответствии с Конституцией, а также на основе законов и постановлений по охране и рациональному использованию природных ресурсов. Создаются очистные сооружения, технологии комплексной переработки сырья, малоотходные производства; регламентируется применение ядохимикатов; осуществляется контроль за качеством пищевых продуктов; на больших площадях проводятся лесонасаждения, борьба с эрозией почв; применяются научно обоснованные методы внесения удобрений, орошения и осушения.

Большое значение для сохранения генофонда имеет создание заповедников, заказников, национальных парков и других охраняемых природных территорий, центров разведения исчезающих животных и растений с их последующим возвращением в естественные места обитания. В настоящее время на территории бывшего СССР имеется более 150 заповедников и 10 национальных парков. В результате принятых мер восстановлена и поддерживается высокая численность бобра, соболя, сайгака, лося и других редких млекопитающих.

Однако все еще имеется много недостатков и нерешенных проблем. Каждый должен понимать, что грамотное, бережное отношение к природе — его долг. Экологическое сознание не приходит сразу. Его надо воспитывать в себе и окружающих. Развитое чувство ответственности за природу не позволит сливать отходы в реку, загрязняя ее, разрушать хрупкий растительный покров тундры, вырубать лес по берегам озер и рек, заниматься разного рода браконьерством. Экологическое сознание даст возможность сохранить среду для жизни будущих поколений.

Ключевые слова и понятия

Антропогенный фактор	Гидросфера
Атмосфера	Концентрационная функция
Биогенная миграция атомов	Литосфера
Биогеохимические круговороты	Ноосфера
Биомасса	Окислительно-восстановительная функция
Биосфера	Поток энергии
Биохимическая функция	Почва
Вода	Среда обитания
Газовая функция	

Проверьте себя

1. Жизнь растительных организмов в поверхностных слоях открытого океана часто ограничивается:
а) количеством питательных веществ; б) недостатком кислорода; г) температурой воды; д) количеством проникающего света.
2. Процессы миграции атомов в биосфере не обусловлены:
а) обменом веществ, ростом и размножением организмов; б) жизнедеятельностью организмов почвы; г) возникающей в конечном итоге утечкой элементов питания из сообщества живых организмов в отложения, образующиеся на дне океана; д) поступлением большинства элементов питания в пищевую сеть через посредство животных; е) образованием более плотных популяций организмов в тех регионах, где элементы питания имеются в изобилии; ж) перемещением некоторых биогенных элементов в атмосферу.
3. Биосфере необходим приток энергии извне, потому что:
а) образовавшиеся в процессе фотосинтеза органические вещества служат источником энергии для животных; б) пищевые сети биогеоценозов недостаточно разветвлены; в) разнообразные организмы разрушают остатки биомассы; г) в каждой цепи питания последующий трофический уровень способен использовать лишь 5 — 15% энергии биомассы предыдущего уровня на построение вещества своего тела; д) в процессе дыхания или брожения часть энергии теряется в окружающую среду.
4. Для биогеохимического круговорота не характерны:
а) высвобождение биогенных элементов в результате минерализации отмершей биомассы; б) миграция элементов по пищевой цепи с неограниченным числом трофических уровней; в) накопление химических элементов в организмах; г) перемещение некоторых элементов питания из организмов в литосферу.
5. Нарисуйте простую схему круговорота углерода.
6. Для каждого человека наиболее эффективным способом сохранить окружающую среду для будущих поколений будет являться:
а) участие в посадках защитных лесных полос; б) повторное использование некоторых предметов обихода; в) переход к вегетарианскому питанию; г) активное участие в борьбе за создание и исполнение законов по охране окружающей среды; д) сдерживание желания собирать букетик полевых цветов.

МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Раздел V

НЕКЛЕТОЧНЫЕ И ДОЯДЕРНЫЕ ФОРМЫ ЖИЗНИ

Глава 17

ЦАРСТВО ВИРУСЫ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) клеточные и неклеточные формы жизни, вирусы и бактериофаги;
 - б) капсид, РНК- и ДНК-содержащие вирусы;
 - в) проникновение вирусов в клетки, самосборка новых вирусов.
2. Рассказать об особенностях царства вирусов.
3. Описать строение и размножение вирусов.
4. Представлять биологическое значение вирусов.

Вирусы были обнаружены в 1892 г. русским ученым Д.И. Ивановским. В 1917 г. француз Ф.Д'Эрель открыл бактериофаг — вирус, поражающий бактерии. Вирусы представляют собой простейшую форму жизни на Земле, занимающую пограничное положение между неживой и живой материей. Они могут проявлять свойства живых организмов только попав в клетки про- и эукариот. Они являются внутриклеточными паразитами; способность к размножению и связанные с ней наследственность и изменчивость вирусы проявляют лишь в живой клетке хозяина.

Особенности вирусов заключаются в их незначительных размерах (20 — 2000 нм), отсутствии клеточного строения, обмена веществ и энергии. Но самым характерным критерием является наличие у вирусов только *одной нуклеиновой кислоты* — РНК или ДНК (у остальных организмов всегда имеются и ДНК, и РНК). Вирусы самостоятельно не способны синтезировать белки. Способ размножения вирусов значительно отличается от размножения других организмов. Вирусы не растут.

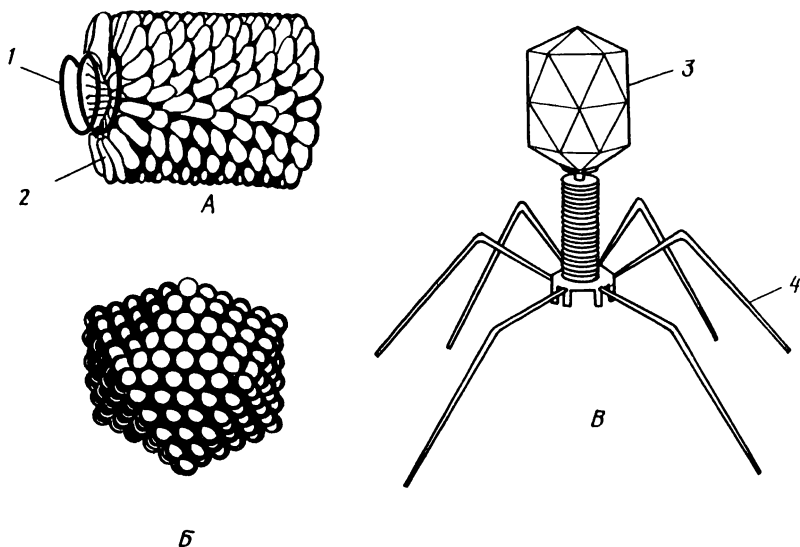


Рис. 17.1. Представители царства Вирусы. А — вирус табачной мозаики; Б — аденовирус (вызывает респираторные заболевания человека); В — бактериофаг:
1 — молекула РНК, 2 — молекулы белка, 3 — головка с ДНК, 4 — хвостовые нити

Вирусы существуют в двух формах: *покоящейся* (внеклеточной), когда их свойства как живых систем не проявляются, и *внутриклеточной*, где может осуществляться процесс размножения вирусов. Простая вирусная частица (например, вирус табачной мозаики) состоит из образованной белками оболочки — капсида — и нуклеиновой кислоты (рис.17.1). Некоторые более сложные вирусы (гриппа, герпеса и др.) помимо белков капсида и нуклеиновой кислоты могут содержать липопротеиновую мембрану, углеводы и ряд ферментов. Белки защищают нуклеиновую кислоту и обуславливают ферментативные и антигенные свойства вирусов. Форма капсида может быть палочковидной, нитевидной, сферической и др.

Различают два вида вирусов: РНК-содержащие и ДНК-содержащие. Но независимо от того, какая из нуклеиновых кислот содержится в вирусе, она выполняет функции носителя наследственной информации. Объем генетической информации вируса может быть очень мал, например у самых малых вирусов он состоит из 3500 нуклеотидов. Такой объем нуклеиновой кислоты способен обеспечить синтез лишь нескольких белков, обычно белков капсида вируса. Геном вирусов бывает представлен многообразными линейными и кольцевидными формами нуклеиновых кислот; наряду с двухцепочечными ДНК (вирусы оспы,

аденовирусы человека и др.) и одноцепочечными РНК (вирусы кори, краснухи, энцефалита, гриппа, бешенства и др.) встречаются одноцепочечные ДНК и двухцепочечные РНК, служащие матрицами у некоторых вирусов животных и растений.

Все активные процессы вирусов протекают в клетках-хозяевах. Проникновение вирусов в клетку начинается с их абсорбции на клеточной поверхности благодаря связыванию белков-рецепторов клеточной оболочки со специальными белками вирусной частицы, которые узнают соответствующий рецептор на поверхности чувствительной клетки. Полагают, что в животную клетку вирус может проникать при процессах пиноцитоза и фагоцитоза, в растительную клетку — при различных повреждениях клеточной стенки.

Бактериофаги, как правило, не попадают внутрь клетки, так как толстые клеточные стенки бактерий препятствуют проникновению комплекса белок — рецептор с присоединившейся к нему вирусной частицей. Бактериофаг состоит из головки (белковая оболочка и заключенная в ней ДНК или РНК) и отростка. В отростке различают полый стержень, окруженный чехлом из сократительных белков. На конце стержня имеется пластинка с шипами и нитями, от которых зависит специфическая абсорбция бактериофага на клетке-хозяине. После присоединения к клеточной поверхности чехол отростка бактериофага сокращается, обнажая стержень, проникающий через клеточную стенку, и нуклеиновая кислота проникает в клетку.

Вирусный геном изменяет обмен веществ клетки, направляя всю ее деятельность на производство вирусной нуклеиновой кислоты и вирусных белков. Новые молекулы вирусной нуклеиновой кислоты соединяются с вновь синтезированными белками (самосборка вирусных частиц), в результате чего образуются вирусы, которые затем выходят из клетки-хозяина.

Таким образом, паразитизм вирусов осуществляется на генетическом уровне. Вирусы являются автономными генетическими структурами, не способными, однако, развиваться вне клетки. В связи с этим полагают, что происхождение вирусов и бактериофагов связано с эволюцией каких-то клеточных форм, которые в ходе приспособления к паразитическому образу жизни вторично утратили клеточное строение.

Биологическое значение вирусов в первую очередь связывается с их *патогенным действием*, т.е. способностью вызывать различные заболевания у человека, животных и растений. Сегодня специалисты насчитывают не менее 500 различных болезней человека, в которых в той или иной мере повинен вирус. Среди них такие тяжелые заболевания, как бешенство, натуральная оспа, желтая лихорадка, энцефалиты, инфекционные гепатиты, многие злокачественные опухоли, СПИД, корь и т.д. Помимо того, вирусы способны оказывать влияние на генетический аппарат клетки, вызывая генные мутации.

Ключевые слова и понятия

Бактериофаг
Вирусная частица
Вирусный геном
ДНК-содержащие вирусы

Капсид
Клетка-хозяин
РНК-содержащие вирусы
Самосборка вирусных частиц

Проверьте себя

1. Укажите, какие химические соединения и структурные элементы характерны для клетки (1) и вируса (2):
а) ядро; б) ДНК и РНК; в) РНК или ДНК; г) рибосомы; д) митохондрии; е) белки; ж) биологические мембраны; з) углеводы; и) липиды.
2. Сравните процессы, происходящие в животной клетке (1) и в вирусной частице (2):
а) пластический обмен; б) энергетический обмен; в) редупликация ДНК; г) синтез мРНК; д) синтез углеводов; е) синтез белков; ж) наблюдаются только процессы в), г), е); з) никакие из указанных процессов не протекают.

Глава 18

НАДЦАРСТВО ДОЯДЕРНЫЕ, ИЛИ ПРОКАРИОТЫ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) клеточная организация, прокариоты, эукариоты;
б) бактерии, гетеротрофы, сапрофиты, паразиты, автотрофы, хемосинтетики, фотосинтетики;
в) цианеи, внутриклеточные мембраны, фотосинтез, симбиоз.
2. Описать особенности строения и жизнедеятельности бактерий и синезеленых водорослей.
3. Указать значение бактерий и синезеленых водорослей в природе и жизни человека.

У прокариот клетки имеют наиболее простой тип строения: нет ограниченного мембранами ядра; единственная молекула ДНК, замкнутая в кольцо, находится в области цитоплазмы, называемой нуклеоидом; слабо развита система внутриклеточных мембран (нет хлоропластов, митохондрий, эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, функции которых выполняют выпячивания цитоплазматической мембраны — мезосомы); центриоли и митотическое веретено отсутствуют, деление клеток (митоза и мейоза нет) осуществляется путем перетяжки (этому предшествует репликация ДНК, затем две копии расходятся, увлекаемые растущей клеточной мембраной); обычно снаружи формируется клеточная стенка, состоящая из особого гликопептида — муреина. Тем не менее клетки прокариот и эукариот имеют много общего (см. разд. 3.1), что позволяет их отнести к единой клеточной системе организации живого.

Все прокариоты принадлежат к одному царству Дробянки, представленному бактериями и синезелеными водорослями.

18.1. Бактерии

Выделяют две группы бактерий: *архебактерии* (от греч. *архайос* — древнейший) и *эубактерии*.

Архебактерии (метанообразующие и др., всего известно около 40 видов), сохраняя общие черты строения прокариот, значительно отличаются по ряду физиологических и биохимических свойств от эубактерий (истинных бактерий).

Эубактерии — это микроскопические организмы, характеризующиеся примитивным строением. Размеры клеток колеблются от 0,2 до 10 мкм. Типичное ядро отсутствует; нуклеоид большинства бактерий содержит одну замкнутую в кольцо двухцепочечную молекулу ДНК, которая является носителем наследственных свойств клетки. В цитоплазме находятся рибосомы и включения (крахмал, гликоген, жиры), а у автотрофных фотосинтетиков — еще и мембранные структуры, содержащие пигменты. Цитоплазматическая мембрана формирует мезосомы. Бактериальные клетки окружены плотной клеточной стенкой, благодаря которой они сохраняют постоянную форму. Многие виды бактерий образуют слизистую капсулу.

В зависимости от формы клетки различают следующие группы: шаровидные — **кокки**, палочковидные — **бациллы**, дугообразно изогнутые — **вибрионы**, бактерии вытянутой штопорообразной формы — **спириллы** (рис.18.1). Многие бактерии способны к самостоятельному движению за счет жгутиков или благодаря сокращению клеток.

Размножение бактерий происходит очень быстро, каждые 20 — 30 мин. Обычно это деление клетки надвое, которое наступает после удвоения бактериальной хромосомы — кольцевидной молекулы ДНК; некоторые бактерии размножаются почкованием. Половой процесс (например, у кишечной палочки) осуществляется в форме обмена генетическим материалом между особями. В неблагоприятных условиях бактерии способны образовывать споры за счет формирования плотной оболочки вокруг молекулы ДНК с участком цитоплазмы. Споры отличаются исключительной устойчивостью к различным неблагоприятным воздействиям. В подходящих условиях споры набухают, оболочки разрываются и клетки переходят к активному функционированию.

Бактерии делятся на **анаэробов**, живущих в бескислородной среде, и **аэробов**, живущих в среде с присутствием кислорода; факультативные анаэробы способны жить в кислородной и бескислородной среде. Большинство бактерий питаются гетеротрофно, используя готовые органические вещества мертвой биомассы (сапрофиты) или живых организмов (паразиты). Многие гетеротрофные бактерии выделяют ферменты, вызывающие брожение: молочно-кислое, масляно-кислое, уксусно-кислое. Бактерии осуществляют минерализацию — гниение

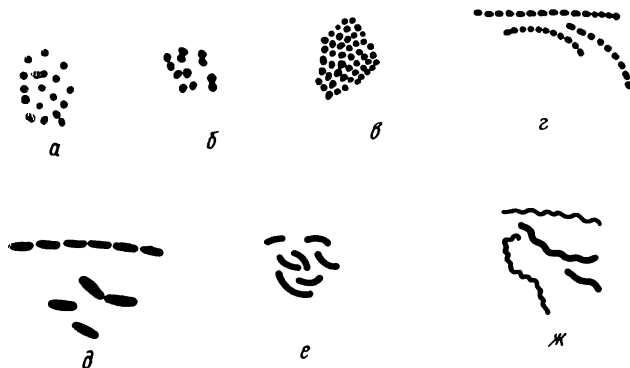


Рис. 18.1. Виды бактериальных клеток:

а — кокки, *б* — диплококки, *в* — стафилококки, *г* — стрептококки, *д* — палочковидные бактерии, *е* — вибрионы, *ж* — спираиллы

остатков растений и трупов животных, превращая сложные органические соединения в неорганические. Конечными продуктами этих процессов являются CO_2 , H_2O , H_2S , NH_3 и другие вещества.

Паразитизм у бактерий широко распространен. Многие бактерии являются возбудителями болезней, разрушая клетки хозяина, другие вызывают заболевания, выделяя токсические вещества. К числу паразитических бактерий, вызывающих заболевания человека, относят холерный вибрион, дифтерийную палочку, дизентерийную палочку и др. Для уничтожения и ослабления жизнедеятельности бактерий проводят дезинфекцию (например, раствором карболовой кислоты, формалина, спирта и др.) или стерилизацию высокой температурой (до 120°C), а также пастеризацию, когда пищевые продукты несколько раз нагревают до $60 - 70^\circ\text{C}$. В медицине применяют различные препараты (антибиотики и др.), в присутствии которых бактерии погибают или значительно снижают жизнедеятельность.

Автотрофные бактерии синтезируют органические вещества путем усвоения CO_2 ; источником энергии для этого может служить окисление минеральных соединений — хемосинтез — или свет — фотосинтез. К хемотрофам относят нитрифицирующие, азотфиксирующие, серобактерии, железобактерии и некоторые другие. Нитрифицирующие и азотфиксирующие бактерии задерживают в почве азот аммиака, что приводит к обогащению плодородного слоя почвы. Клубеньковые бактерии вступают в симбиоз с корнями бобовых растений. Фототрофным бактериям свойствен аэробный тип фотосинтеза (не выделяют кислорода). Этим они значительно отличаются от синезеленых водорослей.

18.2. Синезеленые водоросли (цианеи)

Синезеленые водоросли — наиболее древние (возникли свыше 3 млрд. лет назад) водные или реже почвенные автотрофные организмы. Клетки имеют толстые многослойные стенки (состоят из полисахаридов, пектиновых веществ и целлюлозы), часто одеты слизистым чехлом. Цианеи живут в виде отдельных клеток или образуют нити и колонии. Их прокариотические клетки по строению сходны с бактериями. Фотосинтез осуществляется на свободнележащих в цитоплазме мембранах, содержащих хлорофилл и дополнительные пигменты. У многих видов синезеленых водорослей в цитоплазме встречаются наполненные азотом вакуоли. Эти вакуоли регулируют плавучесть клетки и позволяют ей парить в толще воды. Размножаются синезеленые водоросли обычно путем деления клетки надвое, колониальные и нитчатые — распадом колоний или нитей. При неблагоприятных условиях могут образовывать споры.

Синезеленые водоросли широко распространены в биосфере, но основная масса видов населяет пресноводные водоемы, некоторые виды живут в морях и на суше. Виды, обитающие в водоемах, входят в состав планктона и бентоса. Некоторые виды живут в местах загрязнения органическими веществами, питаясь миксотрофно. Они способны очищать воду, минерализуя продукты гниения. Некоторые синезеленые водоросли способны к фиксации азота. Синезеленые водоросли встречаются в качестве симбионтов во многих лишайниках. Цианеи первыми осваивают безжизненные места обитания — вулканические острова, лавовые потоки.

Ключевые слова и понятия

Автотрофы	Мезосомы
Анаэробы	Нуклеоид
Архебактерии	Паразиты
Аэробы	Сапрофиты
Бациллы	Спириллы
Вибрионы	Фотосинтез
Гетеротрофы	Хемосинтез
Дробянки	Цианеи
Кокки	Эубактерии

Проверьте себя

- Сравните процессы жизнедеятельности, характерные для бактерий (1) и синезеленых водорослей (2):
 - автотрофность; б) гетеротрофность; в) фотосинтез; г) хемосинтез; д) окисление органических веществ; е) окисление неорганических веществ; ж) минерализация органических веществ; з) способность вступать в симбиозы.
- Укажите характерные особенности клеток бактерий (1) и синезеленых водорослей (2):
 - митохондрии; б) клеточная стенка; в) рибосомы; г) мезосомы; д) нуклеоид; е) ДНК; ж) мембраны с хлорофиллом; з) РНК; и) хроматин.
- Можно ли утверждать, что бактерии приносят больше вреда, чем пользы?
 - Да; б) нет.

ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, ИЛИ ЭУКАРИОТЫ. ГРИБЫ, РАСТЕНИЯ

Глава 19

ЦАРСТВО ГРИБЫ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) гифы, мицелий, низшие и высшие грибы;
 - б) вегетативное, бесполое и половое размножение;
 - в) диплоидная и гаплоидная фазы в цикле развития;
 - г) плодовые тела, пластинчатые и трубчатые грибы;
 - д) грибы-сапрофиты, грибы-паразиты, симбиоз.
2. Дать общую характеристику царства грибов.
3. Перечислить представителей высших и низших грибов и указать их значение в природе.

19.1. Общая характеристика

Грибы выделяют в самостоятельное царство, существенно отличающееся от растений и животных и насчитывающее в настоящее время около 100 тыс. видов. Они лишены хлорофилла и по типу питания относятся к гетеротрофам. В качестве запасных питательных веществ в клетках грибов накапливаются гликоген и липиды; в клеточной оболочке содержатся полисахариды и хитин. Эти особенности сродни животным организмам. Однако грибы имеют ряд признаков, наблюдаемых у растений: малую подвижность в вегетативном состоянии, неограниченный рост, размножение с помощью спор, поглощение веществ из окружающей среды путем всасывания, что позволяет предположить происхождение основной части грибов и растений от общего предка — древних жгутиковых простейших. Некоторые группы грибов, видимо, произошли от безжгутиковых амёбовидных простейших.

Тело гриба представляет собой мицелий (грибницу) — обильно разветвлённую сеть тончайших нитей — гиф. У низших грибов (мукор, фитофтора и др.) гифы представляют собой как бы одну разветвленную клетку с большим количеством ядер. Гифы высших грибов (шляпочные грибы и др.) разделены на отдельные клетки с одним или несколькими ядрами. Мицелий может располагаться непосредственно в среде, из которой он поглощает питательные вещества (например, почва), а также на поверхности, где образуются органы размножения (например, плодовые тела шляпочных грибов).

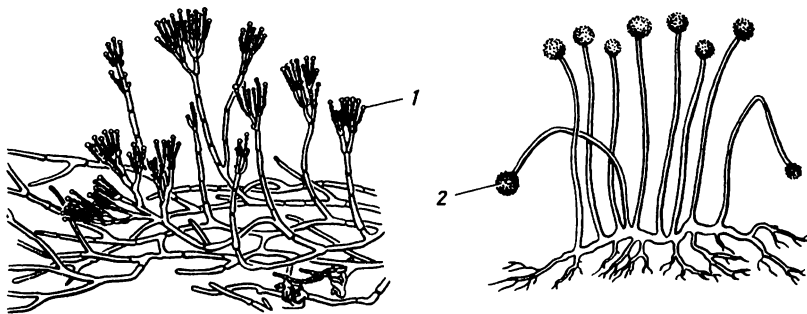


Рис. 19.1. Образование спор:

1 — у пеницилла на концах гиф, 2 — у мукора в спорангиях

Размножение грибов протекает очень интенсивно и осуществляется вегетативным, бесполом и половым путями. Вегетативное размножение происходит частями мицелия, которые дают начало новым организмам, у дрожжевых грибов — почкованием. Бесполое размножение грибов осуществляется за счет образования спор, в особых выростах мицелия (спorangиях) или на концах специализированных гиф (рис.19.1). Споры переносятся ветром на довольно большие расстояния и, попав в благоприятные условия, прорастают, формируя новые мицелии.

Половое размножение имеется практически у всех грибов и характеризуется большим разнообразием, заключающимся в формировании мужских и женских гамет и последующем их слиянии. В жизненном цикле грибов происходит смена гаплоидной и диплоидной фаз. У некоторых грибов клетки вегетативного тела гаплоидны (*гапобионты*), а диплоидна только зигота. Редукционное деление зиготы происходит при ее прорастании, и в дальнейшем мицелий развивается за счет размножения гаплоидных клеток.

Другие грибы (*диплобионты*) на протяжении всей жизни диплоидны и только гаметы гаплоидны. Также существуют грибы с одинаковой продолжительностью диплоидной и гаплоидной фаз в цикле развития. У них диплоидные ядра редукционно делятся перед образованием гаплоидных спор. В результате разных способов полового процесса у грибов возникают половые спороношения. Споры, прорастая, образуют новые особи. Ряд грибов (пеницилл, аспергилл и др.) не имеют полового процесса, и весь их жизненный цикл проходит в гаплоидной фазе.

Грибы подразделяют на низшие и высшие. К низшим грибам относят организмы без мицелия или имеющие неразделенный мицелий. Гриб без мицелия представляет собой одноклеточный комочек протоплазмы, который паразитирует внутри клетки хозяина, вызывая разрастание тканей в пораженном органе,

например возбудитель заболевания рака картофеля. На пораженных клубнях образуются бесформенные наросты, клубни не развиваются, урожай гибнет. Еще одним представителем низших грибов является мукор, или головчатая плесень. Мукоровые грибы питаются сапрофитно на навозе за счет растительных остатков; некоторые паразитируют на растениях, животных и человеке. Мицелий гриба хорошо развит и расположен в субстрате, а на поверхность гриб выбрасывает мицелярные столбики, увенчанные спорангием в виде шарика. Эти грибы образуют серый или белый налет на пищевых продуктах. Некоторые виды мукора вызывают микозы различных органов человека.

К высшим грибам относят организмы, имеющие хорошо развитый разделенный мицелий. Исключение составляют дрожжи, тело которых состоит из отдельных клеток, размножающихся почкованием. Из дрожжевых грибов наиболее распространены пивные и хлебопекарные дрожжи (рис.19.2). Одним из распространенных высших грибов является спорынья, паразитирующая на дикорастущих и культурных злаках. Споры с помощью ветра попадают на рыльце пестика, прорастают, мицелий проникает в завязь пестика и разрушает ее. В период созревания ржи вместо зерновок развиваются крупные темно-фиолетовые рожки, содержащие ядовитые вещества, которые способны вызвать тяжелые отравления у человека (рис.19.2).

В природе повсеместно распространены грибы пенициллы с грибницей, состоящей из ветвящихся нитей, которые разделены перегородками на отдельные клетки. Споры пеницилла расположены на концах некоторых гифов мицелия, образуя мелкие кисточки. Близки к нему грибы из рода аспергилл. Эти грибы разводят специально для получения антибиотиков, ферментов, органических кислот.

К высшим грибам относят также шляпочные грибы, трутовики, головневые и др. Шляпочные грибы (подосиновик, подберезовик, белый, сыроежка, мухомор и др.) питаются при помощи гиф, оплетающих частицы почвы и образующих мицелий, на котором возникают органы спороношения — плодовые тела, состоящие из пенька и шляпки. Плодовое тело образовано плотно прилегающими гифами мицелия. Поверхность шляпки, как правило, окрашена, а ее нижняя сторона состоит из трубок (трубчатые грибы — подберезовик, подосиновик, белый, масленок) или из пластинок (пластинчатые грибы — сыроежка, груздь, шампиньон, рыжик, лисичка). В трубках или на пластинках шляпки развиваются споры. Среди шляпочных грибов выделяют съедобные (около 150 видов) и ядовитые (бледная поганка, мухомор, желчный гриб, ложная лисичка и ложный опенок).

Древесным породам наносят вред трутовики, которые вызывают задержку роста и гибель деревьев. Споры, попав на дерево с

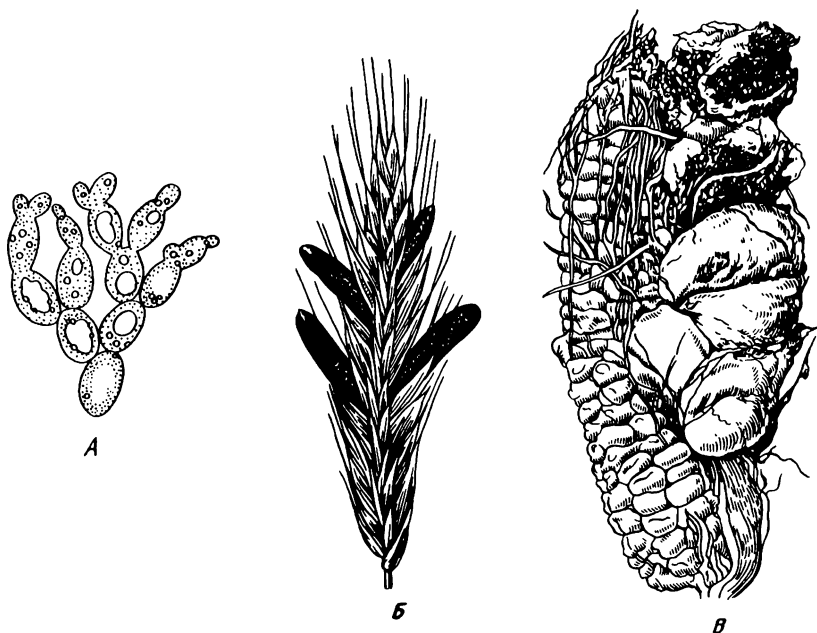


Рис. 19.2. Представители высших грибов. А — дрожжи; Б — колос ржи, пораженный спорыньей; В — початок кукурузы, пораженный головней

поврежденной корой, прорастают в мицелий, выделяющий ферменты, которые разрушают целлюлозные стенки клеток. Затем на поверхности деревьев появляются многолетние копытообразные плодовые тела, где образуются споры.

Широко распространены головневые грибы, паразитирующие на злаковых культурах. Споры головни прилипают к зерну и при прорастании семени проникают в конус нарастания побега, а затем в зону формирования соцветия. В результате деформированное соцветие практически состоит из мицелия паразита, который распадается, образуя массу черных спор (рис.19.2). Колос становится похожим на обуглившуюся головешку.

Грибы широко распространены и приспособились к различным условиям среды. Являясь гетеротрофными организмами, они нуждаются в готовом органическом веществе как растительных или животных останков, так и живых тканей. В первом случае грибы называют сапрофитами, во втором — паразитами. Ферменты, выделяемые грибами, способны разрушать практически все объекты природного происхождения и многие материалы, создаваемые человеком, делая их доступными для автотрофных растений.

Обитая в почве, грибы способствуют повышению ее плодо-

родия. С этими особенностями связана их роль в биосфере: они являются редуцентами и обеспечивают минерализацию биомассы. Кроме того, грибы вступают в симбиотические связи с другими организмами, образуя микоризы. Микориза играет важную роль в обеспечении высших растений минеральными веществами: сеть гиф гриба распространяется на несколько сантиметров от заселенного ими корня, увеличивая таким образом объем почвы, используемой растением. Другим примером симбиоза являются лишайники, которые заселяют непригодные для других организмов места обитания.

Велика роль грибов в деятельности человека. Грибы используют в пищевой промышленности для производства спирта, вина, пива, кваса, в хлебопечении, в получении белков и витаминов. Грибы образуют биологически активные вещества: антибиотики, ферменты, органические кислоты и др. Многие грибы наносят существенный вред человеку и животным: производят порчу пищевых продуктов, вызывают ряд заболеваний (микозы, стригущий лишай, парша).

Ключевые слова и понятия

Высшие грибы
Гифы
Микориза
Мицелий

Низшие грибы
Плодовое тело
Спорангий
Споры

Проверьте себя

1. Из перечисленных признаков укажите сходные черты грибов с растениями(1) и животными(2):
а) малая подвижность; б) клетки не содержат хлорофилл; в) оболочка клетки содержит хитин; г) в клетках накапливается гликоген; д) неограниченный рост; е) поглощение веществ путем всасывания; ж) размножение при помощи спор.
2. Укажите признаки, характерные для высших(1) и низших грибов(2):
а) мицелий одноклеточный; б) мицелий многоклеточный; в) тело гриба состоит из мицелия.
3. Назовите представителей грибов-паразитов(1) и грибов-сапрофитов(2):
а) сыроежки; б) пеницилл; в) головневые грибы; г) трутовики; д) мукор; е) дрожжи.

Глава 20

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ. ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) высшие и низшие растения, таллом, слоевище;
б) чередование поколений, гаметофит, спорофит.
2. Представлять сходные черты и отличия растений и животных.
3. Охарактеризовать роль растений в биосфере и жизни человека.
4. Описать основные систематические группы царства Растения.

Ботаника (от греч. *ботанэ* — растение, трава) — наука о свойствах растений, их форме, строении, развитии, жизнедеятельности, распространении и условиях обитания. Современная ботаника — многоотраслевая наука, включающая частные дисциплины: систематику (изучает систематику и родство разных групп растений), морфологию (исследует внешнее строение органов растений и их видоизменения), анатомию (изучает внутреннее строение растений), физиологию (изучает процессы, протекающие в растениях), геоботанику (исследует особенности растительных сообществ и их распространение), экологию растений (изучает взаимоотношения растений со средой и другими организмами) и др.

Значение растений в биосфере огромно. Они являются *продуцентами* — создателями органической биомассы на Земле, основным источником кислорода; значительно влияют на климат. Зеленый покров Земли обеспечивает жизнь современного человека, является источником пищевых продуктов и многих лекарственных веществ, широко используемых в медицине.

Роль растений в природе обусловлена их способностью создавать органические вещества в процессе фотосинтеза, т.е. предоставлять базу для гетеротрофных организмов, в том числе и человека. Осуществляя первичную биологическую продукцию биомассы, растения являются основой жизни на планете, так как благодаря фотосинтезу энергия солнечной радиации превращается в энергию химических связей, которая, в свою очередь, необходима всем гетеротрофам. Доставляя пищу животным, растения обеспечивают их кислородом, необходимым для дыхания. Кислород начал накапливаться в газовой оболочке планеты лишь с появлением фотосинтезирующих растений. Следовательно, практически весь кислород атмосферы Земли можно рассматривать как следствие фотосинтеза. Накопление кислорода в атмосфере имело важные последствия. Сформировалось *кислородное дыхание* — наиболее совершенная форма получения свободной энергии.

Наряду с этим растительность оказывает существенное влияние на климат, сохраняя и повышая плодородие почвы, препятствуя эрозии почв. Благодаря разнообразию растений формируются различные экологические системы. Следовательно, растительные организмы являются важнейшим звеном в цепи процессов, происходящих в биосфере.

В жизни человека растения имеют очень большое значение. Издревле человек употреблял самые разнообразные растения для различных целей. В практике все растения разделяют на группы по их применению: пищевые, технические, лекарственные и т.д. Продукты питания растительного происхождения обеспечивают организм человека белками, жирами, углеводами и витаминами. Растения вырабатывают вещества, способные усиливать физиологические процессы, — *фитогормоны*. Клетки растений продуцируют также *фитонциды* — вещества, способные угнетать рост микроорганизмов или убивать их.

Лекарственные растения применяли для лечения болезней с глубокой древности. В нашей стране насчитывается 17 000—20 000 видов лекарственных растений. Однако в настоящее время используют всего 300 растений.

Растения — особая форма живых существ, происходящая от древних примитивных форм жизни и поэтому обладающая рядом общих черт, свойственных всему живому (обмен веществ, раздражимость, рост, размножение и пр.). При всем разнообразии растений им свойственны общие черты:

1. Клетки растений содержат фотосинтезирующий пигмент — хлорофилл. Благодаря фотосинтезу по типу питания растения относятся к *автотрофам*. Растения усваивают углерод, азот и другие зольные элементы питания в виде неорганических соединений. Животные получают эти элементы в составе органической пищи. Гетеротрофные хищные растения и растения-паразиты имеют вторичное происхождение. В клетках растений запасается крахмал — основное питательное вещество.

2. Клетки растений окружены толстой целлюлозной клеточной стенкой и могут воспринимать необходимые им вещества из окружающей среды только в растворенном состоянии. Это привело к выработке механизмов всасывания необходимых веществ в растворенном виде. Поэтому растения питаются *осмотически*. Вследствие низкого содержания веществ, необходимых для питания, эволюция шла в основном в направлении увеличения поверхности соприкосновения тела растения с окружающей средой.

3. Для большинства растений типично прикрепление к субстрату, но низкие концентрации веществ вызывают необходимость постоянной смены точек всасывания. Этим можно частично объяснить наличие постоянного роста в течение жизни, что нетипично для животных. Фиксация в субстрате сопровождается ограничением подвижности растений в сравнении с животными. Движения растений связаны с перемещением их частей тела: ростовые движения корней и стеблей, движение листьев, лепестков цветков в зависимости от времени суток и освещенности и др.

4. У растений при половом размножении происходит закономерное чередование гаплоидной (гаметофит) и диплоидной (спорофит) фаз развития.

5. Растения осваивают новые места обитания спорами и семенами, находящимися в состоянии покоя. Животные расселяются в активной фазе онтогенеза (личинки, взрослые формы).

Перечисленные выше отличительные черты растений от животных не имеют абсолютного характера. Черты животной организации часто встречаются у низших растений, т.е. организмов, соответствующих ранним этапам эволюционного развития. Среди таковых нередко миксотрофные формы (например, эвглена зеленая) — организмы, способные питаться и как автотрофы, и как гетеротрофы. Этот факт доказывает, что

у животных и растений были общие предки, которые послужили общим основанием для эволюционного развития и дивергенции растений и животных. Более высоко организованные растения достаточно четко отличаются от животных.

Растения условно делят на низшие и высшие. К низшим относят растения, вегетативное тело которых не имеет расчленения на органы. Такое тело называют талломом или слоевищем. Оно может иметь разнообразную форму, но не содержит стебля, несущего листья. Для этих растений характерно отсутствие дифференцировки тканей. Половые органы, как правило, имеют одноклеточное строение. К низшим растениям относят красные водоросли (багрянки), настоящие водоросли и лишайники.

Высшие растения приспособились к обитанию в наземной среде и характеризуются рядом признаков более высокой организации. Тело дифференцировано на органы и ткани. Половые органы всегда многоклеточные, из зиготы, как правило, развивается многоклеточный зародыш.

Для всех высших растений характерно чередование в жизненном цикле полового и бесполого размножения и связанное с этим чередование поколений. Гаплоидный растительный организм, образующий гаметы, называется гаметофитом. Он представляет половое поколение. Гаметы формируются в половых органах: сперматозоиды — в антеридиях, яйцеклетки — в архегониях. Если на гаметофите развиваются и архегонии, и антеридии, то его называют обоеполым; если только антеридии, то мужским, если архегонии, то женским. После полового процесса образуется зигота, а из нее — диплоидный спорофит.

Спорофит представляет собой бесполое поколение. В его органах бесполого размножения — спорангиях — после мейотического деления формируются гаплоидные споры. Из споры развивается гаметофит. В эволюции высших растений характерны тенденция к усложнению и совершенствованию спорофита, более приспособленного к обитанию в наземных условиях, и одновременная редукция гаметофита. Так, у мхов спорофит — коробочка со спорами — является частью одного растения, телом которого является гаметофит. У остальных высших растений преобладает спорофит. У семенных растений женский гаметофит представлен клетками зародышевого мешка.

Высшие растения произошли от морских водорослей. Выход на сушу произошел, вероятно, в кембрийском периоде палеозойской эры (см. разд. 13.6.3).

К высшим растениям относят отделы: Моховидные, Папоротникообразные, Голосеменные, Покрытосеменные. Мхи, плауны, хвощи, папоротники расселяются при помощи спор (их называют *споровыми*); голосеменные и покрытосеменные распространяются при помощи семян (их называют *семенными* растениями).

Высшие растения, насчитывающие в настоящее время свыше 300 тыс. видов, занимают господствующее положение на Земле. Они распространены от арктических областей до экватора, образуя леса, луга, болота, населяя водоемы.

Ключевые слова и понятия

Антеридии
Архегонии
Высшие растения
Гаметофит
Гаплоидное поколение
Голосеменные
Диплоидное поколение
Красные водоросли (багрянки)
Лишайники

Моховидные
Настоящие водоросли
Низшие растения
Папоротникообразные
Покрытосеменные
Слоевые
Спорофит
Таллом

Проверьте себя

1. Из перечисленных признаков выберите не характерные для растительного организма:
а) автотрофность; б) наличие хлорофилла; в) прикрепление к субстрату; г) гетеротрофность; д) наличие плотной клеточной стенки; е) осмотический способ питания; ж) активный способ захвата и разыскивания пищи; з) расселение в неактивную фазу онтогенеза; и) ограниченная подвижность; к) расселение в активную фазу онтогенеза; л) рост прекращается в определенную стадию онтогенеза.
2. Укажите характерные особенности чередующихся поколений гаметофита (1) и спорофита (2):
а) диплоидные клетки тела; б) несет архегонии; в) образует гаплоидные споры; г) гаплоидные клетки тела; д) несет антеридии; е) приспособлен к обитанию на суше; ж) характерно половое размножение; з) характерно бесполое размножение.
3. Назовите характерные особенности и отделы высших (1) и низших растений (2):
а) наличие органов и тканей; б) папоротникообразные; в) багрянки; г) тело (таллом) не дифференцировано на ткани и органы; д) органы размножения одноклеточные; е) покрытосеменные; ж) органы размножения многоклеточные; з) многоклеточный зародыш; и) голосеменные; к) настоящие водоросли; л) мхи; м) лишайники.

Глава 21

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и термины и объяснить взаимосвязь между ними:
а) клетки водорослей, хромофоры, пиреноиды, хлорофилл, каротиноиды, бурый, синий и красный пигменты, глубина обитания;
б) вегетативное, бесполое и половое размножение, чередование поколений;
в) одноклеточные, колониальные, многоклеточные организмы, дифференцировка клеток.
2. Описать особенности строения и развития представителей разных отделов низших растений.
3. Представлять особенности жизненного цикла зеленых и бурых водорослей.
4. Охарактеризовать особенности строения и экологии лишайников.

21.1. Подцарство Настоящие водоросли

Это обширная группа фотоавтотрофных низших растительных организмов, живущих преимущественно в воде. В настоящее время к ним относят около 30 тыс. видов, объединенных в несколько отделов. Мы рассмотрим отделы Зеленые, Красные и Бурые водоросли.

21.1.1. Отдел Зеленые водоросли

Отдел Зеленые водоросли включает одноклеточные, колониальные и многоклеточные растения и насчитывает около 13 тыс. видов. Зеленые водоросли распространены преимущественно в пресноводных водоемах, но некоторые обитают в морских водоемах и в наземных условиях, но с достаточной влажностью.

Клетки большинства настоящих водорослей подобны по строению клеткам высших растений: клеточная стенка имеет пектин и целлюлозу (некоторые примитивные водоросли, а также зооспоры и гаметы имеют только цитоплазматическую мембрану); в цитоплазме содержатся органоиды общего назначения, а также большая вакуоль с клеточным соком. Хлоропласты (хроматофоры) водорослей чрезвычайно разнообразны. В их матриксе находятся рибосомы, ДНК, липидные гранулы и особые включения — пиреноиды, в основном содержащие крахмал. Кроме хлорофилла и каратиноидов, которые есть у всех водорослей, в хроматофорах могут содержаться дополнительные пигменты (см. ниже).

Размножение водорослей очень разнообразно. Вегетативное размножение происходит у одноклеточных путем деления клетки, у колониальных — распадом колоний, у многоклеточных — частями таллома. Бесполое размножение осуществляется посредством спор, имеющих жгутики (зооспоры) и способных самостоятельно расселяться; половое размножение — в результате слияния гамет. Из зиготы либо непосредственно образуется новая особь, либо она многократно делится, образуя зооспоры. Общим для зеленых водорослей является то, что в жизненном цикле обычно *доминирует гаплоидная фаза*, диплоидна только зигота, которая редукционно делится с образованием спор (рис.21.1).

Типичным представителем одноклеточных зеленых водорослей является хламидомонада. Клетка имеет овальную или грушевидную форму, на переднем конце находятся два одинаковых по длине жгутика. В задней части цитоплазмы располагается хроматофор, имеющий вид чаши, а в его толстой задней стенке — пиреноид. В полости, образуемой хроматофором, находится ядро, в передней части протопласта — светочувствительный глазок.

Другим представителем одноклеточных является хлорелла, которая обитает не только в водоемах, но и в почве и на коре деревьев. Строение клетки мало чем отличается от хламидомо-

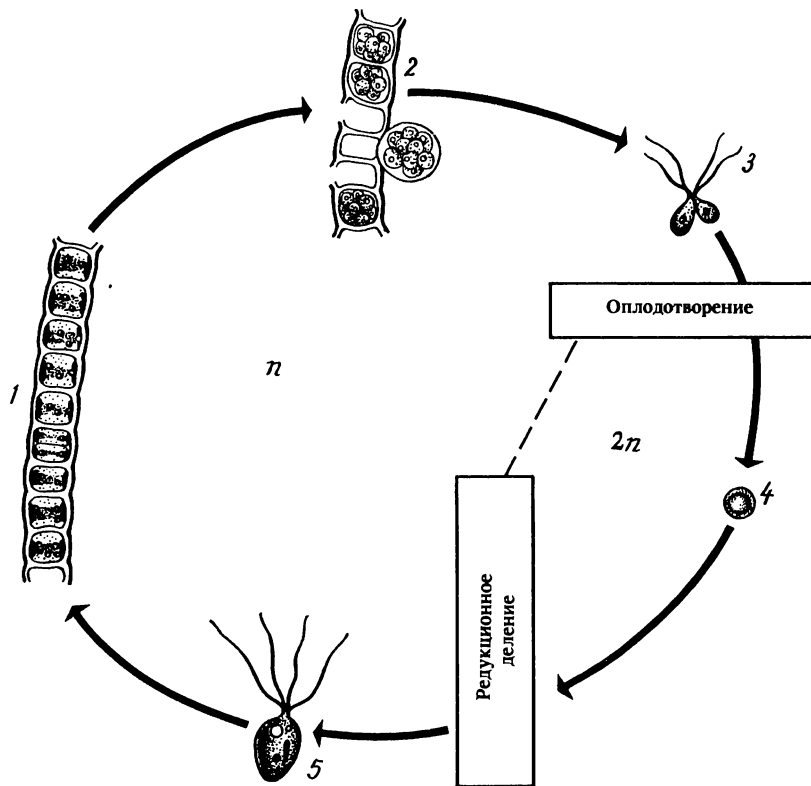


Рис. 21.1. Жизненный цикл улотрикса:

1 — участок вегетативной нити, 2 — образование гамет, 3 — копуляция, 4 — зигота, 5 — спора

нады, но вегетативная форма и споры у этой водоросли не имеют жгутиков и пассивно переносятся током воды. Хлорелла является очень полезным растением, так как в ее клетках содержится до 50 полноценных белков, жирные масла, витамины В, С, К. Существуют установки для выращивания хлореллы с целью получения дешевых кормов для сельскохозяйственных животных.

Из многоклеточных водорослей наиболее распространенными являются улотрикс и спирогира. Улотрикс имеет нитчатое строение, все клетки одинаковы, кроме базальной, которой растение крепится к субстрату. К улотриковым относится микроскопическая водоросль — плеврококк, — обитающая на нижней части стволов деревьев, заборов. Представляет собой одиночные клетки, чаще собранные в "пакетики" из четырех клеток. Размножается только делением.

Спирогира — это нитчатая водоросль, отличительной чертой которой являются лентовидные хроматофоры, располагающиеся спирально. В центре клетки находится ядро, окруженное тонким слоем цитоплазмы. Основной объем клетки занимает крупная вакуоль, пронизанная тяжами цитоплазмы.

Среди колониальных водорослей наиболее распространен вольвокс. Он представляет собой шар, стенка которого состоит из одного слоя одинаковых клеток, соединенных между собой цитоплазматическими тяжами. Морфологическая и функциональная связь между клетками обеспечивает координированное движение их жгутиков. Размножается вольвокс вегетативно, путем образования новых колоний из одной клетки, которая многократно делится и погружается внутрь материнского шара. Половое размножение осуществляется с помощью специализированных клеток, которые находятся между вегетативными клетками. В этих клетках образуются гаметы. После оплодотворения зигота редукционно делится и из образовавшихся гаплоидных клеток формируется новая колония. Вольвоксовые произошли от примитивных одноклеточных форм (см. разд. 13.6.3), причем дифференцировка клеток тела на вегетативные и репродуктивные, видимо, являлась одним из возможных путей возникновения многоклеточных организмов.

21.1.2. Отделы Красные и Бурые водоросли

Красные водоросли (багрянки) включают около 4 тыс. видов, в большинстве своем обитающих на дне морей (лишь некоторые виды встречаются в пресных водах). Почти все красные водоросли многоклеточные; имеют форму нитей, разветвленных кустиков, пластинок. Они прикреплены к камням, ракушкам и т.п. нитевидными выростами (*ризоидами*). Глубоководные формы отличаются ярко-красной окраской, тогда как мелководные окрашены в желтоватый цвет. Толща воды поглощает оранжево-красные лучи, пропуская сине-зеленые, которые могут быть использованы с помощью красно-бурых пигментов. Поэтому кроме хлорофилла и каротиноидов багрянки содержат бурый, синий и красный пигменты, различные соотношения которых соответствуют глубине обитания водорослей. Хроматофоры имеют форму дисков. Пиреноидов у подавляющего большинства багрянок нет. Запасными продуктами являются масла и особый углевод, так называемый *багрянковый крахмал*, близкий по строению к гликогену.

Половой процесс багрянок сложен и отличается от полового размножения других водорослей. Мужские гаметы лишены жгутиков, пассивно переносятся токами воды к женскому половому органу, где происходит оплодотворение.

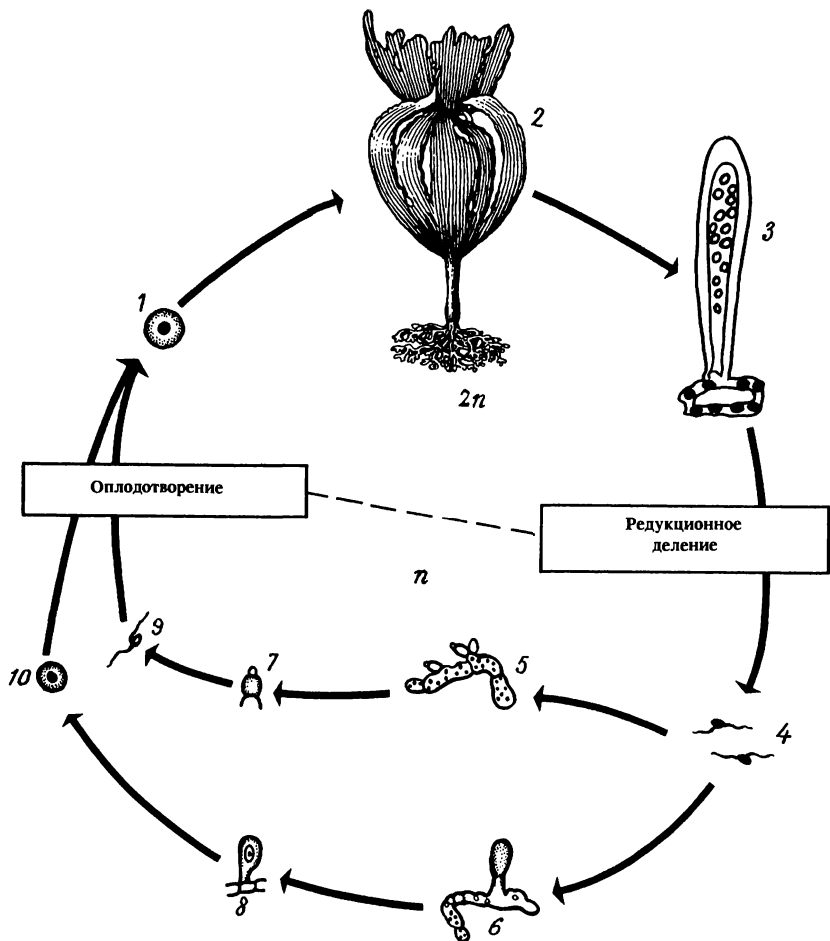


Рис. 21.2. Жизненный цикл бурой водоросли (ламинарии):

1 — зигота, 2 — спорофит, 3 — спорангий, 4 — споры, 5 — мужской гаметофит, 6 — женский гаметофит, 7 — антеридий, 8 — архегоний, 9 — сперматозоид, 10 — яйцеклетка

Багрянки наряду с бурыми водорослями — наиболее распространенный компонент бентоса морских биоценозов. Они являются ресурсом органических веществ в океанах и служат пищей морским животным. Многие виды употребляются человеком в пищу, используются на корм скоту. Некоторые багрянки представляют собой сырье для получения агара, находящего широкое применение в медицине и пищевой промышленности.

Все бурые водоросли (насчитывают около 1500 видов) — исключительно многоклеточные организмы — являются обитате-

лями морей. Таллом примитивных форм представлен однорядными или многорядными нитями; у высокоорганизованных — расчленен и может достигать нескольких десятков метров в длину. Прикрепление слоевищ к субстрату осуществляется с помощью ризоидов. Многорядные талломы состоят из поверхностных клеток, заполненных большим количеством хлоропластов; в центре находятся бесцветные клетки, функция которых состоит в транспорте продуктов фотосинтеза и механической поддержке. Поэтому можно считать, что у бурых водорослей намечается дифференцировка слоевища на ткани. Клетки бурых водорослей содержат хлоропласты, окрашенные бурыми пигментами, запасные питательные вещества — полисахарид ламинарин, шестиатомный спирт маннит и жиры.

Вегетативное размножение осуществляется частями таллома; бесполое — гаплоидными спорами, развивающимися на гаметофите. Рассмотрим половое размножение и чередование поколений на примере рода Ламинария, представители которого известны под названием *морская капуста* (рис.21.2). На зрелом спорофите ламинарии (крупные растения до 6 м с разветвленным талломом: ризоиды, «ствол», одна или несколько пластин) в спорангиях образуются зооспоры. Из них вырастает гаплоидное поколение — гаметофиты, на которых в многоклеточных половых органах образуются половые клетки: в антеридиях (расположенных на мужских гаметофитах) — сперматозоиды, в архегониях (находящихся на женских гаметофитах) — яйцеклетки. После оплодотворения зигота развивается в диплоидное растение — спорофит.

Бурые водоросли находят различное применение в хозяйственной деятельности человека. Из них получают агар, альгинаты — вещества, широко используемые при приготовлении консервов, красящих и клеящих веществ, кровезаменитель, маннит. Бурые водоросли также служат сырьем для получения иода.

21.2. Отдел Лишайники

Лишайники — группа низших растений (насчитывает около 20 тыс. видов), представляющая собой симбиотические ассоциации гриба и водоросли (зеленой или синезеленой). Образование такого комплекса придает лишайникам свойства (морфологические, физиологические и экологические), отличные от грибов и водорослей. Тело лишайника состоит из переплетенных гиф гриба, между которыми располагаются водоросли (рис.21.3). Гриб защищает водоросль от высыхания, действия крайних температур, механических повреждений, а также обеспечивает водоросль водой и минеральными солями, клетки водоросли автотрофно создают органические вещества, служащие питанием для гриба. Различают

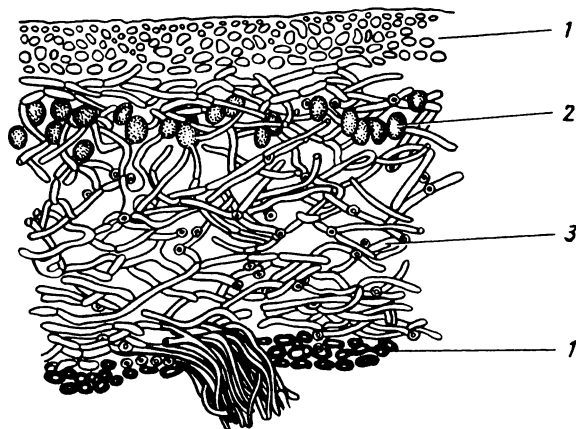


Рис. 21.3. Строение лишайника:

1 — кора (переплетенные гифы гриба), 2 — клетки водоросли, 3 — гифы гриба

три группы лишайников: *накипные*, или *корковые*, слоевище которых имеет вид налетов или корочек, плотно срастающихся с субстратом; *листовидные* в форме пластинок, прикрепленных к субстрату пучками гиф; *кустистые* в форме стволиков или лент, обычно разветвленных и срастающихся с субстратом только основанием.

Размножаются лишайники вегетативно, отламывающимися участками таллома или специальными образованиями: клубочками гиф, внутри которых заключены одна или несколько клеток водоросли.

Водоросли и грибы способны образовывать споры, которые при прорастании в благоприятных условиях формируют новый организм. Это возможно, если рядом с развивающимся мицелием гриба окажется соответствующая водоросль, так как только определенные виды гриба и водоросли способны вступить в симбиотические отношения.

Из биологических особенностей лишайников следует отметить их свойство легко переносить высыхание, распространение во всех географических зонах и, наконец, способность заселять первыми из живых организмов поверхность суши, создавая предпосылки почвообразования, с последующим заселением другими организмами.

Практическое значение главным образом имеют лишайники, служащие кормом оленям (олений мох), а также лишайники, используемые для получения красящих веществ. Некоторые лишайники применяют в парфюмерии и медицине: некоторые народности употребляют лишайники в пищу.

Ключевые слова и понятия

Бурые водоросли:	хлорелла
ламинария	
Зеленые водоросли:	Зооспоры
вольвокс	Красные водоросли
плеврококк	Лишайники
спирогира	Пиреноид
улотрикс	Ризоиды
хламидомонада	Хроматофор

Проверьте себя

1. Соотнесите бесполое (спорофит — 1) и половое (гаметофит — 2) поколения с их особенностями в жизненном цикле водорослей:
а) образование спор; б) наличие архегоний; в) гаплоидность клеток тела; г) образование гамет; д) диплоидность клеток тела; е) наличие антеридиев.
2. В жизненном цикле каких низших растений преобладает спорофит?
а) Зеленые водоросли; б) бурые водоросли; в) лишайники.
3. Как объяснить наличие разных пигментов в клетках водорослей?
а) Особенности обмена веществ; б) необходимостью воспринимать различные части спектра; в) глубиной водной среды обитания.
4. Чем образовано слоевище лишайника?
а) Гифами мицелия гриба; б) зелеными водорослями; в) бурыми водорослями; г) мхами; д) цианеями.
5. Какую роль в лишайниках играют гриб (1) и водоросль (2) ?
а) Защита от высыхания; б) получение раствора минеральных солей; в) защита от механических воздействий; г) получение органических соединений; д) защита от крайних температур.

Глава 22

ПОДЦАРСТВО ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) зеленые водоросли, риниофиты, папоротники, голо- и покрытосеменные, гаметофит и спорофит;
б) равноспоровые, разнospоровые, семенное размножение;
в) мегаспора, семя, микроспора, пыльцевое зерно, женский и мужской гаметофиты.
2. Дать общую характеристику высших растений.
3. Рассказать об особенностях отделов высших растений.
4. Сравнить жизненные циклы споровых и семенных растений.
5. Объяснить преимущество семенного размножения.
6. Перечислить ароморфозы семенных растений.

22.1. Отдел Моховидные

К этой группе относят сравнительно просто организованные травянистые растения; современная флора насчитывает около 25 тыс. их видов. Моховидные ведут свое начало от водорослей, однако в эволюции растительного мира они оказались тупиковой

250

ветвью. Низкоорганизованные мохообразные не имеют расчленения на стебель и лист, тело их представлено талломом. Более организованные представляют собой листостебельные растения. У них появляются специализированные ткани. Корней у мохообразных нет, всасывание воды и прикрепление к субстрату осуществляются выростами эпидермиса — ризоидами. Наиболее характерным признаком мохообразных, отличающим их от остальных высших растений, является жизненный цикл, в котором преобладает гаметофит — половое поколение (рис.22.1). Бесполое поколение — спорофит — развито слабо, не способно к самостоятельному существованию и практически паразитирует на гаметофите. Спорофит состоит из коробочки со спорами (спорангий) и ножки, нижняя часть которой имеет форму присоски. С помощью присоски он внедряется в тело гаметофита и получает от него все необходимые вещества. Из проросшей споры развивается гаметофит. На нем образуются антеридии и архегонии. Оплодотворение происходит в воде. После оплодотворения из зиготы прямо на взрослом растении прорастает спорофит.

Рассмотрим наиболее крупный класс моховидных — листостебельные мхи. Различают *зеленые* и *сфагновые мхи*.

Представитель зеленых мхов — кукушкин лен. Его разнополые гаметофиты имеют прямостоячие неветвистые стебли высотой до 20 см; они густо покрыты острыми листьями, от подземной части стебля отходят ризоиды. На верхушках мужских и женских растений формируются органы полового размножения — антеридии и архегонии. Во время дождя или росы двужгутиковые сперматозоиды, активно двигаясь в воде, проникают к яйцеклеткам и сливаются с ними. После оплодотворения на женских растениях образуется диплоидный спорофит — коробочка, сидящая на длинной ножке. Внутри коробочки формируется спорангий, а в нем — гаплоидные споры. Попадая в почву, спора прорастает в зеленую ветвящуюся нить — протонему, напоминающую зеленую водоросль. Часть протонемы углубляется в почву, теряет хлорофилл и превращается в ризоиды; из наземной части протонемы образуется стебель мха с листьями.

Сфагновые (белые) мхи растут преимущественно на болотах. Сфагнум беловато-зеленого цвета, имеет ветвистые стебельки, усаженные мелкими листьями. Ризоиды отсутствуют, поглощение воды осуществляется всей поверхностью. Этому способствует то, что между мелкими хлорофиллоносными клетками листа располагаются крупные мертвые клетки с порами, по которым поступает вода. Нижние части побегов постепенно отмирают и медленно разлагаются при малом доступе кислорода. В результате образуется торф. Его используют в химической промышленности для получения воска, парафина, фенола, карболовой кислоты, амми-

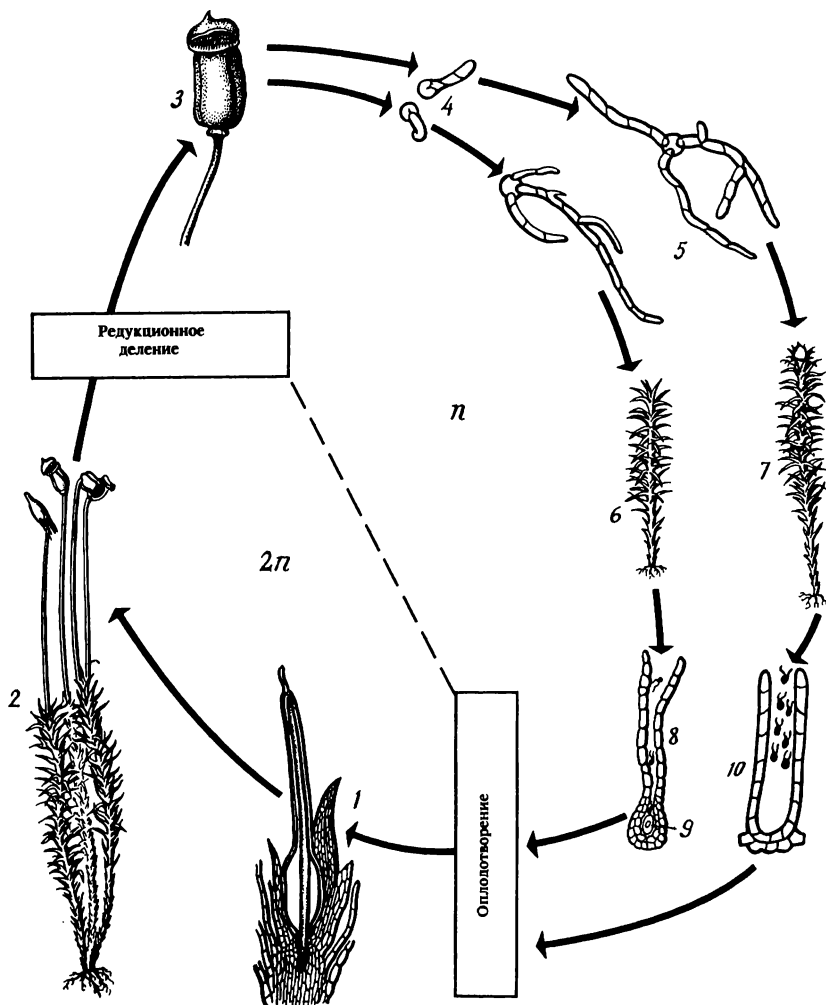


Рис. 22.1. Жизненный цикл мха (кукушкин лен):

1 — молодой спорофит, развивающийся из зиготы на верхушке материнского растения, 2 — зрелый спорофит, 3 — зрелый спорангий, 4 — проросшие споры, 5 — протонемы, 6 — женский гаметофит, 7 — мужской гаметофит, 8 — архегоний, 9 — яйцеклетка, 10 — антеридий

ака, уксусной кислоты, метанола, красителей и других продуктов. Кроме того, торф применяют как топливо, термоизолятор, в сельском хозяйстве в качестве удобрения. В медицине отложения торфяных болот используют в грязелечении; во время войны сфагнум применяли как бактерицидный перевязочный материал.

22.2. Отделы Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные

Предками этих отделов споровых растений являются риниофиты (ранее их называли псилофитами), которые возникли в силуре и вымерли в девоне. Считают, что риниофиты произошли от зеленых водорослей и первыми заселили сушу. Папоротникообразные достигли расцвета в каменноугольном периоде палеозоя. С богатейшей растительностью этого периода связано образование перегноя и насыщение атмосферы кислородом. Большинство древовидных плауновидных, хвощевидных и гигантских папоротников вымерло в конце палеозоя и начале мезозоя, образовав на Земле основные запасы каменного угля. В настоящее время эти виды играют незначительную роль в биоценозах.

У папоротникообразных в жизненном цикле преобладает спорофит. Обычно это многолетнее растение; его стебель, корни и листья имеют довольно сложное внутреннее строение, основные виды тканей дифференцированы. Гаметофит небольших размеров называется заростком; питается самостоятельно, имеет вид небольшой пластинки без дифференциации на органы. На одном или на разных гаметофитах образуются антеридии и архегонии, в которых созревают гаметы (рис.22.2). Развиваются заростки во влажных местах, так как процесс оплодотворения требует водной среды и осуществляется в дождливую погоду. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш спорофита, состоящий из зачаточного корешка стебелька и первого листа. На начальных этапах развития спорофит получает питательные вещества из ткани заростка, но с развитием собственной корневой системы переходит к самостоятельному питанию.

На листьях взрослого растения формируются спорангии, такие листья называют спорофиллами. В спорангиях созревают гаплоидные споры. В благоприятных условиях из спор развивается заросток. Среди папоротникообразных имеются равноспоровые и разноспоровые растения. У *равноспоровых* растений все споры одинаковые, из них образуются обоеполые заростки, несущие и архегонии, и антеридии. У *разноспоровых* папоротников в одних спорангиях развиваются микроспоры, в других — мегаспоры. Из микроспор вырастают мужские заростки, на которых формируются антеридии, из мегаспор — женские, с архегониями.

Плауновидные. Одна из наиболее древних групп среди высших растений. В настоящее время их сохранилось около 1000 видов. Это многолетние травы, чаще всего встречающиеся в сыроватых хвойных и смешанных лесах. Они имеют стелющийся ветвящийся стебель, покрытый темно-зелеными листьями и укрепленный в почве с помощью придаточных корней. Верхушечные побеги заканчиваются спороносными колосками. Из спор образуются обоеполые гаметофиты. Заростки мелкие (2 — 3 мм), развиваются

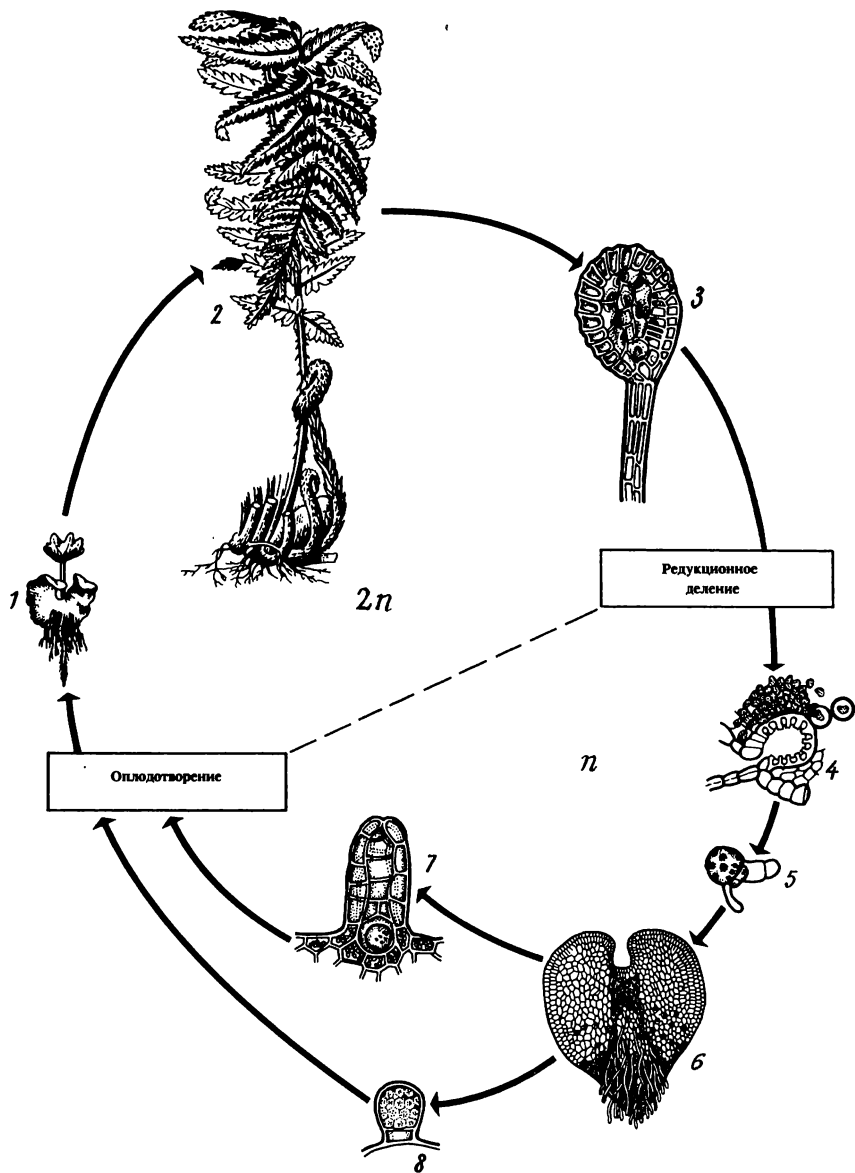


Рис. 22.2. Жизненный цикл равноспорового папоротника:

1 — 3 — развитие спорофита, 4 — 8 — гаплоидная фаза; 1 — молодой спорофит, развивающийся из зиготы, 2 — спорофит, 3 — спорангий, 4 — созревший спорангий, 5 — проросшая спора, 6 — гаметофит, 7 — архегоний, 8 — антеридий

под землей, через 15 — 20 лет на них образуются архегонии и антеридии. Сперматозоиды многожгутиковые; оплодотворение происходит в присутствии воды; из диплоидной зиготы развивается новое растение. Плауновидные могут размножаться вегетативно, частями стебля.

Травоядные позвоночные животные в пищу плауны не употребляют, видимо, в связи с тем, что некоторые виды содержат яд, сходный по действию с кураре. Плаун-баранец используют в медицине для лечения алкоголизма. Споры плауна булавовидного используют в качестве детской присыпки.

Хвощевидные. Немногочисленные (в настоящее время насчитывают около 20 видов: хвощ полевой, лесной и др.) травянистые растения, обитают на влажной кислой почве в сырых лесах, на болотах, влажных полях и лугах. Побеги хвощевидных состоят из междоузлий и узлов, с мутовчато отходящими листьями. Клетки растения способны накапливать кремнезем, который выполняет механическую и защитную роль. От массивного корневища ответвляются придаточные корни. На корневищах образуются клубни, клетки которых заполнены крахмальными зернами. Весной на корневищах отрастают розоватые спороносные побеги. Они заканчиваются спороносными колосками, где образуются гаплоидные споры. Из них вырастают мужские и женские (более крупные) заростки. Оплодотворение осуществляется в жидкой среде. Из диплоидной зиготы развивается зародыш, а из него — взрослый спорофит. Хвощи несъедобны для животных, являются сорняками пастбищ и полей. Хвощ полевой применяют в медицине как мочегонное средство.

Папоротниковидные. Спорофит современных папоротников имеет сложное строение, он всегда расчленен на стебель, лист и корни, отходящие от корневища. Среди папоротников большинство представителей — травянистые многолетние растения; широко известны древовидные растения. Хорошо развиты покровные ткани с устьицами. Проводящие ткани собраны в пучки. Листья дифференцированы на черешок и пластинку и длительное время сохраняют верхушечный рост. У многих видов различают фотосинтезирующие и несущие спорангии листья, у других — эти функции совмещены. Из спор вырастают обоеполые заростки. Это сердцевидные зеленые пластинки с ризоидами. Во время дождя или росы сперматозоиды проникают в архегоний и один из них оплодотворяет яйцеклетку. Из зиготы вначале развивается диплоидный зародыш, а затем взрослое растение — спорофит.

В настоящее время насчитывается около 10 тыс. видов папоротников, распространенных по всему земному шару. В лесах, болотах и лугах встречаются многолетние травянистые формы (орляк, страусовое перо, сальвиния и др.). В тропических зонах кроме травянистых встречаются древовидные, лиановые и эпифитные папоротники. Хотя большинство папоротников пред-

почитают влажные места обитания, среди них встречаются засухоустойчивые формы. Папоротники имеют некоторое практическое значение, их используют в фармакологии для получения лекарственных веществ. Молодые листья некоторых папоротников употребляют в пищу. На рисовых полях культивируют плавающий папоротник азоллу, живущий в симбиозе с азотфиксирующей циансеей как источник соединений азота.

22.3. Семенные растения

В девоне появились семенные папоротники, которые вымерли в меловом периоде. Они дали начало семенным растениям, появившимся в результате дальнейшей эволюции разноспоровых растений. Более прогрессивными оказались группы растений, у которых за счет накопления питательных веществ женские споры увеличились в размерах, — мегаспоры. Прорастая, мегаспоры давали женский гаметофит, образующий яйцеклетки, из которых развиваются зародыши спорофитов. Таким образом, важнейшей особенностью семенных растений является размножение при помощи семян. В отличие от споры, содержащей мало питательных веществ и требующей для дальнейшего развития сочетания многих благоприятных условий, внутри семени имеется значительно больше питательных веществ, находится зародыш; оно покрыто кожурой.

Следующим ароморфозом семенных растений следует считать появление пыльцевой трубки, по которой мужская гамета движется к женской. Семя образуется из мегаспорангия, который совместно с оболочкой называют семяпочкой или семязачатком. Оболочка мегаспорангия имеет узкий канал, через него проникают спермии. В мегаспорангии развивается женский гаметофит, образуются яйцеклетки, происходит оплодотворение. Оплодотворению предшествует опыление. Мужские гаметы, возникшие внутри микроспоры, как правило, лишены жгутиков и не обладают подвижностью; они называются спермиями.

Таким образом, процесс оплодотворения не зависит от наличия воды. Благодаря этому семенные растения смогли распространиться по всей Земле и занять господствующее положение практически во всех биоценозах. Формирование семени и пыльцевой трубки определило редукцию гаплоидного гаметофита и совершенствование диплоидного спорофита, более приспособленного к обитанию в наземных условиях.

Семенные растения представлены двумя отделами: Голосеменные и Покрытосеменные. К голосеменным относят растения, размножающиеся семенами, но не образующие плодов; у покрытосеменных растений семена расположены внутри завязи, из которой развивается плод, т.е. они защищены (покрыты).

22.4. Отдел Голосеменные

Голосеменные — древняя группа высших растений, в своем происхождении связанная с папоротниками. Голосеменные появились в девоне, расцвета достигли в конце палеозоя и в мезозое. В меловом периоде в связи с быстрым развитием покрытосеменных началось вымирание; из ныне живущих насчитывается около 700 видов. Голосеменные представлены исключительно древесными формами: деревьями, кустарниками, лианами. Наиболее многочисленной группой современных голосеменных являются хвойные, имеющие игловидные (хвою) или чешуйчатые многолетние листья. У большинства листья вечнозеленые, жесткие, игольчатые по форме. Они покрыты слоем кутикулы, под эпидермой лежат 1 — 3 слоя толстостенных клеток, придающие листьям большинства хвойных характерную жесткость. Устьица глубоко погружены в ткань листа. У листопадных видов (лиственница и др.) листья плоские, мягкие, расположены спирально или мутовчато.

У хвойных растений в коре, древесине и часто в листьях расположены смоляные каналы, содержащие эфирные масла, смолы, бальзамы, которые имеют большое практическое значение в производстве различных синтетических продуктов. Корневая система у большинства хвойных стержневая, с развитыми боковыми корнями. В стебле различают кору, древесину и слабо выраженную сердцевину. Древесина состоит в основном из трахеид, в ней хорошо заметны годовичные кольца.

Рассмотрим размножение хвойных на примере *сосны* (рис.22.3). Дерево сосны представляет собой спорофит, размножается семенами, вегетативное размножение отсутствует. Это однодомное разносторовое растение. Весной у основания молодых побегов образуются мужские шишки; на верхушках других веточек — красноватые женские шишки. Шишка представляет собой побег с укороченными междоузлиями; его ось покрыта многочисленными чешуйками.

У основания каждой чешуйки мужских шишек развивается два микроспорангия (пыльцевых мешка), в которых в результате мейоза образуются гаплоидные микроспоры; каждая из них прорастает в мужской гаметофит — пыльцевое зерно. Оно состоит из оболочек (интины и экзины), между которыми находятся воздухоносные камеры, что облегчает перенос пыльцы ветром. Внутри микроспоры в результате последовательных делений образуются два спермия и клетки, образующие пыльцевую трубку.

На внутренней (семенной) поверхности чешуек женских шишек находятся два семязачатка. Семязачаток включает мегас-

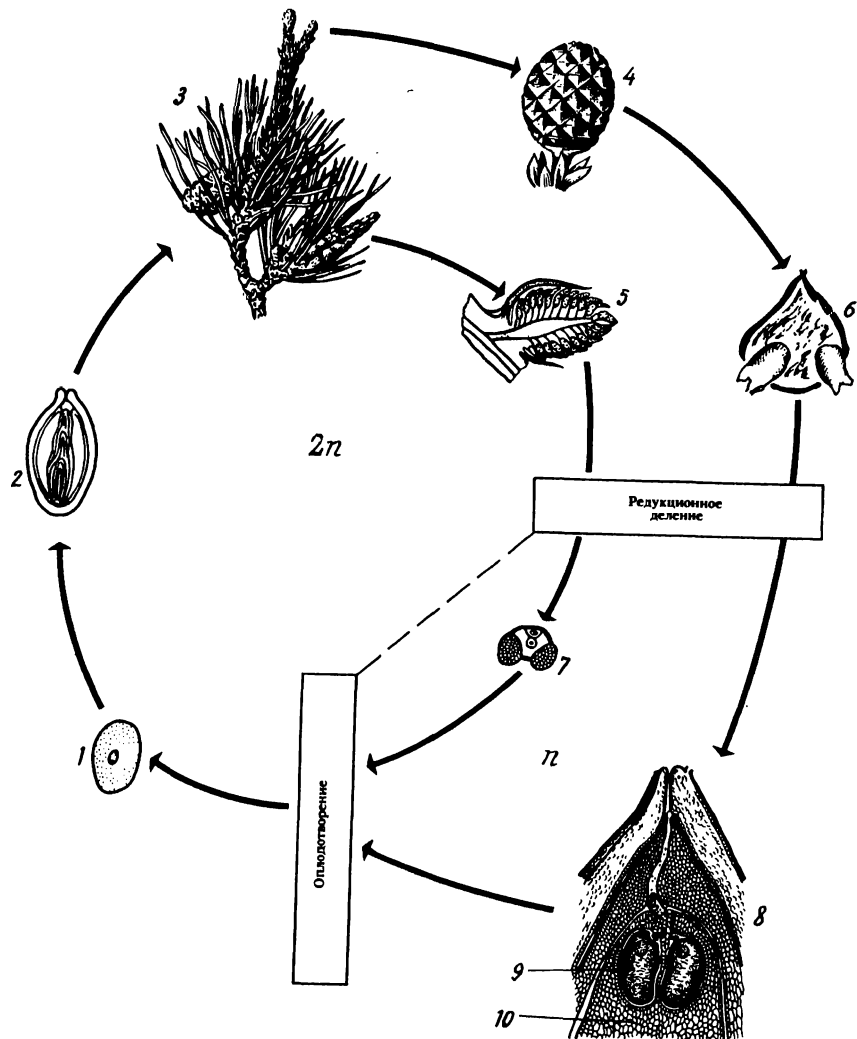


Рис. 22.3. Жизненный цикл голосеменных на примере сосны:

1 — 6 — развитие спорофита, 7 — 8 — развитие гаметофита; 1 — зигота, 2 — зародыш в семени, 3 — спорофит, 4 — женская шишка, 5 — мужская шишка, 6 — семенная чешуя с семязачатками, 7 — микроспора, 8 — верхняя часть семязпочки, 9 — яйцеклетка, 10 — эндосперм

порангий, окруженный оболочкой, и имеет канал — пыльцевой ход. Мегаспора прорастает в женский гаметофит, образованный гаплоидным эндоспермом и чаще всего двумя архегониями с яйцеклетками. При опылении пыльца попадает в щели между семенными чешуйками и оседает на семязачатках. Чешуйки

склеиваются смолистым веществом, а пыльца остается до следующего года. Оплодотворение у сосны происходит через 12 — 14 мес. после опыления. При прорастании пыльцы пыльцевая трубка проникает через пыльцевой ход к яйцеклетке и высвобождает два спермия. Один спермий сливается с яйцеклеткой, другой — погибает. Из диплоидной зиготы развивается зародыш, из покровов семечки образуется кожура семени. После созревания семян чешуйки шишки расходятся и семена выпадают.

Хвойные леса определяют ландшафт огромных территорий, служат основой многих биоценозов, играют значительную водохранную роль. Наибольшую площадь таежных лесов России занимают лиственница, сосна, ель, пихта. Хвойные используют как строительный материал, топливо; они являются сырьем для огромного числа веществ, применяемых практически во всех отраслях народного хозяйства (смолы, эфирные масла, лекарственные средства и др.).

Ключевые слова и понятия

Голосеменные	Покрытосеменные
Заросток	Протонема
Мегаспорангий	Пыльцевая трубка
Мегаспоры	Риниофиты
Микроспорангий	Семенные растения
Микроспоры	Семязачаток
Моховидные	Семяпочка
Мужские и женские шишки	Спермии
Папоротниковидные	Спорофиллы
Папоротникообразные	Хвоцевидные
Плауновидные	Эндосперм

Проверьте себя

1. Выберите характерные признаки для мхов (1), папоротников (2), голосеменных (3):
а) размножение спорами; б) размножение семенами; в) вегетативная форма диплоидная; г) вегетативная форма гаплоидная; д) гаметофит развивается за счет материнского организма; е) гаметофит развивается самостоятельно; ж) ризоиды; з) образуется пыльцевая трубка; и) корневая система.
2. Какие из перечисленных признаков более всего соответствуют семенным растениям?
а) Из споры развивается многоклеточный заросток; б) гаметофит развивается в спорангии; в) в жизненном цикле доминирует спорофит; г) заросток состоит из нескольких клеток; д) размножение и распространение спорами; е) гаметофит существует во внешней среде.
3. Укажите характерные черты женских (1) и мужских шишек (2):
а) наличие пыльцевых мешков; б) побег с укороченными междоузлиями; в) наличие спермиев; г) образование женских гаметофитов; д) наличие семязачатков; е) формирование пыльцевых зерен; ж) наличие яйцеклеток; з) формирование семян; и) образование мужских гаметофитов.

ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) покрытосеменные, цветок, завязь, плод, двойное оплодотворение, диплоидный зародыш, триплоидный эндосперм;
 - б) расчленение тела на органы, дифференцировка тканей;
 - в) движение почвенного раствора, корневое давление, транспирация листьев;
 - г) побег, стебель, узлы, междоузлия, верхушечный и вставочный рост;
 - д) завязь пестика, женский гаметофит, яйцеклетка, центральная клетка;
 - е) пыльники, тычинки, мужской гаметофит, генеративная и вегетативная клетки, пыльцевое зерно;
 - ж) двойное оплодотворение, пыльцевая трубка, два спермия, яйцеклетка, центральная клетка, диплоидная зигота, триплоидный эндосперм.
2. Рассказать о тканях растения и охарактеризовать их функцию.
3. Описать пути и механизмы движения веществ по растению.
4. Охарактеризовать вегетативные органы растения и их функции.
5. Представлять видоизменения корня, стебля и листа, отметив их функциональное предназначение.
6. Описать строение цветка и указать роль его частей в размножении.
7. Объяснить доминирующую роль покрытосеменных в большинстве биогеоценозов Земли в связи с их морфологическими и физиологическими особенностями.

Покрытосеменные являются крупнейшим отделом растительного мира, к которому относится около 250 тыс. видов. Они играют решающую роль в формировании растительного покрова Земли. Покрытосеменные произрастают во всех климатических зонах и входят в состав самых разнообразных экологических систем. Доминирующая роль цветковых связана с рядом прогрессивных морфологических изменений, возникших в процессе эволюции:

— Прогрессивные изменения структуры тканей, вегетативных и генеративных органов обеспечили возникновение разнообразных древесных и травянистых жизненных форм, образующих многоярусные биоценозы.

— Появление цветка — органа размножения, в котором происходят бесполое размножение (образование спор) и половое размножение (формирование семени).

— Наличие в составе цветка завязи, заключающей в себе семязачатки и предохраняющей их от неблагоприятных воздействий среды. Из завязи развивается плод, и семена находятся внутри плода, т.е. защищены (покрыты).

— Двойное оплодотворение, в результате которого в семени образуются диплоидный зародыш и триплоидный эндосперм.

— Дальнейшая редукция гаметофита. Женский гаметофит представлен зародышевым мешком, состоящим всего из восьми клеток (см. рис. 23.10).

— Основными проводящими элементами ксилемы взамен трахеид становятся сосуды, во флоэме ситовидные трубки имеют членистое строение, появляются клетки-спутники.

Вопрос о месте и времени происхождения и предке покрытосеменных еще окончательно не решен. Предполагают, что они в конце юрского периода и в меловом периоде широко распространились на суше. Ученые считают, что первые цветковые были древесными растениями. Из них возникли кустарники, полукустарники и наконец травянистые формы, вначале многолетние, а в процессе расселения и формирования новых экологических систем — двулетние и однолетние. Травы представляют более прогрессивную жизненную форму растений.

23.1. Ткани

Тканями называют комплексы клеток, обладающих сходным строением, имеющих единое происхождение и выполняющих одинаковые функции. Растительные ткани возникли в процессе эволюции с переходом растений к наземному образу жизни и наибольшей специализации достигли у цветковых. Формирование тканей происходило параллельно с дифференцировкой тела растения на органы. Растения, не имеющие расчленения тела на вегетативные органы, как правило, не содержат дифференцированных тканей. Классификация растительных тканей основана на единстве выполняемых функций, происхождении, сходстве строения и расположении клеток в органах растения. По этим критериям ткани делят на несколько групп: *меристематические*, или *образовательные*, *покровные*, *основные*, *механические*, *проводящие*, *выделительные*.

Образовательные ткани благодаря постоянному митотическому делению их клеток обеспечивают не только рост, но и образование всех тканей растения. Часть дочерних клеток дифференцируется, т.е. превращается в клетки различных тканей. Другие, сохраняя свои меристематические свойства, продолжают делиться и образуют все новые и новые клетки. Меристемы возникают в зиготе на ранних этапах развития зародыша и являются первичной тканью, из которой состоит весь зародыш. В процессе роста растения меристемы сохраняются в точках роста — *апикальные меристемы* (верхушка стебля и кончик корня), а также вдоль стебля — *боковые меристемы*. Верхушечные меристемы обеспечивают рост растения в длину, а боковые — в ширину. Существуют еще *вставочные меристемы*, которые сохраняются в зонах роста (основание черешков листьев и междоузлия).

Меристемы, имеющие свое происхождение от меристем зародыша, называют первичными, к ним относятся верхушечные. К вторичным меристемам принадлежат ткани, которые образуются из первичных меристем и клеток других тканей. Это боковые меристемы — камбий, раневые меристемы (камбий обеспечивает рост стебля в ширину, раневые — регенерацию тканей при повреждениях).

Покровные ткани находятся в контакте с внешней средой и обеспечивают защиту растений от неблагоприятных воздействий среды: механических повреждений, низких температур, чрезмерного испарения воды, проникновения микроорганизмов и др. Кроме того, покровные ткани осуществляют обмен веществ между организмом и внешней средой. Различают три вида покровных тканей: *кожицу*, или *эпидерму*, *пробку* и *корку*.

Эпидерма состоит из одного слоя плотно прилегающих друг к другу клеток. Ее поверхность покрыта воскоподобным веществом — кутикуном, образующим кутикулу. Кутикула снижает испарение воды, воск делает поверхность органов несмачиваемой. Эпидерма покрывает листья и молодые побеги растения. Клетки кожицы содержат хлоропласты.

Одной из функций эпидермы являются газообмен и транспирация, т.е. испарение воды. Эти процессы обеспечиваются устьицами — отверстиями, окаймленными двумя замыкающими клетками. При изменении осмотического давления внутри клеток щель может расширяться и сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Предполагают существование двух процессов, изменяющих осмотическое состояние вакуолярного сока. На свету происходит гидролиз крахмала в глюкозу, которая повышает осмотическое давление в вакуоли. Считают, что изменение давления регулируется также ионами калия, концентрация которых увеличивается в светлое время суток.

У многих высших растений некоторые клетки кожицы образуют выросты, так называемые волоски, имеющие разнообразную форму и выполняющие различные функции. Нитевидные волоски, в большом количестве покрывающие зеленые части растений, ослабляют иссушающее действие ветра и солнца. Жгучие волоски имеют форму шипа, который при прикосновении вонзается в кожу и клеточный сок с раздражающими веществами впрыскивается в ранку. Существуют также железистые волоски и нектарники, выполняющие секреторную функцию.

Пробка образуется на смену эпидерме и покрывает стебли и корни многолетних растений. Образование пробки связано с появлением вторичной меристемы — феллогена. Феллоген образуется под кожицей и располагается в виде кольца; при делении его клетки, откладывающиеся наружу, превращаются в пробку.

Пробка состоит из нескольких рядов мертвых плотно сомкнутых клеток, утолщенные стенки которых пропитаны суберином

— веществом, плохо пропускающим воздух и воду. Благодаря этому пробка предохраняет стволы и ветви от излишней потери воды, резких колебаний температуры и др. Для газообмена и транспирации в пробке имеются чечевички — отверстия, которые прикрыты рыхлой тканью, состоящей из живых, слабо опробковевших клеток.

Корка образуется в результате того, что феллоген организует слои пробки, которые могут препятствовать поступлению веществ и воды в клетки паренхимы. Феллоген также захватывает механические ткани и луб. В результате происходит отмирание участков тканей. На поверхности органа образуется корка — комплекс мертвых тканей. Толстые слои корки надежно предохраняют стволы деревьев от разного рода повреждений. Трещины в корке, на дне которых имеются чечевички, обеспечивают газообмен.

Механические ткани, подобно арматуре железобетонных конструкций, создают каркас всем тканям и органам растения. Клетки могут располагаться тяжами вдоль осевых органов, сопровождать проводящие пучки и образовывать трехмерные структуры, создающие опору для других тканей. Прочность и упругость клеток механических тканей обусловлены утолщенными и целлюлозными или одревесневевшими оболочками. Наиболее важные механические ткани — лубяные и древесные волокна — хорошо развиты в стебле. В корне механическая ткань сосредоточена в центре органа. Волокна механической ткани сопровождают проводящие пучки.

Проводящие ткани обеспечивают транспорт веществ в теле растений. От корней в стебель и листья осуществляется перенос минеральных веществ, всасываемых из почв, — восходящий ток. Он обеспечивается ксилемой, или древесиной. Движение органических веществ, продуктов фотосинтеза к местам их использования или отложения в запас (к корням, плодам, семенам и другим органам) составляет нисходящий ток. Он осуществляется флоэмой, или лубом, располагающимся снаружи от древесины.

Основными элементами ксилемы являются *трахеиды* и *трахеи* (сосуды), окруженные древесными волокнами. Трахеиды — вытянутые мертвые клетки, одревесневевшие стенки которых имеют углубления (поры), затянутые поровой мембраной. Ток жидкости по трахеидам медленный и происходит путем фильтрации через мембраны соседних клеток. Трахеиды — наиболее древние проводящие элементы. Они встречаются у цветковых растений, а у голосеменных и папоротникообразных являются единственными проводящими элементами ксилемы. У покрытосеменных имеются также сосуды. Трахеи представляют собой полые трубки, состоящие из продольного ряда клеток — члеников. Перегородки между члениками содержат сквозные отверстия (перфорации) или

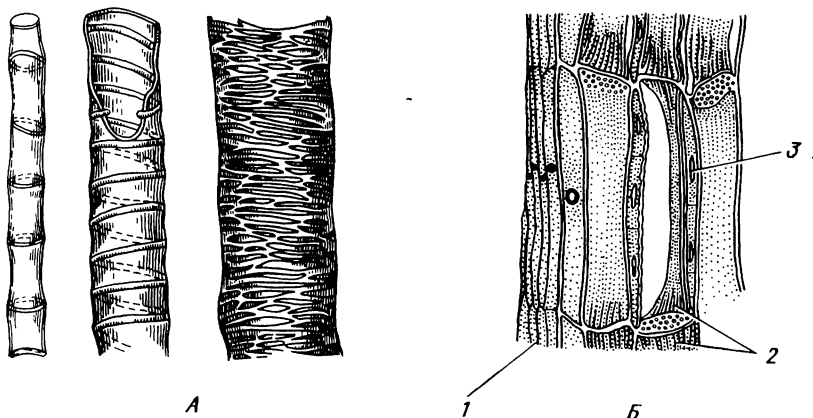


Рис. 23.1. Проводящие ткани. А — сосуды ксилемы с кольчатым, спиральным и сетчатым утолщением стенки; Б — клетки флоэмы:

1 — клетки камбия, 2 — ситовидные трубки, 3 — клетки-спутницы

полностью разрушаются, что многократно увеличивает скорость тока раствора (рис.23.1).

В состав флоэмы входят *ситовидные трубки* и *клетки-спутницы*, окруженные лубяными волокнами. Ситовидная трубка состоит из вертикального ряда живых клеток, поперечные перегородки между которыми продырявлены в виде сита, сквозь них проходят тяжи цитоплазмы (рис.23.1). Транспорт веществ осуществляется по цитоплазме члеников. Предполагают, что клетки-спутницы совместно с члениками ситовидных трубок составляют *единую физиологическую систему* и в известной степени регулируют функции ситовидных трубок, способствуя току ассимилятов.

Элементы ксилемы и флоэмы с волокнами механической ткани образуют *сосудисто-волокнистые пучки*. Они располагаются во всех органах и объединяют растение в единое целое.

Основные ткани (паренхимы) составляют большую часть всех органов растений. Они заполняют промежутки между проводящими и механическими тканями и присутствуют во всех вегетативных и генеративных органах. Эти ткани образуются за счет дифференцировки апикальных меристем и состоят из живых паренхиматозных клеток, разнообразных по строению и функциям. Различают ассимиляционную, запасающую, воздухоносную и водоносную паренхимы.

Клетки ассимиляционной паренхимы содержат хлоропласты и специализируются на фотосинтезе. Они расположены под эпидермой листьев, молодых зеленых стеблей и плодов. В клетках запасающей паренхимы накапливаются избыточные в данный период развития растения продукты обмена веществ: углеводы,

белки, жиры и др. Она хорошо развита в стеблях, корнях, корневищах, клубнях, луковицах. Воздухоносная паренхима представлена в разных органах болотных и водных растений и состоит из клеток с тонкими стенками. Пространства между клетками (межклетники) заполнены воздухом и сообщаются с внешней средой через устьица или чечевички. Растения засушливых мест обитания (кактусы, агавы, алоэ) в стеблях и листьях содержат водоносную паренхиму, которая служит для запасаания воды. В вакуолях клеток этой ткани содержатся слизистые вещества, обеспечивающие удержание влаги.

Выделительные ткани представлены различными образованиями (чаще многоклеточными, реже одноклеточными), выделяющими из растения или изолирующими в его тканях продукты обмена веществ либо воду. Листья многих растений способны выделять воду в условиях избыточной влажности. По проводящим пучкам вода подается к эпидерме, в которой по краям листа находятся водяные устьица. Млечники образуют млечный сок (латекс). У насекомоядных растений на листьях находятся железы, выделяющие пищеварительные соки. В цветках обычно содержатся нектарники, образующие сахаристую жидкость — нектар. Он служит средством привлечения животных, опыляющих растения. Смоляные ходы хвойных, эфиромасличные ходы цитрусовых выделяют вещества, имеющие защитное значение.

23.2. Вегетативные органы высших растений

Части организма, имеющие определенную форму и строение и выполняющие специфические функции, называют органами. Органы, обеспечивающие жизненные функции, являются вегетативными; к ним относят *корень, стебель, лист*. Генеративные органы осуществляют половое размножение растений; это *цветок, плод, семя*.

23.2.1. Корень

Корень — осевой орган, характеризующийся длительным ростом до тех пор, пока сохраняется верхушечная меристема, расположенная под корневым чехликом. Эпиблема корня образует корневые волоски, обеспечивающие поступление веществ. Корень имеет радиальную симметрию, не несет на себе листья, обладает способностью ветвиться. Функциями корня являются всасывание воды и минеральных веществ и закрепление растения в почве. В корнях также осуществляется синтез ряда промежуточных продуктов обмена веществ. Корень относят к органам вегетативного

размножения, в нем могут накапливаться запасные вещества. Корни многих растений взаимодействуют с почвенными организмами, образуя симбиозы.

Совокупность корней одного растения называют **корневой системой**. Различают два вида корневых систем: *стержневую* и *мочковатую*.

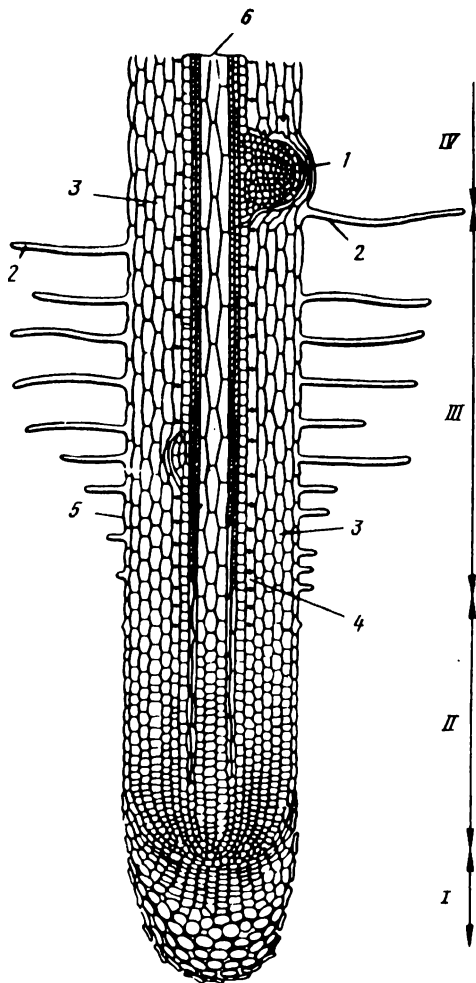


Рис. 23.2. Продольный разрез корневого окончания:

I — корневой чехлик, *II* — зона роста, *III* — зона всасывания, *IV* — начало зоны проведения; *1* — зачаток бокового корня, *2* — корневые волоски, *3* — первичная кора, *4* — эндодерма, *5* — эпилема, *6* — осевой цилиндр

Стержневая, или система главного корня, развивается из зародышевого корешка, который сохраняется пожизненно и является основой корневой системы. От главного корня отходят боковые корни, способные ветвиться, образуя мощную корневую систему. Такая корневая система характерна для двудольных и голосеменных растений. У однодольных зародышевый корешок живет недолго, поэтому главный корень не развивается. Корневая система формируется из придаточных корней, которые образуются на нижней части стебля. Они имеют более или менее сходные размеры, и на них возникают боковые корни. Такую корневую систему называют **мочковатой**. Придаточные корни могут образовываться и у многих двудольных растений на стеблях, засыпанных землей, на ползучих и подземных стеблях. Эту способность растений образовывать придаточные корни используют для искусственного вегетативного размножения черенками.

На продольном разрезе растущего корня различают следующие зо-

ны: деления, растяжения, всасывания и проведения (рис.23.2). Кончик корня обычно покрыт многоклеточным образованием — корневым чехликом, защищающим клетки меристемы зоны деления. Кроме того, слизывающиеся и ослизняющиеся клетки чехлика облегчают движение растущего корня в почве.

В зоне деления клетки меристемы непрерывно делятся, образуя новые слои клеток чехлика и корня. В зоне растяжения (роста) происходит рост клеток в длину, они вытягиваются, продвигая конец корня в почве. В этой зоне корня начинается дифференцировка проводящей системы корня. На поверхности формируется покров — эпиблема. Клетки кожицы в зоне всасывания формируют корневые волоски, представляющие собой цитоплазматические выросты. Они осуществляют всасывание воды и минеральных веществ. Корневые волоски недолговечны и по мере роста корня заменяются новыми, обеспечивая контакт корня со следующими участками субстрата. Выше зоны всасывания находится зона проведения. По ней происходит транспорт веществ в вышерасположенные отделы растения. В этой зоне закладываются боковые корни. На поперечном срезе корня в области зоны всасывания различают следующие элементы: под эпиблемой находится первичная кора, состоящая из паренхиматозных клеток, под ней кольцом располагается эндодерма, окружающая центральный цилиндр (рис.23.3). В нем располагаются сосуды ксилемы, флоэма, камбий и сердцевина.

Вода проходит в клетки корня *пассивно*, т.е. в силу разности осмотического давления почвенного раствора и клеточного сока. Минеральные вещества поступают же в результате *активного всасывания*, протекающего с затратами энергии на преодоление градиента концентрации. Попад в цитоплазму, эти вещества

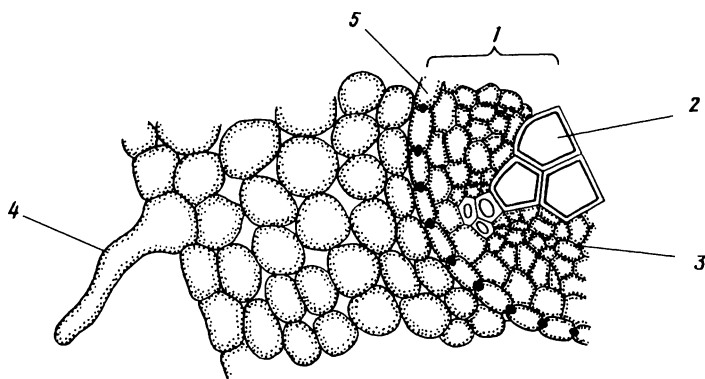


Рис. 23.3. Поперечный срез корня в зоне всасывания:

1 — осевой цилиндр, 2 — сосуды ксилемы, 3 — флоэма, 4 — корневой волосок, 5 — эндодерма

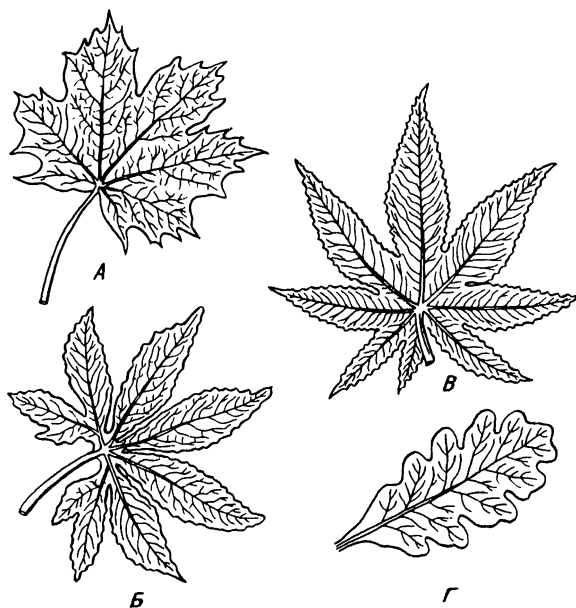


Рис. 23.4. Листья с расчлененной пластинкой. А — пальчато-лопастной; Б — пальчаторассеченной; В — пальчаторазделенной; Г — перистолопастной

передаются от клетки к клетке, от корневого волоска до ксилемы. Движение почвенного раствора вверх по сосудам корня и стебля обеспечивается корневым давлением, создаваемым всасывающей силой всех корневых волосков, и испарением воды с поверхности листьев (транспирацией).

Видоизменение корней связано с выполнением особых функций, в связи с чем меняется их строение (рис.23.4). При отложении запасных питательных веществ в главном корне он приобретает конусовидную, клубневидную, репчатую форму и называется корнеплодом (свекла, редька, морковь, репа и др.). Вместители запасных питательных веществ, образующихся на боковых и придаточных корнях, называют корневыми клубнями. Они несут на вершине придаточные почки. Корневые клубни служат не только для перезимовки, но и для вегетативного размножения. К ним относят корневые клубни георгина, земляных орешков, орхидей нашей полосы.

Клубеньки на корнях представляют собой разрастание паренхимной ткани корня под воздействием микроорганизмов, способных фиксировать молекулярный азот атмосферы. Часть этого азота утилизируется растением. Этот симбиоз широко используют в сельском хозяйстве для обогащения почвы

азотистыми веществами. Большая часть многолетних растений имеет микоризу, которая представляет собой симбиоз высшего растения и гриба.

Кроме того, различают корни-присоски у растений-паразитов (повилика и др.), воздушные корни, образующиеся у многих тропических растений, втягивающие корни у корневищных и луковичных растений.

23.2.2. Стебель

Стебель как осевой орган растения характеризуется неограниченным верхушечным ростом, может ветвиться, имеет радиальное строение, образует листья и почки. Стебель с листьями и почками, развившийся из почки в течение одного вегетационного периода, называют побегом. Побег состоит из повторяющихся элементов — узлов и междоузлий. Участки стебля, на котором развиваются листья, являются узлами, а части стебля между соседними узлами — междоузлиями. Угол между черешком листа и стеблем — пазуха листа.

Почка — это укороченный, еще не развившийся побег. В ней находятся зачаточный стебель с конусом нарастания и зачатки листьев (вегетативные почки) или цветков (генеративные почки), или зачатки листьев и цветков (смешанные почки). Если снаружи почки покрыты чешуями (видоизмененными листьями), то их считают закрытыми (защищенными), если почки лишены чешуй, то — голыми (незащищенными). По расположению различают верхушечные, пазушные и придаточные почки.

В онтогенезе стебель закладывается в семени в виде зародышевого стебелька с почкой. Развитие побега осуществляется за счет деления клеток конуса нарастания. Последующее растяжение клеток приводит к удлинению побега; постепенно клетки дифференцируются, формируя ткани, образуя новые участки стебля с листьями и почками. У ряда растений (бамбук, злаковые) наряду с верхушечным ростом долгое время активно растут основания междоузлий побега (вставочный рост). Для увеличения площади соприкосновения со средой главный побег, выросший из почечки зародыша семени, образует новые побеги, обеспечивающие ветвление стебля. У ряда растений тропиков и субтропиков встречаются неветвящиеся побеги.

Формы побегов очень разнообразны: прямостоячие, стелющиеся, вьющиеся, лазающие. В зависимости от степени одревеснения различают травянистые и деревянистые стебли, формирующие соответствующие жизненные формы (однолетние и многолетние травы, деревья и кустарники). Травянистые формы произошли от древесных и лучше приспособлены к самым разнообразным условиям среды.

Во внутреннем строении стебля древесного растения выделяют несколько слоев: наружный слой — кора, под ней располагается слой древесины, в центре находится сердцевина. Между корой и древесиной залегает камбий, размножение и дифференцировка клеток которого обеспечивают нарастание ствола в толщину, при этом внутрь откладываются клетки древесины, снаружи — клетки коры. Сезонность деления клеток камбия хорошо видна на спиле ствола в виде годичных колец — годичных приростов древесины. Серцевина состоит из рыхло расположенных клеток основной ткани, где накапливаются питательные вещества.

Стебель выполняет *многообразные функции*: транспортную (соединяет два полюса питания растения — корни и листья), опорную (выносит листья к свету), запасющую (служит для накопления питательных веществ), является органом вегетативного размножения.

Видоизменения побега способны служить органом прикрепления (усики) и средством защиты (колючки). Наиболее распространенным видоизменением подземных побегов является корневище (сильно измененный подземный побег, несущий чешуевидные листья и почки, часто образующий надземные побеги и придаточные корни; служит для запаса питательных веществ и вегетативного размножения); клубни (укороченные и утолщенные подземные побеги с почками, выполняющие функцию запасющих органов и органов вегетативного размножения); луковица (укороченный стебель — донце, окруженное тесно сближенными мясистыми листьями).

23.2.3. Лист

Лист представляет собой боковой орган растения, обеспечивающий функции фотосинтеза, транспирации и газообмена. У листопадных растений (липа, береза и др.) листья живут только один вегетационный сезон, у вечнозеленых (ель, сосна и др.) — дольше и сменяются постепенно. В старых листьях накапливаются не нужные растениям вещества (кремнезем и др.), хлорофилл разрушается; перед листопадом листья становятся красными, желтыми, что связано с наличием ряда пигментов в клеточном соке.

Лист состоит из листовой пластинки и черешка. Нижняя часть листа, сочлененная со стеблем, называется основанием листа. У некоторых растений (лилейные, зонтичные, злаковые и др.) основание листа расширено и охватывает стебель в виде трубки, образуя влагалище. Черешок служит для лучшего расположения листа на стебле по отношению к свету. Листья с черешками называют черешковыми, без черешка — сидячими. У многих растений в основании листа на стебле образуются выросты — прилистники.

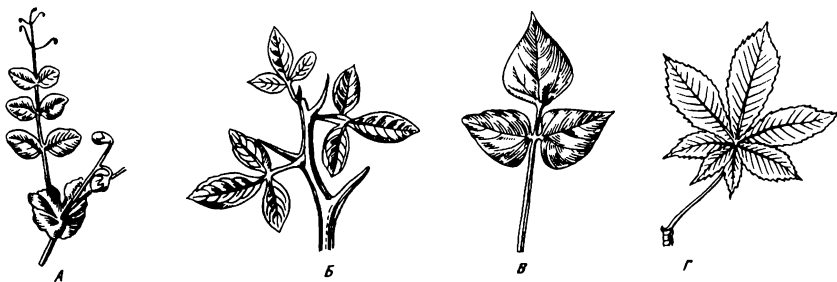


Рис. 23.5. Сложные листья. А — перистосложный; Б, В — тройчатосложный; Г — пальчатосложный

Листовые пластинки у различных растений могут быть цельными или рассеченными. В зависимости от глубины рассечения выделяют лопастные, раздельные и рассеченные пластинки. По форме листовой пластинки различают округлые, ланцетовидные, овальные, игольчатые, стреловидные и др. По форме края пластинки листья также разнообразны: цельнокрайные, зубчатые, выемчатые и пр. Листовые пластинки пронизаны жилками, которые представляют собой сосудисто-волокнистые пучки. У однодольных растений жилки расположены параллельно или дуговидно, у двудольных — жилкование перистое или пальчатое.

Расположение листьев на стебле бывает очередным (листья отходят от узлов поодиночке), супротивным (в узле находятся два листа, располагающиеся друг против друга) и мутовчатым (от узла отходят три листа и более). Обычно листорасположение, величина листьев на растении приспособлены к условиям освещения. Листовая мозаика позволяет эффективнее использовать солнечные лучи.

Различают простые (имеют одну листовую пластинку и опадают осенью целиком) (рис.23.4) и сложные листья. У сложных листьев имеется несколько листовых пластинок — листочков, прикрепляющихся к основному черешку при помощи собственных черешочков (рис.23.5). Если листочки прикрепляются в одной точке, то такие листья называют пальчатосложными, если листовые пластинки прикрепляются по всей длине черешка, то — парноперистыми или непарноперистыми.

Лист снаружи и снизу покрыт эпидермой, между слоями которой находятся мякоть листа — мезофилл, представленный хлорофиллоносной паренхимой, а также сосудисто-волокнистые пучки и механическая ткань (рис.23.6).

Клетки кожицы защищают лист от высыхания, механических и других повреждений, проникновения микроорганизмов. Они не содержат хлоропластов, покрыты кутикулой или восковым слоем.

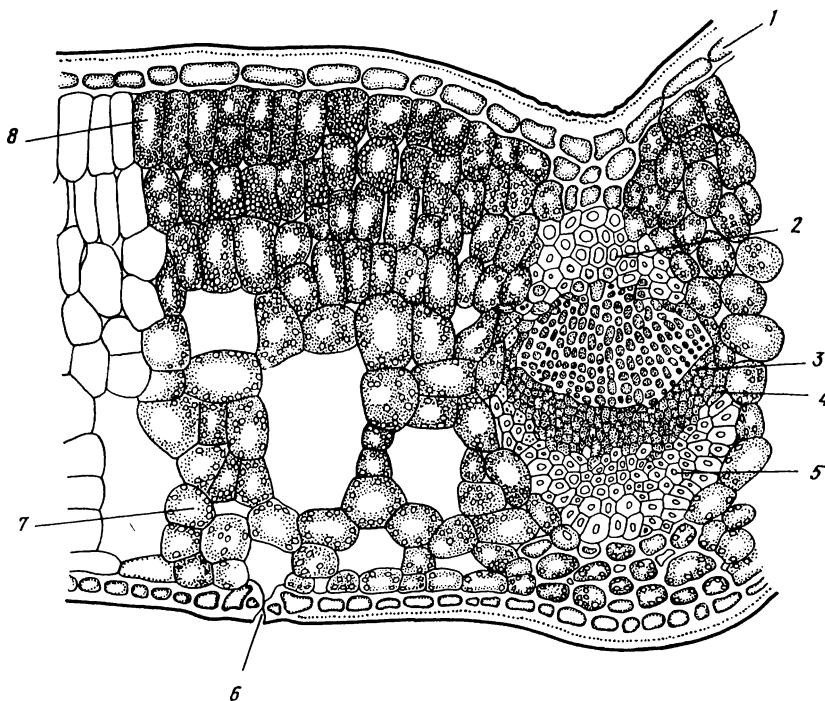


Рис. 23.6. Микроскопическое строение листа:

1 — эпидерма, 2 — ксилема, 3 — сосудисто-волокнистый пучок, 4 — флоэма, 5 — склеренхима, 6 — устьице, 7 — губчатая паренхима, 8 — столбчатая паренхима

Устьища располагаются преимущественно на нижней стороне листа и обеспечивают газообмен и транспирацию. Замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты, и при освещении в них начинается фотосинтез, продукты которого приводят к повышению осмотического давления. Вследствие притока воды стенки этих клеток растягиваются и устьичная щель раскрывается. В темноте и в жаркую погоду при усиленном испарении воды устьища закрываются.

Клетки мезофилла, содержащие большое количество хлоропластов, у большинства растений дифференцируются на *столбчатую* и *губчатую* ткани. Столбчатая ткань примыкает к верхней коже, а губчатая — к эпидермису нижней стороны листа. Клетки столбчатой паренхимы узкие и длинные, располагаются перпендикулярно поверхности листа. Губчатая ткань состоит из нескольких слоев клеток округлой или извилистой формы с большими межклетниками. Такая структура наилучшим образом обеспечивает функцию транспирации и газообмена в тканях листа. Проводящие ткани входят в состав жилок листа. В верхней части

жилки расположены сосуды ксилемы, в нижней — флоэма. В составе жилки находится механическая ткань, которая наряду с жилками обеспечивает упругость и эластичность листа.

Строение листьев зависит от условий произрастания растений. Листья растений сухих мест обитания имеют адаптации, уменьшающие испарение: утолщение стенок эпидермы, восковой налет, густое опушение. Листья многих злаков в жаркое время дня свертываются в трубку, так что устьица попадают внутрь и изолируются от окружающего сухого воздуха. Листья растений увлажненных мест обычно крупные и с их поверхности испаряется много влаги. В тканях листа водных растений хорошо развиты межклетники, содержащие воздух, что повышает плавучесть и улучшает газообмен. Листья, развивающиеся в верхней части кроны в условиях хорошего освещения, имеют более мощную столбчатую ткань в сравнении с листьями нижней части кроны.

Видоизменения листа возникли в процессе приспособления растений к различным средам существования и обеспечивают ряд дополнительных функций: запас питательных веществ и воды (мясистые чешуи луковиц, листья столетника, агавы); защита от животных или неблагоприятных условий среды (колючки барбариса, почечные чешуи); прикрепление к субстрату (усики гороха); ловчий аппарат (росянка и др.); органы вегетативного размножения.

23.3. Репродуктивные органы растений

23.3.1. Цветок

Цветок — орган семенного размножения, в нем совмещены процессы бесполого и полового размножения. Он представляет видоизмененный укороченный побег с ограниченным ростом. Развитие цветка завершается образованием плода с семенами.

Видоизмененный стебель цветка образует цветоножку (часть стебля, несущая цветок) и цветоложе (расширенная часть цветоножки), а видоизмененные листья — *чашелистики*, *лепестки*, *тычинки* и *плодолистки*, формирующие *пестик* (рис. 23.7).

На цветоложе располагаются околоцветник, тычинки и пестики. Околоцветник включает чашечку и венчик. По краю цветоложа расположена чашечка, которая состоит из свободных или сросшихся чашелистиков, обычно зеленого цвета. Ближе к центру цветка расположен венчик, образованный из свободных или сросшихся лепестков. Венчик, как правило, окрашен. Околоцветник играет защитную роль для репродуктивных частей цветка и, кроме того, важен при опылении. К центру от венчика находятся тычинки.

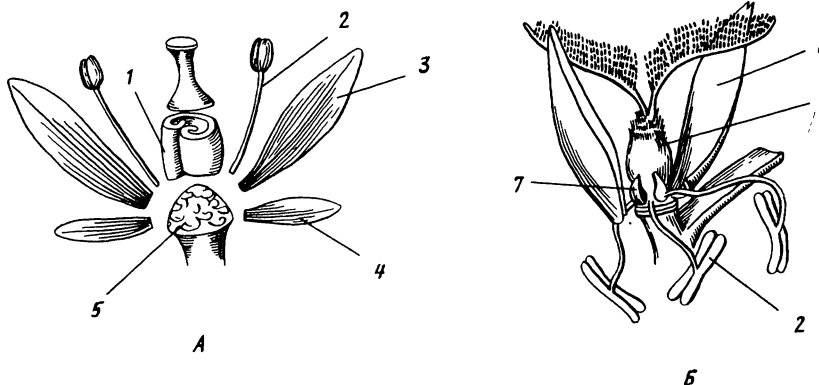


Рис. 23.7. Строение цветка двудольного (А) и однодольного (Б) растений:
1 — пестик, 2 — тычинки, 3 — лепестки, 4 — чашелистики, 5 — цветоложе, 6 —
цветковые чешуи, 7 — цветковые пленки

Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. **Пыльник** образован из двух половинок, каждая из которых представлена двумя *микроспорангиями* (пыльцевыми мешками). Внутри пыльников образуются *микроспоры*. В центре цветка находится один или несколько пестиков. Пестик состоит из рыльца, столбика и завязи. Нижняя, расширенная, часть пестика — **завязь** — имеет полость, в которой находится семяпочка — *мегаспорангий*. Закрытое положение семяпочки является характерной особенностью покрытосеменных.

Цветки с тычинками и пестиками называют **обоеполыми**, цветки, имеющие только пестики или только тычинки, — **однополыми**. Растения с тычинковыми (мужскими) и пестичными (женскими) цветками являются **однодомными**. Если разнополые цветки находятся на разных организмах, то такие растения называют **двудомными**. Примером однодомных растений могут служить кукуруза, береза, тыквенные; двудомных — тополь, ива, осина и др.

Одиночные цветки в природе встречаются сравнительно редко. Чаще наблюдается сочетание некоторого количества цветков — **соцветие**. Это специализированный побег, несущий цветки и видоизмененные листья. Соцветия делятся на простые и сложные. У *простых* соцветий на главной оси расположены цветки, у *сложных* — простые соцветия. Простые соцветия включают (рис.23.8): **кисть** — на главной оси сидят на цветоножках отдельные цветки (ландыш, белая акация, черемуха); **колос** — на оси находятся сидячие цветки без цветоножек (подорожник); **початок** — колос с разросшейся мясистой осью (кукуруза); **зонтик** — главная ось укорочена, цветоножки всех цветков кажутся

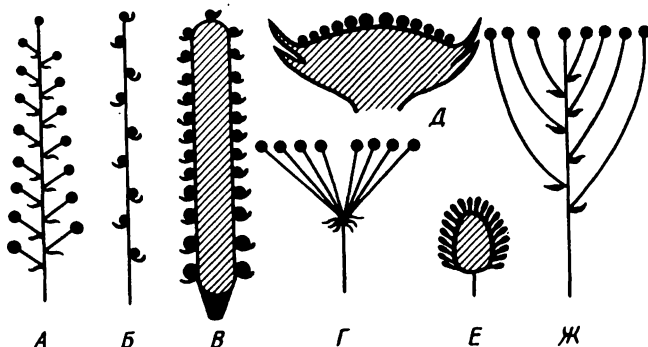


Рис. 23.8. Простые соцветия. А — кисть; В — колос; В — початок; Г — зонтик; Д — корзинка; Е — головка; Ж — щиток

выходящими из ее вершины и имеют одинаковую длину (лук, примула, вишня); **головка** — главная ось укорочена, на вершине тесно расположены цветки, не имеющие или почти не имеющие цветоножек (клевер); **корзинка** отличается от головки утолщенной блюдцевидной осью, которая образует общее цветоложе для сидячих цветков (подсолнечник, ромашка). **Щиток** — кисть, у которой нижние цветоножки длиннее верхних, цветки располагаются в одной плоскости (яблоня, груша).

Сложные соцветия (рис.23.9) — это метелка, или сложная кисть, на главной оси на разной высоте расположены простые кисти (сирень) или простые колоски (мятлик); **сложный колос** — удлинненная ось, на которой сидят простые колоски (рожь, пшеница); **сложный зонтик** — укороченная ось, от которой отходят оси, несущие простые зонтики (большинство зонтичных).

Биологическое значение соцветий у растений, опыляемых насекомыми, заключается в том, что мелкие цветки, собранные в соцветие, хорошо заметны для насекомых, что ускоряет их опыление. У ветроопыляемых растений в соцветиях, находящихся

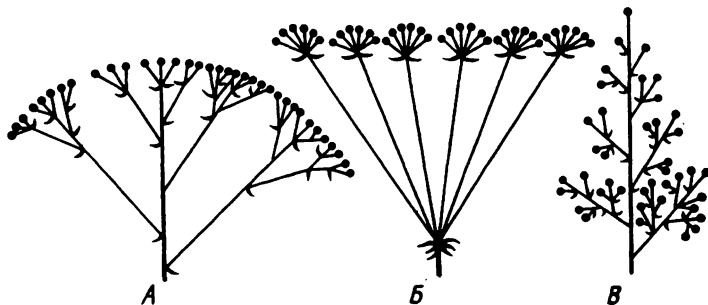


Рис. 23.9. Сложные соцветия. А — сложный щиток; Б — сложный зонтик; В — метелка

обычно на концах стеблей и не прикрытых листьями, лучше происходит отдача и улавливание пыльцы, переносимой воздушными потоками.

23.3.2. Опыление.

Оплодотворение цветковых растений

Опылением называют перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Различают самоопыление в пределах одного обоеполого цветка и перекрестное опыление — попадание пыльцы на рыльце пестика другого цветка. Перекрестное опыление встречается в природе гораздо чаще и обеспечивает генетически более разнообразное потомство. Пыльца может переноситься в основном ветром и насекомыми, а также водой, птицами и др. Приспособление цветков к опылению насекомыми привело к формированию ярко окрашенных лепестков, выработке сахаристой жидкости, привлечению запахом и др. Ветроопыляемые растения имеют невзрачные цветки с плохо развитым околоцветником; сухая мелкая пыльца образуется у них в большом количестве. Такие растения (береза, орешник, осина и др.) образуют большие массивы и цветут до появления листьев, что облегчает перенос пыльцы.

Оплодотворению предшествует процесс формирования мужского и женского гаметофитов (рис.23.10).

Женский гаметофит формируется внутри завязи пестика. В одной из диплоидных клеток семязачатка (мegasпорангия) в результате мейоза образуются четыре гаплоидные мегаспоры. Три из них отмирают, а одна проходит три митотических деления, в результате чего эта клетка содержит восемь гаплоидных ядер. Так возникает женский гаметофит, часто называемый зародышевым мешком. В зрелом женском гаметофите возникают яйцеклетка, диплоидная центральная клетка и ряд дополнительных клеток.

Мужской гаметофит образуется в пыльниках тычинок. В микроспорангиях материнские клетки спор делятся мейозом, в результате чего из каждой образуются четыре гаплоидные микроспоры. Сформировавшаяся микроспора имеет оболочку и ядро. Ядро затем делится митозом с образованием генеративной и вегетативной клеток (редуцированного гаметофита покрытосеменных). Генеративная клетка вскоре еще раз делится митозом и формирует два спермия. Таким образом, сформировавшееся пыльцевое зерно содержит вегетативную клетку и два спермия и способно к оплодотворению.

Попав на рыльце пестика, пыльца прорастает. Из вегетативной клетки образуется пыльцевая трубка, которая растет по направлению к зародышевому мешку. Спермии перемещаются вслед за кончиком пыльцевой трубки. В зародышевом мешке пыльцевая трубка разрывается. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой, другой — с диплоидной центральной клеткой. Такой способ

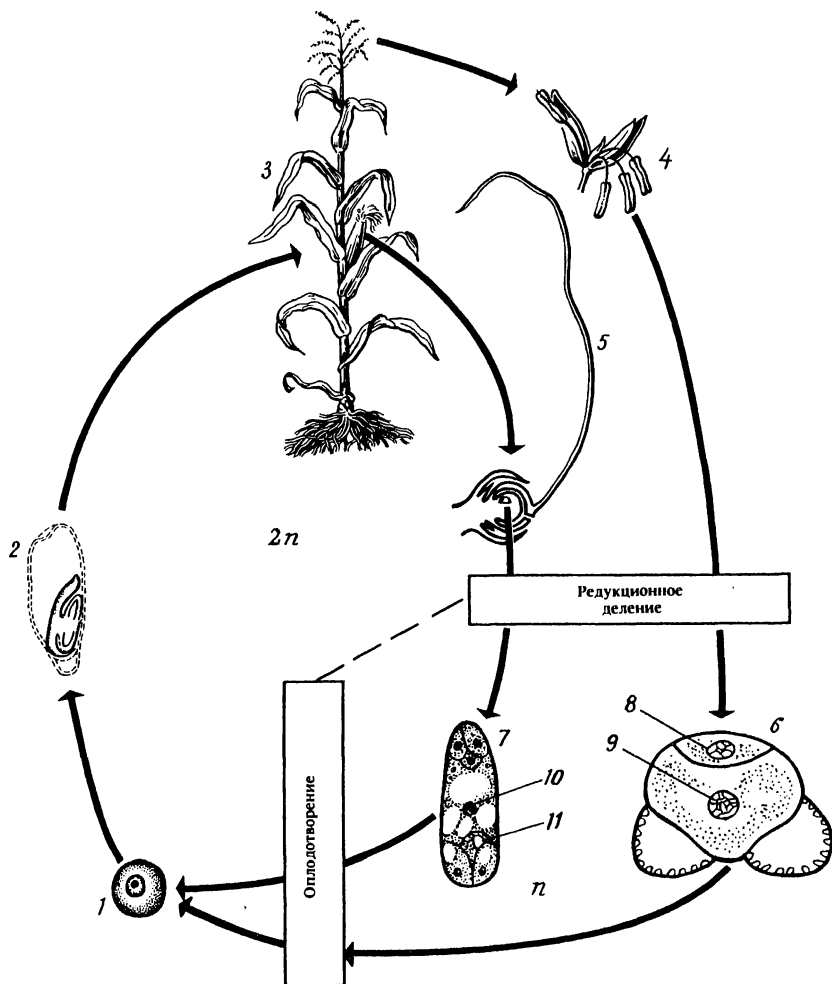


Рис. 23.10. Жизненный цикл покрытосеменных:

1 — 5 — развитие спорофита, 6, 7 — развитие гаметофита; 1 — зигота, 2 — зародыш в семени, 3 — спорофит, 4 — тычиночный цветок, 5 — разрез пестика с семяпочкой, 6 — пыльца (мужской заросток), 7 — зародышевый мешок, 8 — ядро генеративной клетки, 9 — ядро вегетативной клетки, 10 — центральное ядро ($2n$), 11 — яйцеклетка

оплодотворения был открыт С.Г. Навашиным и получил название **двойного оплодотворения**. Из оплодотворенной центральной клетки развивается **триплоидный эндосперм** — ткань, запасаящая питательные вещества, а из диплоидной зиготы — **зародыш**. Из семечки формируется **семя**. Завязь цветка разрастается, и образуется **плод**.

Семя — орган полового размножения и расселения растений. Оно развивается из семязачатка и включает в себе зародыш и запасные питательные вещества для него. В зрелом семени различают семенную кожуру, питательную ткань и зародыш. Зародыш в значительной мере образован меристематическими клетками. В нем различают зародышевые корешок и стебелек. К верхней части стебелька прикрепляются гомологичные листьям семядоли. Верхушка стебелька завершается почечкой. Из корешка образуется главный корень нового растения, почечка является зачатком главного побега растения. Число семядолей различно. У двудольных их две, у однодольных — одна. При наземном прорастании семядоли способны к фотосинтезу, а при подземном — служат хранилищем питательных веществ.

В клетках эндосперма откладываются зерна крахмала, белков и капли жира в виде эмульсии. У многих двудольных растений развивающийся зародыш поглощает весь эндосперм. Запасные питательные вещества размещаются в семядолях, которые становятся мясистыми и заполняют все семя (рис.23.11). У злаков, наоборот, семядоли небольшие и запасные питательные вещества откладываются в эндосперме, который занимает основной объем семени. Семенная кожура в основном образуется из покровов семяпочки, плотно окружает семя и является основным защитным покровом от высыхания, преждевременного насыщения влагой тканей семени. В неблагоприятных условиях семена могут долго пребывать в состоянии покоя. При определенной температуре и влажности семена всасывают воду и начинают прорастать.

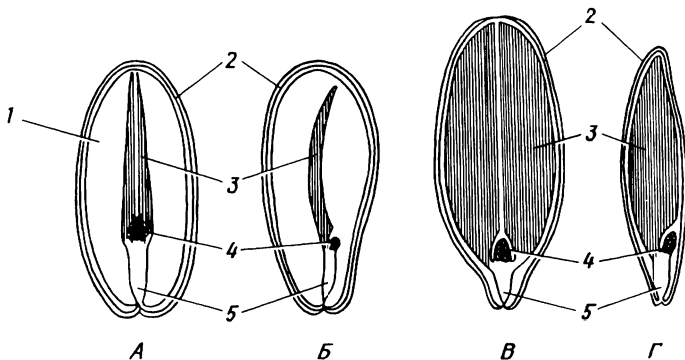


Рис. 23.11. Разрезы семян двудольного (А, В) и однодольного (В, Г) растений с эндоспермом (А, В) и без него (В, Г):

1 — эндосперм, 2 — семенная кожура, 3 — семядоли, 4 — почечка, 5 — корешок

Плод представляет собой видоизмененный после оплодотворения цветок, приспособленный к защите и распространению семян. В состав плода входят пестик и другие части цветка: разросшееся цветоложе, сросшиеся основания чашелистиков, лепестков и тычинок. При образовании плода из завязи ее стенки разрастаются и образуют околоплодник.

В зависимости от количества воды в околоплоднике плоды подразделяют на сухие и сочные, а по количеству семян — на односеменные и многосеменные. По происхождению выделяют простые, сложные плоды и соплодия. Простой плод (костянка, зерновка, боб) развивается из цветка с одним пестиком, сложный (ежевика, малина) — из цветка, имеющего несколько пестиков, соплодие (ананас, шелковица) — из соцветия со сросшимися цветками.

К сухим односеменным плодам относятся орех (лещина, дуб, липа, конопля), семянка (подсолнечник, василек, одуванчик), зерновка (рожь, ячмень, пшеница, кукуруза, овес), крылатка (береза, клен, вяз). Сухие многосеменные плоды включают боб (горох, люцерна, клевер), стручок (капуста, брюква, пастушья сумка), коробочка (мак, львиный зев, подорожник).

К сочным односеменным или многосеменным плодам относятся костянка (слива, вишня, абрикос, крушина, боярышник), ягода (виноград, черника, смородина, клюква, томаты, баклажаны), тыква (тыква, арбуз, дыня, огурец), померанец (апельсин, мандарин, лимон), яблоко (яблоня, груша, рябина).

В растительном мире сохранность вида зависит от распространения плодов и семян в окружающей среде. В процессе эволюции у растений сформировались различные приспособления, обеспечивающие распространение семян. Факторами распространения семян и плодов являются воздушные потоки, вода, животные, человек, а также некоторые особенности плодов, обеспечивающие разбрасывание семян. У многих растений плоды при созревании вскрываются, резким толчком выбрасывая семена.

Некоторые растения имеют столь малые и легкие семена, что они удерживаются в воздухе и переносятся ветром на значительные расстояния. Однако им присуще и отрицательное качество — слабое развитие зародыша и малое количество питательных веществ. Поэтому на более крупных семенах и плодах находятся волоски или крылатые выросты, облегчающие их парение в воздухе. Семена и плоды водных растений имеют различные выросты, наполненные воздухом. Они без вреда для себя могут выносить долгое пребывание в воде.

При помощи животных и человека распространяются цепкие и клейкие плоды и семена, а также имеющие мясистый, сочный околоплодник. Плоды, содержащие колючки, крючки, щетинки, цепляются ими за шерсть животных, перья птиц, одежду человека, легко отрываются от растения и переносятся на большие расстояния. Мясистый, сочный околоплодник является приспособ-

лением для распространения семян животными и птицами, которые поедают плоды. Непереваренные семена выбрасываются с испражнениями. Семена многих растений распространяются муравьями, которые поедают выросты покровов семян, богатые маслами.

23.4. Классификация цветковых растений

Выделяют два класса покрытосеменных, или цветковых, растений: *Двудольные* и *Однодольные*. Однодольные растения произошли от двудольных и между ними много общих черт.

Класс *Двудольные* характеризуется прежде всего строением зародыша. Как правило, он состоит из двух семядолей, между которыми расположена почка. Листовые пластинки двудольных чаще всего имеют сетчатое, перистое или пальчатое жилкование. Растения, выросшие из семени, обладают длительно сохраняющимся главным корнем, который развивается из зародышевого корешка. В строении стебля у двудольных наблюдается сплошное или пучковое расположение проводящей системы, причем пучки размещаются на поперечном срезе стебля по кругу. Наличие камбия обеспечивает нарастание стебля в толщину. В большинстве случаев двудольные растения имеют пятичленные или четырехчленные цветки. Цветок содержит пять (четыре) чашелистиков, тычинки, пестик состоит из пяти или четырех плодолистиков. К двудольным относят древесные формы, кустарники и травы.

Для *однодольных* кроме наличия одной семядоли в семени характерен еще ряд признаков: трехчленный тип строения цветка, раннее отмирание главного корня и развитие придаточной корневой системы, расположение проводящих пучков на поперечном срезе стебля не по кругу, а беспорядочно, отсутствие в проводящих пучках камбия (вследствие чего нет утолщения стебля), параллельное или дуговое жилкование листьев. Подавляющее большинство однодольных — травянистые растения.

К основным семействам класса *Двудольные* относятся розоцветные, крестоцветные, бобовые, пасленовые, сложноцветные; класса *Однодольные* — злаковые, лилейные.

Розоцветные: цветок правильный, околоцветник двойной (5 чашелистиков, 5 лепестков), один или несколько пестиков, тычинок много, плод — костянка, ягода, семянка. Среди розоцветных — травы, кустарники и древесные формы (малина, земляника, вишня, слива, яблоня, груша и др.).

Крестоцветные: отличаются четырехчленным околоцветником (4 чашелистика и 4 лепестка), 6 тычинок, 1 пестик, плод — стручок. Представители — травянистые однолетние, двулетние, реже многолетние растения. В семействе крестоцветных много культурных растений (капуста, редис, репа, брюква, горчица).

Пасленовые: цветок имеет 5 сросшихся чашелистиков, 5 лепестков венчика, 5 тычинок, 1 пестик. Плод — коробочка или

ягода. Травянистые или деревянистые растения. Многие пасленовые ядовиты; используются в фармакологии. В пищу употребляют картофель, томат, перец, баклажаны.

Бобовые: наиболее характерной особенностью является плод — боб. Околоцветник состоит из 5 сросшихся чашелистиков. Венчик имеет 5 лепестков различной формы (парус, весла, лодочка), тычинок 10 (9 сросшихся, 1 свободная). Листья у большинства сложные. Хозяйственное значение имеют горох, фасоль, чечевица, арахис и кормовые культуры (клевер, люцерна, люпин и др.).

Сложноцветные: самое обширное семейство двудольных. Цветки мелкие, собраны в соцветие корзинку, окруженную оберткой, краевые цветки выполняют функцию венчика. Цветки трубчатые и язычковые. Трубчатый цветок имеет венчик из 5 сросшихся лепестков, 5 тычинок. Завязь одна, плоды — орешек, семянка. Язычковый цветок асимметричен, на вершине венчика заметны 5 зубчиков. Расположение цветков в корзинке разнообразно: все трубчатые или центральные трубчатые, краевые язычковые или все язычковые. Большинство представителей этого семейства — травы. Определенное значение имеют масличные культуры и лекарственные растения.

Злаковые: цветки злаковых собраны в колоски, которые образуют сложные соцветия (сложный колос, метелка, початок). Цветок состоит из двух цветковых чешуй, двух цветковых пленочек, трех тычинок, завязи с двумя столбиками и перистыми рыльцами (см. рис.23.7). Плод — зерновка. Семейство включает важнейшие зерновые культуры (рожь, пшеница, ячмень, кукуруза, рис, овес и др.).

Лилейные: цветки одиночные или собраны в соцветие. Околоцветник простой, 6 лепестков, 6 тычинок и 1 пестик. Плод — коробочка или ягода. Семейство представлено в основном многолетними травами (чеснок, лук, спаржа, ландыш, алоэ, тюльпан).

Ключевые слова и понятия

Вегетативные органы	Однодольные
Генеративные органы	Основные ткани
Двойное оплодотворение	Плод
Двудольные	Побег
Клубеньки	Покровные ткани
Колючки	Почки
Конус нарастания	Проводящие ткани
Корень	Семя
Корнеплод	Соцветия
Лист	Стебель
Листовая пластинка	Узлы
Междоузлия	Усики
Мезофилл	Цветок
Механические ткани	Черешок
Микориза	Чешуи
Образовательные ткани	

Проверьте себя

1. Соотнесите тканевые образования растений с их функциями:

- | | |
|--------------------------|---------------------------------------|
| 1) эпидерма | а) выделение сахаристой жидкости |
| 2) камбий | б) фотосинтез |
| 3) феллоген | в) транспорт органических веществ |
| 4) лубяные волокна | г) опора тканям и органам растения |
| 5) пробка | д) транспорт воды |
| 6) трахеиды | е) формирование пробки |
| 7) древесные волокна | ж) рост стебля в толщину |
| 8) ситовидные трубки | з) газообмен |
| 9) апикальные меристемы | и) защита от неблагоприятных факторов |
| 10) трахеи | к) транспорт минеральных веществ |
| 11) столбчатая ткань | л) накопление продуктов обмена |
| 12) нектарники | м) рост стебля в длину |
| 13) запасающая паренхима | н) транспирация |

2. Укажите особенности строения и функций вегетативных органов — корня (1), побега (2) и листа (3):

- а) наличие верхушечной меристемы; б) состоит из узлов и междоузлий; в) ветвление; г) накопление питательных веществ; д) образование придаточных корней; е) образование боковых корней; ж) участвует в вегетативном размножении; з) фотосинтез; и) транспирация.

3. Выберите соответствующие видоизменения вегетативных органов — побега (1), листа (2), корня (3):

- а) клубеньки; б) корневище; в) микориза; г) клубни; д) колючка; е) луковица; ж) чешуи.

4. Что общего в строении и функции цветка и шишки хвойных растений?

- а) Укороченный побег; б) наличие видоизмененных листьев; в) наличие семязачатка; г) приспособления к опылению; д) образование плодов; е) образование семян; ж) наличие завязи; з) половое размножение; и) бесполое размножение; к) двойное оплодотворение.

5. Укажите отличительные черты двудольных (1) и однодольных (2):

- а) жилкование листа параллельное или дуговое; б) простые листья; в) цветок с пятью или четырьмя лепестками; г) стержневая корневая система; д) простые или сложные листья; е) мочковатая корневая система; ж) цветок трехчленный; з) зародыш с двумя семядолями; и) жилкование листа сетчатое; к) зародыш с одной семядолей.

Раздел VII

ЭУКАРИОТЫ.

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ

Глава 24

ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (ПРОСТЕЙШИЕ)

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) одноклеточный организм, общие органоиды, специальные органеллы;
 - б) гетеротрофное, автотрофное и миксотрофное питание;
 - в) цикл развития, бесполое и половое размножение, циста.
2. Дать общую характеристику подцарства Простейшие.
3. Описать класс Саркодовые на примере амёбы.
4. Представлять медицинское значение дизентерийной амёбы.
5. Охарактеризовать класс Жгутиковые на примере одиночных свобод-
ноживущих и колониальных жгутиконосцев.
6. Охарактеризовать тип Споровики.
7. Описать жизненный цикл и подчеркнуть медицинское значение ма-
лярийного плазмодия.
8. Охарактеризовать тип Инфузории и подчеркнуть медицинское значение
балантидия.

24.1. Общая характеристика

К подцарству Одноклеточные относят организмы, тело которых состоит из одной клетки. Физиологически клетка простейшего соответствует самостоятельному организму. Общее число видов простейших насчитывает около 30 тыс. Простейшие широко распространены на нашей планете и обитают в самых различных средах — в морях, океанах, пресных водах и почве. Многие простейшие приспособились к обитанию в теле других организмов: растений, животных и человека.

Клетка простейших — самостоятельная особь, выполняющая все функции целостного организма. Она состоит из цитоплазмы и одного или нескольких ядер. В цитоплазме находятся обще-
клеточные органоиды: рибосомы, эндоплазматическая сеть, комп-
лекс Гольджи, митохондрии и др. Помимо этого многие про-
стейшие обладают разнообразными специальными органеллами
движения, питания, защиты, выделения, осморегуляции и пр.,
обеспечивающими их адаптацию к среде существования.

Органеллы движения могут быть временными и постоянными
образованиями в виде ложноножек, жгутиков или ресничек.
Ложноножки (псевдоподии) представляют собой временные вы-

росты цитоплазмы, разнообразные по форме и размеру. Жгутики — постоянные органеллы, имеющие вид длинных и тонких нитей цитоплазмы, начинающиеся обычно на переднем конце тела. Число жгутиков обычно невелико: 1 — 2, реже 4 — 8. Реснички — многочисленные выросты цитоплазмы, расположенные по всей поверхности тела.

Цитоплазма ограничена наружной мембраной, которая может увеличивать толщину и прочность наружного слоя, образуя пелликулу. Цитоплазма простейших обычно распадается на два слоя: наружный, более светлый и плотный — эктоплазму — и внутренний, содержащий многочисленные включения, — эндоплазму.

Простейшие могут питаться частицами твердой пищи и иметь органеллы для ее захвата, заглатывания и переваривания. У таких простейших есть специальное ротовое отверстие — клеточный рот, у некоторых, кроме того, клеточная глотка. У других — пища поступает в любом месте тела. Для переваривания пищи служит пищеварительная вакуоль, представляющая собой пузырек, содержащий пищеварительные ферменты. Вакуоль окружает пищевую частицу и вместе с ней начинает продвигаться по клетке. В процессе перемещения пищеварительной вакуоли пища переваривается под действием ферментов и всасывается в окружающую цитоплазму. После того как переваренная пища всосалась, пищеварительная вакуоль вместе с неперевавшими остатками выбрасывается наружу. У некоторых простейших для этого имеется специальное отверстие — порошица. Паразитические формы простейших в основном питаются осмотически, всасывая пищу всей поверхностью тела.

Представители ряда групп простейших обладают хроматофорами, содержащими хлорофилл. Эти формы способны на свету осуществлять фотосинтез. Есть виды — миксотрофы, совмещающие обе формы обмена: автотрофную и гетеротрофную.

Органеллы выделения представлены сократительной (пульсирующей) вакуолью. Это небольшой пузырек жидкости, который периодически сокращается, выбрасывая жидкость наружу, и вновь наполняется. Наполнение и сжатие вакуолей происходит ритмически. Через сократительные вакуоли удаляются излишки воды и жидкие продукты диссимиляции. Таким образом, сократительная вакуоль играет роль органеллы выделения, дыхания и осморегуляции.

Многие простейшие имеют органеллы защиты — трихоцисты, светочувствительные — стигмы, опорные — аксостиль.

Явление раздражимости у простейших проявляется в виде таксисов. Это движения, направленные либо в сторону раздражителя, либо от него.

При бесполом размножении простейших происходит деление вегетативной особи на две равные дочерние клетки или множе-

ственное деление, при котором ядро материнской особи дает начало нескольким дочерним ядрам, а затем и тело распадается на соответствующее число дочерних клеток.

Время от времени в жизненном цикле некоторых простейших происходит половой процесс — **конъюгация** (инфузории) или **копуляция** (вольвокс). Половой процесс сводится к слиянию двух генеративных (половых) ядер, прошедших мейоз и содержащих гаплоидный набор хромосом, и образованию зиготы, дающей начало новому поколению. У многих видов простейших происходит чередование форм размножения, образуя сложные циклы развития.

При неблагоприятных условиях (понижение или повышение температуры, высыхание и т.д.) простейшие перестают питаться, теряют органеллы движения, округляются, покрываются толстой оболочкой и образуют цисту. При инцистировании простейшие сохраняют жизнеспособность в течение длительного времени даже при неблагоприятных условиях. Когда условия становятся благоприятными, оболочка цисты растворяется, возобновляются движение и питание; циста превращается в вегетативную форму с активным образом жизни.

К подцарству Простейшие относят пять типов, из которых будут рассмотрены саркожгутиконосцы, инфузории и споровики.

24.2. Тип Саркожгутиконосцы

Тип Саркожгутиконосцы включает свободноживущих и паразитирующих простейших, органоидами движения которых служат ложноножки или жгутики. В тип включены классы Саркодовые и Жгутиковые.

24.2.1. Класс Саркодовые, или Корненожки

Класс Саркодовые насчитывает около 10 000 видов и имеет наиболее примитивную организацию. Обитают в морях, пресных водоемах и могут вызывать заболевания человека. Представителем класса саркодовых может быть амeba протей, обитающая в прудах и канавах с илистым дном (рис.24.1). Тело амeбы достигает в длину 0,2 — 0,7 мм. Цитоплазма находится в непрерывном движении, в результате которого возникают цитоплазматические выросты — ложноножки, или псевдоподии. Псевдоподии служат не только для движения, но и для поглощения частиц пищи. Амeba фагоцитирует пищевые частицы (одноклеточные водоросли, клетки бактерий, мелких простейших и др.) ложноножками и втягивает их внутрь тела, где образуются пищеварительные вакуоли. В них благодаря ферментам происходит процесс

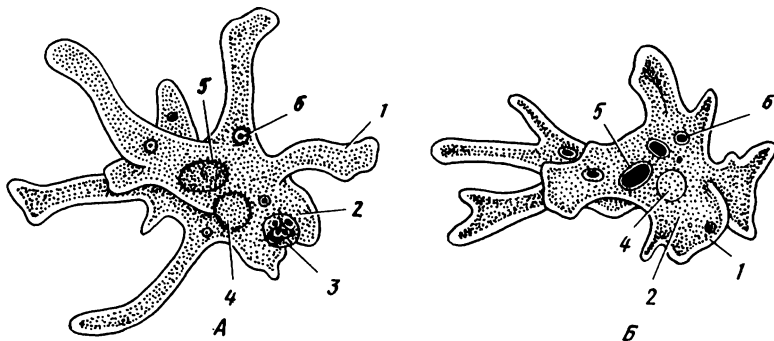


Рис. 24.1. Амеба протей. А — захватывающая пищу; Б — ползущая:
1 — эктоплазма, 2 — эндоплазма, 3 — фагоцитоз, 4 — сократительная вакуоль, 5 — ядро, 6 — пищеварительные вакуоли

переваривания пищи. Жидкости поступают пиноцитозом. Вакуоли с неперевавшими остатками подходят к поверхности тела и выбрасываются наружу.

Кроме пищеварительных вакуолей в цитоплазме амебы видна сократительная вакуоль, которая периодически то появляется, то исчезает. Промежуток между двумя пульсациями равен 1 — 5 мин. Выделение осуществляется и через наружную мембрану. Дышит амеба растворенным в воде кислородом всей поверхностью тела.

Размножается амеба бесполом путем — делением пополам. При этом сначала втягиваются псевдоподии и амеба округляется. Затем происходит деление ядра митозом и на теле амебы появляются перетяжка, которая перешнуровывает тело на две равные части; в каждую отходит по одному ядру.

При наступлении неблагоприятных условий амеба инцистируется.

Некоторые виды амеб приспособлены к паразитическому образу жизни в кишечнике позвоночных и беспозвоночных животных. В толстом кишечнике человека паразитирует пять видов амеб. Четыре вида обитают в просвете кишечника, питаются бактериями и не вызывают заболеваний у человека. Один вид — *дизентерийная амеба* — при определенных условиях может вызывать у человека тяжелое заболевание — *амебиаз* (амебную дизентерию).

Это заболевание встречается чаще всего в районах с жарким и теплым климатом. В организм человека дизентерийная амеба попадает на стадии цисты. Заражение происходит через немытые овощи, фрукты, некипяченую воду. В кишечнике под действием ферментов оболочка цисты растворяется и в просвет кишечника выходят четыре вегетативные малые формы, обитающие в просвете толстого кишечника, не вызывая заболевания. Такое взаимо-

действие малой формы амёбы с организмом хозяина называют носительством.

При воздействии на человека различных неблагоприятных факторов, способствующих ослаблению организма, вегетативная малая форма внедряется в стенки кишечника, поселяясь между ворсинками. Здесь растёт и превращается в патогенную крупную форму. Эта форма способна выделять протеолитические ферменты, разрушающие кишечный эпителий, вызывать язвенные поражения кишечника и питаться эритроцитами человека. Болезнь сопровождается кровавым поносом. При лечении крупная вегетативная форма снова превращается в малую, которая инцистируется. Больной выздоравливает или заболевание переходит в хроническую форму. Профилактика — мытьё овощей и фруктов, питье кипячёной воды и соблюдение правил личной гигиены.

24.2.2. Класс Жгутиковые

Класс Жгутиковые насчитывает 6 — 8 тыс. видов. Органеллами движения служат жгутики. Их может быть 1 — 8. Тело покрыто *пелликулой*, и поэтому жгутиковые имеют постоянную форму. Среди жгутиковых встречаются формы, соединяющие в себе признаки и животных, и растительных организмов (автотрофный и гетеротрофный тип ассимиляции). Например, эвглена зелёная, подобно растениям, содержит хлорофилл и обладает способностью к фотосинтезу.

Среди жгутиковых встречаются колониальные формы, имеющие сложное строение и представляющие собой как бы переходные формы от одноклеточных к многоклеточным.

Жгутиковые обитают как в морских, так и в пресноводных водоёмах. Многие жгутиковые паразитируют в организме животных и человека. Средой обитания паразитических форм может быть жидкая часть (плазма) крови, спинномозговая жидкость, кишечник, кожа, мочеполовая система.

В качестве представителя свободноживущих жгутиковых, ведущих одиночный образ жизни, можно рассмотреть *эвглену зелёную* (рис.24.2). Эвглена обитает в загрязнённых водоёмах, лужах. Тело эвглены длиной около 0,05 мм, веретеновидной формы, покрыто пелликулой. На переднем конце находится жгутик. Передвижение происходит благодаря жгутику, совершающему вращательные движения, в результате чего эвглена как бы ввинчивается в окружающую среду. Жгутик — тонкий цитоплазматический вырост, состоящий из тончайших фибрилл. Своим основанием он прикреплен к базальному тельцу или кинетосоме. На переднем конце находится глотка, ведущая в резервуар. Сбоку от резервуара располагается органелла ярко-красного цвета — светочувствительный глазок, или стигма.

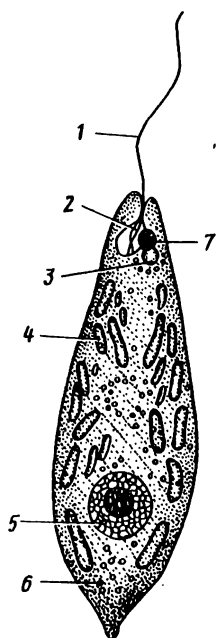


Рис. 24.2. Эвглена зеленая:

1 — жгутик, 2 — резервуар сократительной вакуоли, 3 — сократительная вакуоль, 4 — хроматофоры, несущие хлорофилл, 5 — ядро, 6 — амиловые зерна, 7 — глазок

Осморегуляция и выделение осуществляются сократительной вакуолью, расположенной на переднем конце тела. Жидкость поступает в вакуоль по проводящим канальцам.

В задней части тела эвглены расположено крупное ядро. В цитоплазме находится большое количество хроматофоров, содержащих хлорофилл. Благодаря присутствию хлорофилла эвглена способна к фотосинтезу. В темноте она может питаться, как животное, готовыми органическими веществами (загоняя мелкие частицы, т.е. бактерии, в глотку) или осмотически. Эвглена является как автотрофным, так и гетеротрофным организмом. Такие организмы называются миксотрофными, т.е. имеющими смешанный тип питания.

Размножается эвглена бесполым путем — продольным делением. Сначала делится ядро, удваиваются базальное тельце, хроматофоры, затем делится цитоплазма. Жгутик отпадает или переходит к одной особи, а у другой он образуется заново. При неблагоприятных условиях эвглена инцистируется.

Кроме одиночных жгутиковых в классе встречаются и колониальные формы. Колония представляет собой группу организмов, ведущих совместное существование. Колония вольвокса, например, — это шар, состоящий из большого числа отдельных особей (от 50 до 50 000) (рис.24.3). Все особи колонии расположены по поверхности шара в один ряд и соединены цитоплазматическими мостиками. В середине шара находится студенистое вещество. Отдельная особь колонии называется зооидом. Каждый зооид имеет два жгутика, ядро, стигму и хроматофор с хлорофиллом. Питается каждая особь самостоятельно, перемещение колонии происходит согласованным движением жгутиков.

В колонии вольвокса существует специализация. Небольшая часть особей (генеративные зооиды) связана с воспроизведением. Остальные особи, соматические, не способны к размножению. Колонии вольвокса свойственны бесполое размножение и половой процесс — копуляция. Бесполое размножение происходит весной, когда генеративные особи погружаются внутрь колонии и там начинают делиться (митозом). Каждая особь образует два, четыре,

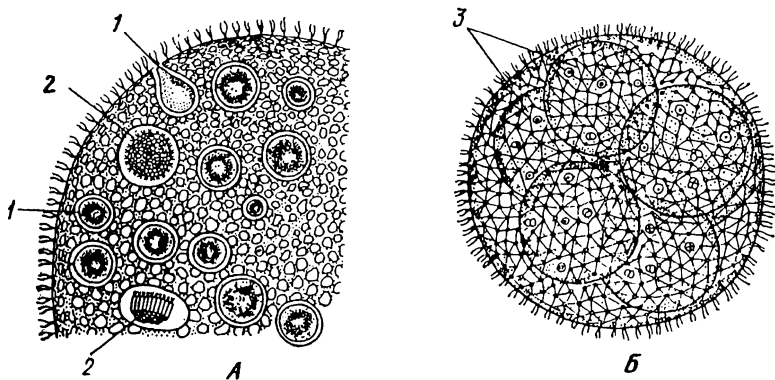


Рис. 24.3. Вольвокс. А — участок колонии с половыми клетками; Б — колонии в процессе бесполого размножения (внутри материнской колонии видны дочерние колонии):

1 — макрогамета, 2 — микрогаметы, 3 — дочерние колонии

восемь и т.д. зооидов, которые связаны между собой. Внутри материнской колонии образуются дочерние колонии, состоящие из многих зооидов. Затем материнская колония разрушается и дочерние существуют самостоятельно.

Осенью из генеративных зооидов образуется два вида половых особей (макрогаметы — женские, микрогаметы — мужские). Макрогаметы не делятся, а растут. Они неподвижны. Особи, дающие микрогаметы, многократно делятся и образуют большое количество подвижных двужгутиковых гамет. Микрогаметы активно отыскивают неподвижные макрогаметы и сливаются с ними. Оплодотворенная макрогамета (зигота) окружается плотной оболочкой. При благоприятных условиях диплоидная зигота делится мейозом и далее гаплоидные зооиды образуют новую колонию.

Среди жгутиковых есть много паразитических форм, вызывающих заболевания человека: *лямблия* обитает в верхнем отделе тонкой кишки и в желчевыводящих протоках и вызывает заболевание *лямблиоз*; *лейшмания* паразитирует внутри клеток и тканей и вызывает болезнь *лейшманиоз* и др.

24.3. Тип Споровики

К типу Споровики относят около 3600 видов, ведущих паразитический образ жизни. В связи с этим они не имеют органелл передвижения, пищеварительных, сократительных вакуолей; питание и выделение происходит осмотически. Жизненный цикл сложный и связан со сменой хозяев.

Бесполое размножение осуществляется множественным делением, при котором ядро делится сразу на несколько частей, затем на столько же частей — цитоплазма и образуется соответствующее число дочерних особей. Бесполое размножение происходит в теле позвоночных животных и человека, а половое — в организме беспозвоночных (например, малярийного комара).

Паразиты человека относятся к отряду кровяных споровиков. Наибольший интерес представляет *малярийный плазмодий*, вызывающий заболевание человека — *малярию*. Заболевание малярией заключается в повторяющихся с определенной частотой приступах лихорадки, сопровождающихся подъемом температуры. Малярия распространена на территориях с жарким и влажным климатом, где обитает малярийный комар. Заражение человека происходит при укусе самками малярийного комара (род *Anopheles*), содержащими малярийный плазмодий на стадии спорозонта. Током крови плазмодии разносятся по телу и внедряются в клетки печени, где превращаются в *шизонтов*, размножающихся бесполым путем (множественным делением — *шизогонией*). В результате этого образуются *мерозоиты*, которые внедряются в эритроциты, где снова растут и делятся.

Правильное чередование приступов при малярии связано с периодичностью шизогонии в эритроцитах. Начало приступа (озноб) совпадает с распадом эритроцитов и поступлением в плазму крови мерозоитов и продуктов их жизнедеятельности, вызывающих интоксикацию организма.

После нескольких циклов бесполого размножения (шизогонии) начинается подготовка к половому процессу. При этом мерозоиты, находящиеся в эритроцитах, дают начало *гамонтам* (подготовительная стадия образования гамет). Из макрогамонтов образуются впоследствии женские половые клетки — макрогаметы; из микрогамонтов — мужские — микрогаметы. Образование половых клеток в крови у человека не происходит, так как человек — промежуточный хозяин в цикле развития малярийного плазмодия.

Развитие плазмодия осуществляется дальше, если гамонты с кровью попадают в желудок малярийного комара при сосании. Малярийные комары — окончательные хозяева в цикле развития малярийного плазмодия. В желудке комара гамонты превращаются в крупные неподвижные макрогаметы и мелкие подвижные микрогаметы. Происходит копуляция гамет, в результате чего образуется подвижная зигота (*оокинета*), которая внедряется в стенку желудка комара и инцистируется на стороне, обращенной в полость тела, превращаясь в *ооцисту*. Ядро зиготы многократно делится. Ооциста распадается на большое количество (до 10 000) спорозоитов. Оболочка ооцисты разрушается, и спорозоиты попадают в полость тела комара, а затем в его слюнные железы. Малярийный комар вновь может заражать человека. Диагноз

ставят при нахождении малярийных плазмодиев в крови. Кровь берут непосредственно после приступа малярии. Профилактика связана с уничтожением мест обитания малярийных комаров.

24.4. Тип Инфузории

К типу Инфузории относят около 6000 видов простейших, органеллами движения которых служит большое количество ресничек. Для большинства инфузорий характерно присутствие двух ядер: крупного вегетативного — макронуклеуса — и более мелкого генеративного — микронуклеуса. Макронуклеус имеет полиплоидный набор хромосом и регулирует процессы обмена веществ. Микронуклеус содержит диплоидный набор хромосом и участвует в половом процессе.

Среди инфузорий есть свободноживущие обитатели пресных и морских водоемов и паразиты человека и животных.

К свободноживущим инфузориям относят *инфузорию туфельку* (рис. 24.4). Размеры клетки 0,1—0,3 мм. Простейшее имеет постоянную форму, так как эктоплазма уплотнена и образует пелликулу. Тело инфузории покрыто ресничками. Их насчитывают от 10 до 15 тыс. В эктоплазме инфузории имеют защитные образования — трихоцисты. При раздражении трихоцисты выстреливают наружу, превращаясь в длинные нити, парализующие жертву. После использования одних трихоцист на их месте в эктоплазме развиваются новые.

К органеллам питания относят предротовое отверстие, расположенное на брюшной стороне и ведущее в клеточный рот, который переходит в клеточную глотку. Вода с бактериями через клеточный рот попадает в клеточную глотку, далее в эндоплазму, где образуются пищеварительные вакуоли. Вакуоли передвигаются вдоль тела инфузории.

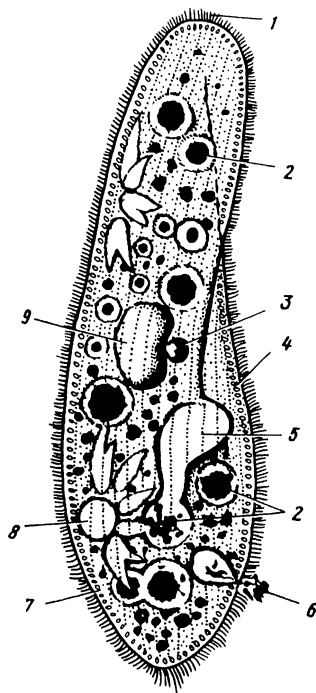


Рис. 24.4. Инфузория туфелька: 1 — реснички, 2 — пищеварительные вакуоли, 3 — микронуклеус, 4 — ротовое отверстие, 5 — глотка, 6 — порошица в момент выбрасывания непереваренных остатков пищи, 7 — трихоцисты, 8 — сократительная вакуоль (центральный резервуар и радиально расположенные приводящие каналы), 9 — макронуклеус

Оставшиеся внутри вакуоли переваренные остатки пищи удаляются наружу через порошицу — отверстие, расположенное неподалеку от заднего конца тела инфузории.

У инфузории туфельки есть две сократительные вакуоли, расположенные в передней и задней частях тела. Каждая вакуоль состоит из округлого резервуара и подходящих к нему в виде звезды 5 — 7 канальцев. Жидкие продукты и вода из цитоплазмы сначала поступают в приводящие канальцы, затем канальцы все сразу сокращаются и изливают свое содержимое в резервуар, после чего последний сокращается и выбрасывает жидкость через отверстие наружу, а канальцы в это время вновь наполняются. Вакуоли сокращаются поочередно.

Бесполое размножение инфузорий осуществляется путем поперечного деления и сопровождается делением макро- и микронуклеусов. Размножение повторяется 1 — 2 раза в сутки. Через несколько поколений в жизненном цикле инфузорий происходит половой процесс, который называют конъюгацией. Две инфузории подходят друг к другу брюшными сторонами, оболочка в месте их соприкосновения растворяется, и между ними образуется цитоплазматический мостик. Макронуклеусы при этом разрушаются, а микронуклеусы делятся мейозом на четыре ядра, три из которых разрушаются, а четвертое вновь делится пополам митозом.

В результате в каждой инфузории образуются мужское (мигрирующее) и женское (стационарное) ядра. Затем между особями происходит обмен мигрирующими ядрами с последующим слиянием стационарного и мигрирующего ядер, после чего особи расходятся. Вскоре в каждой из них ядро делится и впоследствии образуются микро- и макронуклеусы. Таким образом, при половом процессе число инфузорий не увеличивается, а обновляются наследственные свойства макронуклеуса и возникают новые комбинации генетической информации.

У человека в просвете толстого кишечника может паразитировать *инфузория балантидий* — возбудитель *балантидиоза*. Клинически это тяжелое заболевание выражается в кровавом поносе, коликах, лихорадке и мышечной слабости. Основным источником распространения балантидиоза служат свиньи, зараженные балантидиями. Балантидии в кишечнике свиней образуют цисты, которые с фекалиями попадают во внешнюю среду и там сохраняются длительное время. Заражение человека происходит при занесении цист в пищеварительный тракт с грязными руками или пищей. Часто балантидиозом болеют люди, связанные с работой по уходу за свиньями или обработкой свинины.

Диагноз ставят при нахождении балантидия в фекалиях. Профилактика та же, что и при других кишечных заболеваниях.

Ключевые слова и понятия

Автотрофы	Миксотрофы
Амеба протей	Микро- и макронуклеусы
Балантидий	Пелликула
Вегетативная форма	Пиноцитоз
Вольвокс	Пищеварительная вакуоль
Гаметы	Половой процесс
Гетеротрофы	Порошица
Дизентерийная амеба	Реснички
Жгутики	Саркодовые
Жгутиковые	Сократительная вакуоль
Зигота	Споровики
Зооиды	Стигма
Инфузории	Таксисы
Инфузория туфелька	Трихоцисты
Клеточная глотка	Фагоцитоз
Клеточный рот	Хроматофоры
Конъюгация	Циста
Копуляция	Эвглена зеленая
Ложноножки	Эктоплазма
Малярийный плазмодий	Эндоплазма

Проверьте себя

- Соотнесите органеллы (реснички — 1, трихоцисты — 2, сократительная вакуоль — 3, пищеварительная вакуоль — 4, стигма — 5) с выполняемыми ими функциями:
а) питание; б) светочувствительность; в) движение; г) защита; д) осморегуляция.
- Соотнесите названных представителей с классом, к которому они относятся (Саркодовые — 1, Жгутиковые — 2, Споровики — 3, Инфузории — 4):
а) эвглена зеленая; б) амеба протей; в) инфузория туфелька; г) малярийный плазмодий; д) вольвокс; е) амеба дизентерийная; ж) лейшмания; з) лямблия; и) балантидий.
- Простейшие могут размножаться следующим образом, кроме:
а) множественного деления; б) деления на два; в) копуляции; г) спорообразования; д) конъюгации.
- Каких простейших можно отнести к паразитическим?
а) Амебу протей; б) лейшманию; в) вольвокса; г) эвглenu зеленую; д) инфузорию туфельку.
- Какие простейшие образуют колонии?
а) Малярийный плазмодий; б) инфузория туфелька; в) вольвокс; г) амеба протей; д) лямблия.
- Какие простейшие могут принимать участие в фотосинтезе?
а) Лейшмания; б) инфузория туфелька; в) амеба протей; г) малярийный плазмодий; д) эвглена зеленая.
- В капле воды был обнаружен одноклеточный организм, меняющий свою форму. К какому классу можно отнести это простейшее?

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные понятия и термины и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) многоклеточность, дифференцировка клеток;
 - б) радиально-осевая симметрия тела;
 - в) эктодерма, энтодерма, мезоглея;
 - г) типы клеток эктодермы и энтодермы;
 - д) гастральная полость, полостное и внутриклеточное пищеварение;
 - е) диффузная нервная система, ропалии;
 - ж) бесполое и половое размножение, чередование поколений, полипы, медузы, планула.
2. Описать ароморфозы, которые произошли в типе кишечнополостных.
3. Дать характеристику типа и классов кишечнополостных.
4. Указать особенности размножения типа и объяснить с чем они связаны.
5. Объяснить эволюционное значение типа.
6. Рассказать о значении отдельных представителей.

25.1. Общая характеристика

Кишечнополостные — очень древняя группа примитивных двуслойных животных, насчитывающая около 9000 видов. Их изучение имеет большое значение для понимания эволюции, некоторые виды представляют интерес для медицины. Кишечнополостные ведут исключительно водный образ жизни. Обитают в морских и пресных водоемах. Для большинства видов характерна радиально-осевая симметрия тела. Этот тип симметрии характерен для животных, ведущих сидячий или малоподвижный образ жизни. В наиболее простом случае тело кишечнополостных имеет вид мешка, отверстие которого окружено венчиком щупалец. Полость мешка называют гастральной. Такое строение имеют сидячие формы — полипы. Свободноживущие формы имеют более уплощенное тело, их называют медузами.

Деление на полипов и медуз не систематическое, а чисто морфологическое. Часто один и тот же вид кишечнополостных на разных стадиях жизненного цикла может иметь строение то полипа, то медузы. На примере *пресноводной гидры* видны основные принципы организации кишечнополостных (рис. 25.1).

Общим признаком для всех представителей типа является двуслойность. Их тело состоит из эктодермы и энтодермы, между которыми располагается мезоглея. У гидры она имеет вид неклеточной опорной пластинки, у медуз более развита. Она богата водой и принимает студенистую форму, составляя большую часть тела.

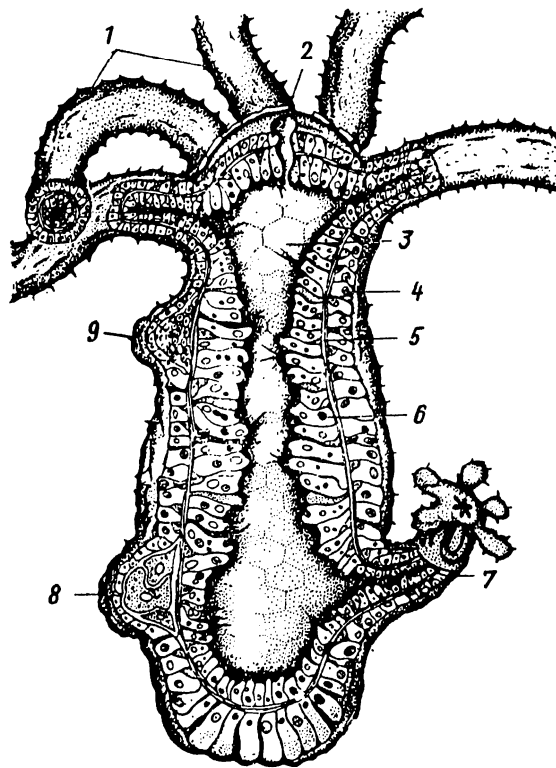


Рис. 25.1. Строение тела гидры:

1 — щупальца, 2 — рот, 3 — гастральная (кишечная) полость, 4 — эктодерма, 5 — мезоглея (опорная пластинка), 6 — энтодерма, 7 — отпочковывающаяся гидра, 8 — яйцеклетки, 9 — мужские половые клетки

Клетки тела кишечнополостных дифференцированы. В эктодерме имеются *эпителиально-мускульные* клетки, *интерстициальные*, или *промежуточные*, *стрекательные*, *половые* и *нервные*.

Эпителиально-мускульные клетки выполняют двигательную и защитную функции. *Стрекательные* — являюся аппаратом нападения и защиты. Они имеют капсулу, внутри которой в виде спирали находится стрекательная нить, при раздражении выбрасываемая наружу. *Интерстициальные* — мелкие недифференцированные клетки, впоследствии из них образуются все виды клеток эктодермы. Энтодерма подразделяется на *эпителиально-мускульные* клетки и *железистые*. Последние выделяют ферменты и выполняют функцию пищеварения. В энтодерме имеются также в небольшом количестве *нервные* клетки. Своими отростками они сообщаются между собой, образуя диффузную нервную систему.

Пищеварение кишечнopolостных происходит в гастральной полости, следовательно, становится полостным. Непереваренные остатки пищи удаляются из тела через ротовое отверстие. Однако сохраняется и внутриклеточное пищеварение, так как клетки энтодермы способны к фагоцитозу — захвату частиц пищи из гастральной полости.

Для кишечнopolостных характерно бесполое и половое размножение. Бесполое происходит почкованием. В летний период на теле полипа образуется выпячивание в виде почечки. Затем почка отделяется и падает на дно водоема, вырастая в новую особь. Половое размножение обычно наблюдается осенью. Различают раздельнополые виды и гермафродитные. Яйцеклетка развивается в эктодерме ближе к подошве, а сперматозоиды — недалеко от ротового отверстия. Созревшие сперматозоиды попадают в воду и встречаются с яйцеклеткой. Оплодотворенная яйцеклетка покрывается толстой оболочкой, тело гидры разрушается, а зигота опускается на дно и вновь начинает делиться только при наличии тепла, весной, образуя новую особь.

Для многих кишечнopolостных характерно *чередование поколений*. Полипы размножаются почкованием и дают начало как полипам, так и медузам. Медузы размножаются половым путем. Из оплодотворенных яиц образуются личинки — планулы, покрытые ресничками. Они прикрепляются к субстрату и дают начало новому поколению полипов.

Тип Кишечнopolостные разделяется на три класса: Гидроидные, Сцифоидные и Коралловые полипы.

25.1.1. Класс Гидроидные

Класс Гидроидные имеет наиболее примитивное строение. Представителем этого класса является пресноводная гидра, строение которой рассмотрено выше. Большая часть видов — обитатели морей — представлены колониальными формами. Именно для них характерно чередование полипоидного и медузоидного поколений.

25.1.2. Класс Сцифоидные

Класс Сцифоидные включает разнообразные виды медуз, отличающихся большими размерами. Тело сцифомедуз имеет вид округлого зонтика или колокола, на нижней вогнутой стороне которого помещается ротовой стебелек. Рот ведет в производное эктодермы — глотку, которая открывается в желудок. От желудка расходятся к концам тела радиальные каналы, формирующие гастральную систему. Край зонтика несет большое число щупалец. Некоторые щупальцы видоизменяются в так называемые краевые

тельца — ропалии. Они содержат органы равновесия и светочувствительные глазки.

В связи с подвижным образом жизни и сильным развитием органов чувств нервная система медуз усложняется. Нервные клетки образуют по краю зонтика скопления в виде кольца, а также ганглиев около ропалий.

Медузы раздельнополы. Их половые железы располагаются в карманах желудка. Созревшие половые клетки прорывают стенку гонады и выделяются через рот наружу. Из оплодотворенных яиц образуются личинки, которые сначала плавают, потом прикрепляются к субстрату и образуют новый полип, напоминающий по строению гидру. Затем полип делится поперечными перетяжками. Образовавшиеся в результате такого деления диски являются молодыми медузами, которые переходят к плавающему образу жизни (рис. 25.2).

Наиболее распространенными в теплых морях являются морское блюдце и корнеротые медузы. В арктических водах

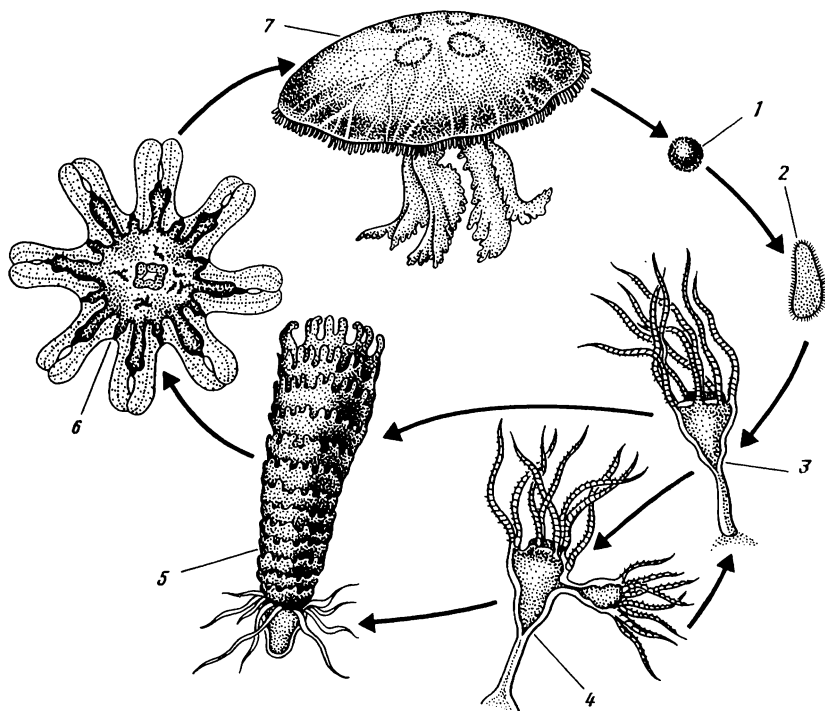


Рис. 25.2. Развитие сцифомедузы:

1 — яйцо; 2 — планула, 3 — одиночный полип, 4 — почкующийся полип, 5 — делящийся полип, 6 — молодая медуза, 7 — взрослая медуза

встречается полярная медуза, достигающая иногда гигантских размеров: длина ее щупалец бывает до 30 м, а диаметр зонтика — 2 м.

25.1.3. Класс Коралловые полипы

Класс Коралловые полипы — морские, иногда одиночные, но чаще колониальные формы. Существуют исключительно в виде полипов. Особенностью строения является наличие внутреннего или наружного скелета. Отсюда роль коралловых полипов в образовании известковых горных пород, береговых и барьерных рифов, атоллов.

Следует отметить, что среди всех классов встречаются виды, которые являются опасными для человека. Ядовитые кишечнополостные благодаря наличию стрекательных клеток могут вызывать поражения кожи, воспалительную реакцию, а иногда и общее отравление организма. К таким представителям относят медузу крестовичок, обитающую в южной части Сахалина и Курильских островов, у берегов Кореи и Японии. В теплых водах Черного и Азовского морей обитают корнеротые медузы. Контакт с ними вызывает у человека тяжелые поражения кожи и нарушение работы внутренних органов.

Ключевые слова и понятия

Гастральная полость	Мезоглея (опорная пластинка)
Гидроидные	Нервные клетки
Дифференцировка клеток	Планула
Диффузная нервная система	Полипы
Железистые клетки	Половые клетки
Интерстициальные клетки	Радиально-осевая симметрия
Клетки эктодермы	Сцифоидные
Клетки энтодермы	Стрекательные клетки
Коралловые полипы	Чередование поколений
Медузы	Эпителиально-мускульные клетки

Проверьте себя

1. Из каких элементов состоит тело гидры?
а) Эктодерма; б) мезодерма; в) опорная пластинка; г) энтодерма; д) мезоглея; е) кожный покров; ж) слой мышц.
2. Какие клетки входят в состав эктодермы (1) и энтодермы (2) гидры?
а) Эпителиально-мускульные; б) половые; в) стрекательные; г) нервные; д) интерстициальные; е) железистые.
3. Какие признаки не характерны для медуз?
а) Форма тела в виде мешка; б) двуслойность; в) опорная пластинка; г) развитие мезоглеи; д) наличие ропалий; е) тело в виде зонтика; ж) более концентрированная нервная система; з) чередование поколений; и) размножение почкованием.
4. Как происходит размножение у гидр (1), морских гидроидных полипов (2), сцифомедуз (3) и коралловых полипов (4) ?

- а) Почкованием; б) половым путем без чередования поколений; в) чередованием поколений.
5. Кишечнополостные имеют полость тела:
а) да; б) нет.
6. Какой тип нервной системы не характерен для кишечнополостных?
а) Нервная система, состоящая из центрального и периферического отделов; б) диффузная нервная система.

Глава 26

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) двусторонняя симметрия, три зародышевых листка, кожно-мускульный мешок, паренхима, мышечная, пищеварительная, выделительная и половая системы;
 - б) эпителий, три слоя мышечных волокон;
 - в) передний и средний отделы кишечника;
 - г) протонефридии, звездчатые клетки, реснички, каналцы;
 - д) гермафродиты, семенники, семяпроводы, семяизвергательный канал, яичник, желточники, семяприемник, оотип;
 - е) цикл развития, основной и промежуточный хозяева.
2. Дать общую характеристику типа Плоские черви и описать ароморфные черты их организации.
3. Охарактеризовать класс Ресничные черви на примере молочной планарии.
4. Представлять основные адаптации червей в связи с паразитическим образом жизни.
5. Описать класс Сосальщики на примере печеночного сосальщика.
6. Охарактеризовать класс Ленточные черви и знать циклы развития бычьего и свиного цепней.

Известно более 12500 видов плоских червей. Среди них есть свободноживущие, обитающие в морских и пресных водоемах, в почве. Большинство плоских червей ведут паразитический образ жизни. Тип Плоские черви представлен двусторонне-симметричными животными (можно различить правую и левую, брюшную и спинную стороны), развивающимися из трех зародышевых листков: экто-, энто- и мезодермы. Тело плоских червей вытянуто в длину и сплющено в спинно-брюшном направлении. Для плоских червей характерно наличие кожно-мускульного мешка, состоящего из эпителия и трех слоев мышечных волокон. Тело плоских червей не имеет полости (пространство между органами заполнено соединительной тканью — паренхимой). Характерно наличие развитых систем органов: мышечной, пищеварительной (отсутствует у класса ленточных), выделительной, нервной и половой.

К типу Плоские черви относят классы: Ресничные черви, Сосальщики, Ленточные черви.

26.1. Класс Ресничные черви

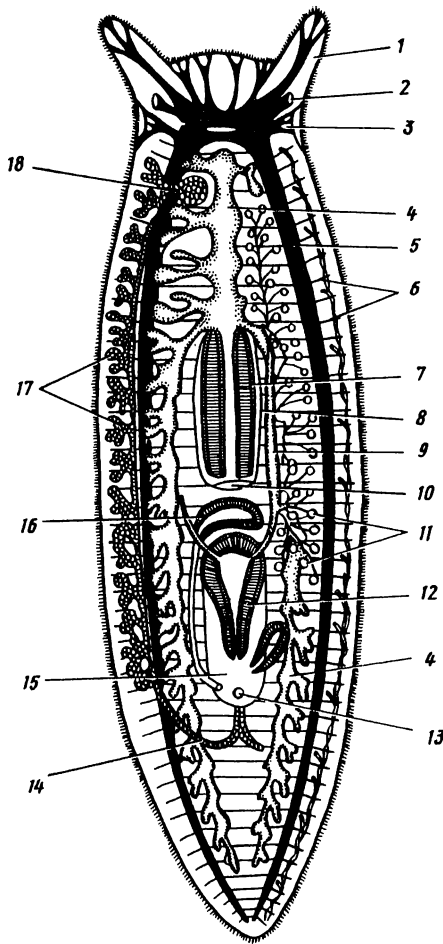


Рис. 26.1. Строение ресничного червя:

- 1 — щупальцевидные выросты, 2 — глаза, 3 — мозговой ганглий, 4 — ветви кишечника, 5 — продольный нервный ствол, 6 — поперечные нервные перемычки, 7 — глотка, 8 — глоточный карман, 9 — семяпровод, 10 — ротовое отверстие, 11 — семенники, 12 — совокупительный орган, 13 — половое отверстие (слева удалены семенники, справа — желточники и яичник), 14 — яйцевод, 15 — половая клоака, 16 — копулятивная сумка, 17 — желточники, 18 — яичник

Класс Ресничные черви насчитывает около 3000 видов, живущих в морских и пресных водоемах, редко в почве. Представителем свободноживущих ресничных червей является белая (молочная) планария, обитающая в пресных водоемах (рис.26.1). Планария имеет тело листовидной формы длиной 1-2 см, с расширенным передним и заостренным задним концом.

Тело планарии образовано кожно-мускульным мешком, покрытым однослойным ресничным эпителием. Между эпителиальными клетками расположены кожные железы, выделяющие слизь, разновидность кожных желез — *рабдиты* — выполняют защитную функцию. Под эпителием находится три слоя мышечных волокон (кольцевой, диагональный и продольный). За счет сокращения кожно-мускульного мешка и биения ресничек планария может плавать в толще воды и ползать по субстрату.

Пищеварительная система состоит из передней и средней кишки, заканчивающейся слепом. Рот располагается на брюшной стороне и ведет в эктодермальную глотку, переходящую в среднюю кишку энтодермального происхождения. Кишечник име-

ет три основные ветви, от которых отходят слепые отростки. Пищеварительная система замкнута слепо, поэтому ротовое отверстие служит для выбрасывания непереваренных остатков. Переваривание пищи осуществляется внутриклеточно и внеклеточно благодаря ферментам, которые выделяются железами, расположенными в глотке и стенках кишечника.

Впервые у ресничных червей появляется выделительная система. Она представлена двумя каналами, каждый из которых одним концом открывается наружу. Эти каналы многократно разветвляются и дают начало более узким канальцам, заканчивающимся крупными звездчатыми клетками, которые расположены в паренхиме. Звездчатые клетки вбирают из паренхимы жидкость. На внутренней поверхности этих клеток в просвет канальца отходит пучок ресничек. Колебания ресничек способствуют постоянному току жидкости в канальцы и далее по канальцам через протоки к выделительным порам. Такую выделительную систему называют **протонефридиальной**. Она выполняет функции осморегуляции и удаления продуктов диссимиляции.

Нервная система состоит из скопления нервных клеток: головного ганглия (узла) и отходящих от него нервных стволов. Ее главная особенность — концентрация нервных элементов на головном конце. Между соседними нервными стволами имеется система тонких перемычек. Это *лестничный тип* строения нервной системы.

Органы чувств представлены примитивными глазами, органами равновесия — **статоцистами** (замкнутыми мешочками с камешками из углекислой извести внутри). В коже есть осязательные клетки.

Размножение планарий может происходить бесполым и половым путями. Бесполое размножение осуществляется поперечным делением тела на две части. Деление начинается поперечной перетяжкой тела позади глотки. Каждая половина регенерирует недостающие части тела.

Половая система ресничных червей гермафродитна; она сложно устроена. Сперматозоиды образуются в многочисленных семенниках, а яйцеклетки — в парных яичниках, расположенных в передней части тела. Яичник коротким яйцеводом соединен с семяприемником, в котором происходит оплодотворение. В яйцеводе открываются протоки желточников и скорлуповых желез, секрет которых необходим для формирования кокона. Оплодотворение перекрестное. В коконе развиваются маленькие планарии.

Ресничные черви произошли, вероятно, от фагоцителлообразных предков (см. разд. 13.6.3).

26.2. Класс Сосальщики

Класс **Сосальщики** состоит из паразитических форм, обитающих в органах беспозвоночных, позвоночных животных и человека. Их насчитывают около 4000 видов.

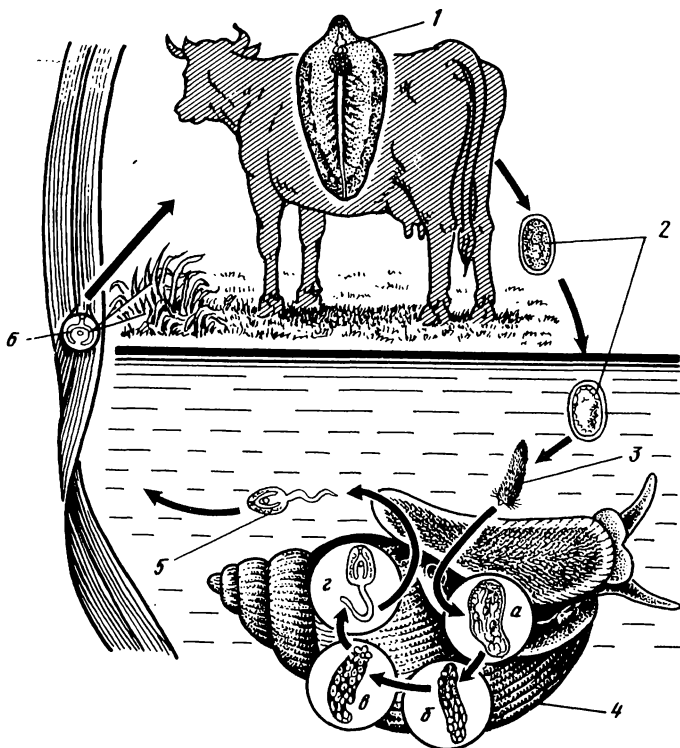


Рис. 26.2. Жизненный цикл печеночного сосальщика:

1 — взрослая особь из желчных ходов печени рогатого скота, 2 — яйцо, 3 — мирацидий (во внешней среде), 4 — развитие личиночных стадий в организме промежуточного хозяина — малого прудовика, 5 — свободноплавающая церкария, 6 — инцистировавшиеся на траве адолескарии; а — спороцисты, б, в — редии, г — церкарии

Представителем сосальщиков является *печеночный сосальщик* (рис.26.2). Его размеры 3 — 5 см. Обитает во взрослом состоянии в желчных протоках печени, в желчном пузыре травоядных животных и у человека. Форма тела — листовидная. На переднем конце тела и на брюшной стороне расположены ротовая и брюшная присоски, с помощью которых сосальщики удерживаются в теле хозяина.

Кожно-мускульный мешок состоит из эпителия, лишенного ресничек, и трех слоев мышц.

Пищеварительная система представлена ртом, находящимся на переднем конце тела, мускулистой глоткой, пищеводом и разветвленным, слепо замкнутым кишечником.

Выделительная система протонефридального типа. Централь-

ный канал проходит посередине тела и заканчивается выделительной порой.

Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и отходящих от него трех пар нервных стволов, связанных между собой перемычками.

Органы чувств развиты слабо. Только у личинок, плавающих свободно в воде, имеются глазки.

Печеночный сосальщик — гермафродит. Половое размножение происходит в окончательном хозяине. Мужская половая система состоит из пары семенников, семяпроводов, сливающихся в семяизвергательный канал, и копулятивного органа. К женской половой системе относят яичник, желточники, семяприемник, которые открываются в камеру — оотип, где происходит оплодотворение и формирование оплодотворенных яиц. Из оотипа яйца поступают в матку и выводятся наружу через отверстие.

Сосальщики очень плодовиты. В течение недели одна особь продуцирует до 1 млн. яиц. Для дальнейшего развития яйца обязательно должны попасть в воду. В воде из яиц выходят личинки, покрытые ресничками. Затем они должны попасть в промежуточного хозяина, где происходит бесполое размножение.

Бесполое размножение личинок печеночного сосальщика протекает в теле моллюска (малого прудовика). В результате образуется поколение личинок, по строению напоминающих взрослого сосальщика, но отличающихся мускулистым хвостовым придатком. На этой стадии личинки покидают тело прудовика и плавают в водоеме, а затем оседают на прибрежной растительности. Образуются цисты, внутри которых личинки некоторое время сохраняют жизнеспособность. С пищей личинки могут попасть в организм окончательного хозяина (коровы или человека), в кишечнике которого оболочка цисты растворяется, личинка внедряется в печень, растет и превращается во взрослую особь. Человек заражается печеночным сосальщиком при употреблении некипяченой прудовой воды или с овощами и фруктами, вымытыми в этой воде. Для предупреждения заболевания не надо пить сырой воды из водоемов.

Среди представителей этого класса имеются и другие паразиты человека: кошачий сосальщик, кровяные сосальщики и др.

26.3. Класс Ленточные черви

Класс Ленточные черви насчитывает около 3000 видов паразитических червей, обитающих почти исключительно в кишечнике различных позвоночных и человека. Их лентовидное тело состоит из головки, шейки (места, где происходит отпочковывание незрелых члеников) и члеников, количество которых колеблется от трех до нескольких тысяч. Размеры члеников увеличиваются от шейки к заднему концу тела. Гермафродитная половая система повторяется в каждом членике. Зрелые членики

расположены в заднем конце тела и заполнены оплодотворенными яйцами. Длина тела червей варьирует от 0,5 мм до 10 м. Развитие происходит со сменой хозяев.

В связи с паразитическим образом жизни у ленточных червей есть ряд приспособлений: наличие органов прикрепления (присоски, крючья), большая плодовитость. Пищеварительная система отсутствует. Поверхность кожно-мускульного мешка имеет множество выростов, напоминающих микроворсинки. Они играют важную роль во всасывании питательных веществ.

Бычий цепень во взрослом состоянии паразитирует в тонком отделе кишечника человека, к стенкам которого он прикрепляется с помощью четырех присосок, расположенных на головке. Длина тела червя достигает в длину 10 м и более. Рост червя происходит от шейки. Самые маленькие (молодые) членики находятся около шейки. В средней части тела расположены гермафродитные членики. Чем дальше от шейки, тем членики крупнее. Задняя часть тела червя состоит из зрелых члеников.

Тело червя покрыто кожно-мускульным мешком. Поверхностный слой его выделяет антипротеолитический фермент, защищающий паразита от переваривания в кишечнике человека.

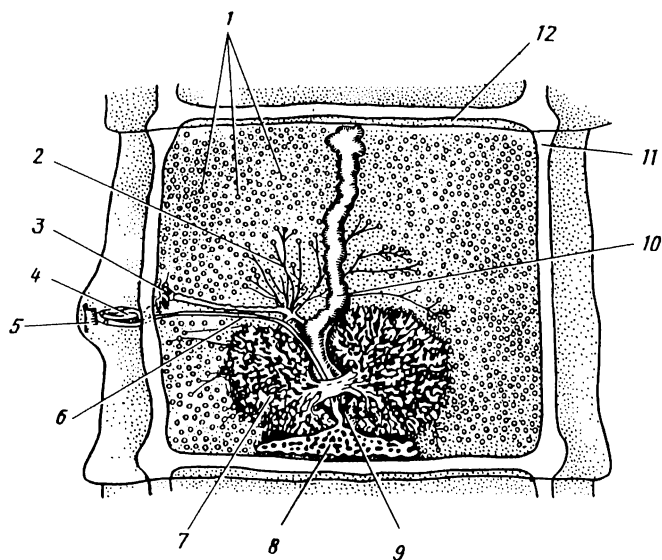


Рис. 26.3. Гермафродитный членик бычьего цепня:

1 — семенники, 2 — семявыносящие протоки, 3 — семяпровод, 4 — совокупительный орган, 5 — половая клоака, 6 — влагалище, 7 — яичник, 8 — желточник, 9 — оотип, 10 — матка, 11 — продольный выделительный канал, 12 — поперечная перемычка, соединяющая продольные выделительные каналы

Выделительная система протонефридиального типа. Два выделительных канала тянутся по бокам вдоль тела. В каждом членике боковые каналы соединены поперечными каналами.

Нервная система состоит из нервного ганглия, расположенного в головке, и двух боковых стволов, проходящих вдоль тела.

Бычий цепень — гермафродит (рис. 26.3). Членики, находящиеся ближе к головке, не имеют развитой половой системы. По мере роста в члениках развивается сначала мужская, а затем женская половая система. Мужская половая система состоит из семенников, семяпроводов, семяизвергательного канала и копулятивного органа. Женская половая система имеет ветвистый яичник, яйцевод, открывающийся в оотип. В оотип также открываются желточники; с ним связаны неразветвленная, слепо замкнутая матка и влагалище. В задних (зрелых) члениках цепня хорошо видна только разветвленная матка, заполненная яйцами.

Членики бычьего цепня могут самостоятельно вытолзнуть из анального отверстия. В матке, внутри оболочки яйца, формируется шестикрючный зародыш. Для дальнейшего развития этот зародыш должен попасть в промежуточного хозяина. Этим хозяином для бычьего цепня является крупный рогатый скот. Промежуточный хозяин заражается, заглатывая членики или яйца, которые с фекалиями могут оказаться на траве. В желудке скота оболочки яиц растворяются. Из них выходят личинки, которые проникают с током крови в мышцы. В мышцах зародыш превращается в следующую личиночную стадию — финну, имеющую вид пузырька, заполненного жидкостью, внутри которого ввернута головка. Человек съедает финнозное мясо, плохо обрабо-

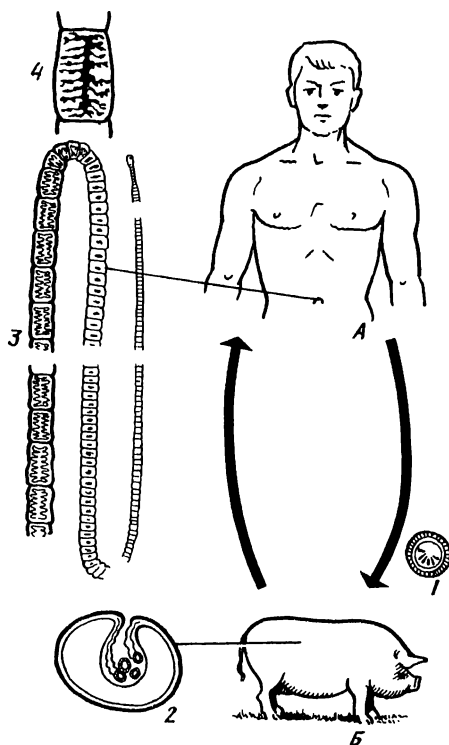


Рис. 26.4. Жизненный цикл свиного цепня. А — окончательный хозяин (человек, в котором паразитирует половозрелая стадия); Б — промежуточный хозяин (свинья):

1 — яйцо цепня с онкосферой внутри, 2 — финна, развивающаяся в мышцах свиньи, 3 — половозрелая особь, 4 — зрелый членик

танное термически, и заражается бычьим цепнем. В кишечнике человека головка выворачивается из пузырька, с помощью присосок прикрепляется к стенкам кишечника, и от шейки начинают отпочковываться членики.

Свиной цепень паразитирует в тонком отделе кишечника человека (рис. 26.4). Его длина достигает 2 — 7 м. На головке располагаются четыре присоски и венчик крючьев. В зрелых члениках формируются яйца с шестикрючным зародышем. Для дальнейшего развития личинки должны попасть в промежуточного хозяина — свинью. В желудке свиньи оболочки яиц растворяются, личинки с током крови попадают в мышцы и превращаются в финну. Человек заражается личинками свиного цепня, если съедает непроваренное мясо свиньи.

Иногда человек становится промежуточным хозяином для свиного цепня. Это может случиться при рвоте уже зараженного человека, когда зрелые членики попадают из кишечника в желудок человека: оболочки яиц растворяются, личинки выходят из них и с током крови попадают в различные органы (печень, легкие, глаза, мозг), где и формируются финны.

Эхинококк — червь размером 3—5 мм, взрослая форма которого паразитирует в кишечнике собак, шакалов. Личиночная стадия развивается в теле промежуточного хозяина, которым может быть крупный и мелкий рогатый скот и человек. У человека личинки могут развиваться чаще в печени, легких, в мозге. Заболевание требует хирургического лечения. Заражение человека происходит от собак. Профилактика — соблюдение правил личной гигиены.

Ключевые слова и понятия

Гермафродитные членики	Промежуточный хозяин
Гермафродиты	Протонефридии
Желточники	Ресничные черви
Зрелые членики	Семенник
Кожно-мускульный мешок	Семяизвергательный канал
Копулятивный орган	Семяприемник
Крючья	Семяпровод
Ленточные черви	Сосальщики
Личиночные стадии	Средняя кишка заканчивается слепо
Мезодерма	Статоцисты
Нервные стволы	Финна
Окологлоточное нервное кольцо	Шестикрючный зародыш
Окончательный хозяин	Эктодерма
Оотип	Энтодерма
Паренхима	Эпителий
Присоски	Яичник

Проверьте себя

1. Каких представителей из типа плоских червей можно отнести к свободноживущим?
а) Бычьего цепня; б) печеночного сосальщика; в) молочную планарию; г) свиного цепня; д) эхинококка.

2. В цикле развития каких представителей типа плоских червей промежуточными хозяевами являются моллюски?
 - а) Свиного цепня; б) бычьего цепня; в) молочной планарии; г) печеночного сосальщика; д) кошачьего сосальщика.
3. Каким гельминтом можно заразиться при употреблении говяжьего мяса, прошедшего недостаточную термическую обработку?
 - а) Кошачьим сосальщиком; б) молочной планарией; в) печеночным сосальщиком; г) свиным цепнем; д) бычьим цепнем.
4. Соотнесите названных представителей плоских червей с классом, к которому они относятся (Ресничные черви — 1, Сосальщики — 2, Ленточные черви — 3):
 - а) печеночный сосальщик; б) молочная планария; в) бычий цепень; г) кошачий сосальщик; д) свиной цепень; е) эхинококк.
5. Для полива огорода хозяйка брала воду из ближайшего пруда. Каким гельминтом можно заразиться, если перед едой плохо промыть салат, сорванный на этом огороде после полива?

Глава 27

ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) первичная полость тела, три отдела кишечника, разделение полов;
 - б) кожно-мускульный мешок, кутикула, гиподерма, слой продольных мышц;
 - в) самцы, семенник, семяпровод, семяизвергательный канал, самки, яичники, яйцеводы, влагалище;
 - г) инвазионные яйца, миграция личинок, взрослые аскариды.
2. Дать общую характеристику типа Круглые черви.
3. Описать класс Собственно круглые черви на примере аскариды человеческой.
4. Представлять цикл миграции аскариды в теле человека и знать меры, препятствующие заражению.
5. Охарактеризовать других представителей класса Круглые черви и подчеркнуть их медицинское значение.

В типе Круглые черви описано более 10 000 видов. Часть их ведет свободное существование в почве и водоемах, другие — паразиты растений, животных и человека.

Круглые черви — двусторонне-симметричные, трехслойные, полостные, раздельнополые животные, характеризующиеся наличием задней кишки и анального отверстия. Их тело округлое (в поперечном сечении), удлинненное веретеновидное, передний и задний концы заострены. Круглые черви имеют следующие системы органов: мышечную, пищеварительную, выделительную, нервную и половую. Круглые черви, видимо, произошли от древних морских ресничных червей. К этому типу относят несколько классов. Наибольший медицинский интерес представляет класс Собственно круглые черви (нематоды), паразитирующие у человека.

К нематодам относят *аскариду человеческую*, паразитирующую

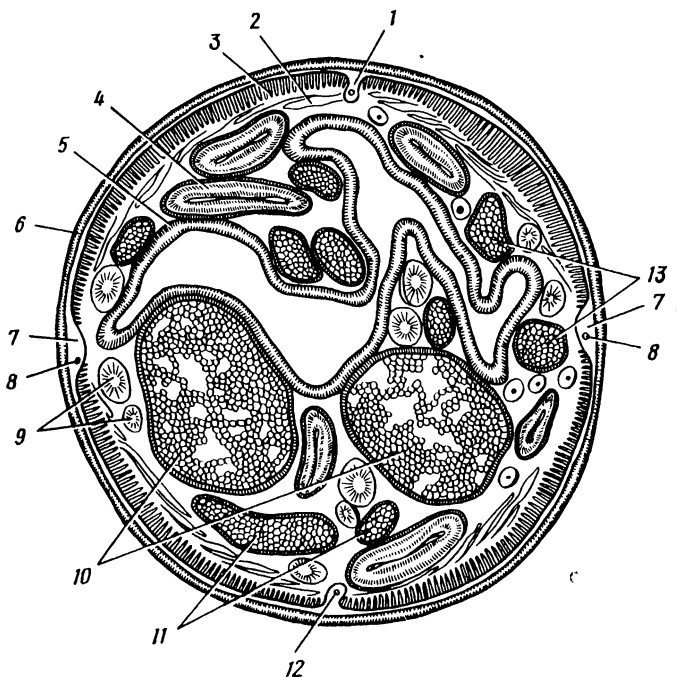


Рис. 27.1. Поперечный срез самки аскариды:

1 — спинной валик гиподермы, 2 — плазматические выросты мышечных клеток, 3 — мышечные клетки, 4 — яичник в продольном разрезе, 5 — стенка кишечника, 6 — кутикула, 7 — боковой валик гиподермы, 8 — продольный канал выделительной системы, 9 — яичник на поперечном срезе, 10 — матка, 11 — яйцевод в продольном разрезе, 12 — брюшной валик гиподермы, 13 — яйцеводы, перерезанные поперек

в тонкой кишке. Аскаридами заражено около 1 млрд. человек на всем земном шаре. Это крупный гельминт; самки длиннее самцов — до 40 см, (самцы до 25—30 см). У самок задний конец прямой, у самцов — заострен и загнут на брюшную сторону.

Стенка тела аскариды образована кожно-мускульным мешком: кутикула, гиподерма и один слой мышц. Кутикула — плотная оболочка, обычно достигает большой толщины; она выполняет функцию наружного скелета и защищает паразита от внешних воздействий. У взрослых особей эпителиальные клетки гиподермы сливаются, образуя пласт синцития с рассеянными в нем ядрами и органоидами. На брюшной, спинной сторонах и по бокам тела гиподерма формирует продольные утолщения, вдающиеся в полость тела (рис.27.1). Под гиподермой расположены продольные мышцы, разделенные валиками гиподермы на четыре ленты. При сокращении спинные и брюшные ленты действуют как антагонисты

и тело аскариды может изгибаться в спинно-брюшном направлении.

Внутри кожно-мускульного мешка имеется первичная полость тела, которая заполнена жидкостью, содержащей продукты жизнедеятельности аскариды. Жидкость находится под большим давлением и образует гидроскелет. Полость не имеет собственной эпителиальной выстилки; в ней расположены внутренние органы.

Пищеварительная система аскариды начинается на переднем конце тела ротовым отверстием, которое окружено тремя губами. С помощью губ аскарида прикрепляется к стенке кишечника хозяина. Ротовое отверстие ведет в мускулистую глотку, далее в пищевод. Глотка и пищевод эктодермального происхождения. За пищеводом следует средняя часть кишки энтодермального происхождения. Задняя кишка заканчивается анальным отверстием.

Выделительная система состоит из одноклеточной кожной железы, находящейся в передней части тела аскариды. От нее отходят два канала, проходящие в боковых валиках гиподермы. Сзади они слепо замкнуты, спереди — соединяются в выводной проток, открывающийся порой. На стенках выделительных каналов на уровне верхнего отдела пищевода имеются четыре (по две с каждой стороны) фагоцитарные клетки. Они захватывают и откладывают в своей цитоплазме продукты обмена.

Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и отходящих от него нервных стволов. Особенно хорошо развиты брюшной и спинной нервные стволы. Они соединены между собой многочисленными перемычками. Органы чувств развиты слабо.

Половая система имеет трубчатое строение. У самки она состоит из парных яичников, парных яйцеводов, представляющих собой трубки большого диаметра, и парных маток, имеющих еще больший диаметр и соединяющихся в непарное влагалище. Последнее открывается отверстием в верхней трети тела аскариды на брюшной стороне. Половая система самца непарная и состоит из одного тонкого трубчатого семенника, семяпровода большого диаметра и семяизвергательного канала, открывающегося в заднюю кишку. Оплодотворение яиц происходит в матке. Самка откладывает более 200 000 яиц в сутки.

Для развития яйцам аскариды необходимо попасть во внешнюю среду, где есть кислород, определенная влажность, температура 24 — 30 °С. Яйца покрыты пятью оболочками, защищающими зародыш от неблагоприятных условий. В почве яйца могут сохранять свои свойства до 10 лет. При благоприятных условиях в течение 15 — 20 сут в яйце формируется личинка, способная к дальнейшему развитию в организме человека. Такое яйцо называют *инвазионным*. Заражение людей аскаридами осуществляется при употреблении в пищу ягод, овощей, загрязненных яйцами аскариды. Загрязнение овощей и ягод происходит при удобрении огородов и ягодников необеззараженными фекалиями человека, а также насекомыми.

Развитие аскариды идет без смены хозяев. Из проглоченных яиц в кишечнике человека образуются личинки. С током крови они попадают в печень, через полую вену в правое предсердие, правый желудочек и по легочной артерии в альвеолы. В легких личинки находятся в среде, богатой кислородом. Затем они поднимаются по дыхательным путям в глотку, попадают в рот и вторично проглатываются. Миграция личинок продолжается 9 — 12 сут. За это время личинки растут, несколько раз линяют, у них меняется обмен веществ. Попадая вторично в кишечник, личинки в течение 2,5 — 3 мес. растут и превращаются во взрослых аскарид, способных выделять яйца. Продолжительность жизни около 1 года. Чтобы не заразиться аскаридами, надо соблюдать правила личной гигиены.

К круглым червям относят также *острицу*, паразитирование которой в кишечнике человека широко распространено. Взрослые черви имеют небольшой размер: самки — 12 мм, самцы — 3 — 5 мм. Откладываемые яйца созревают во внешней среде в течение 4 — 6 ч. С грязными руками яйца попадают в рот человека. В тонкой кишке происходит вылупление личинок, которые мигрируют в начальный отдел толстой кишки. Через 12 — 14 сут они достигают половой зрелости. Для откладывания яиц самки ночью выползают из анального отверстия, что вызывает сильный зуд; при расчесывании яйца остаются под ногтями.

Кроме аскарид и остриц к круглым червям относят *власоглава*, *трихинеллу*, *ришту* и др.

Ключевые слова и понятия

Анальное отверстие	Нервные стволы
Аскарида	Окологлоточное нервное кольцо
Валики гиподермы	Острица
Влагалище	Первичная полость тела
Гельминт	Самец
Гидроскелет	Самка
Гиподерма	Семенник
Задняя кишка	Семяизвергательный канал
Инвазионность	Семяпровод
Кожная железа	Синцитий
Кожно-мускульный мешок	Фагоцитарные клетки
Кутикула	Яичник
Матка	Яйцевод
Наружный скелет	

Проверьте себя:

1. Каких червей можно отнести к типу Круглые черви?
 - а) Печеночного сосальщика; б) молочную планарию; в) аскариду; г) свиного цепня; д) эхинококка.
2. Чем покрыто тело аскариды?
 - а) Ороговевшими клетками; б) хитиновым покровом; в) эпителием с ресничками; г) кутикулой.

3. Какая полость тела у аскариды?
 - а) Вторичная; б) первичная; в) полость тела отсутствует; г) смешанная.
4. Для аскариды характерны системы органов, кроме:
 - а) кровеносной; б) пищеварительной; в) нервной; г) выделительной; д) дыхательной; е) половой.
5. Где паразитирует взрослая аскарида?
 - а) В печени; б) в почках; в) в тонкой кишке; г) в слепой кишке; д) в желудке.
6. Где происходит созревание яиц аскариды до инвазионной стадии?
 - а) В воде; б) в кишечнике человека; в) в кишечнике свиньи; г) в печени человека; д) в почве.
7. У ребенка, съевшего немытую клубнику, через неделю начался кашель и возникли признаки воспаления легких (погода теплая, и возможность охлаждения исключена). Через 2,5 мес. при лабораторном анализе в фекалиях найдены яйца гельминта. О каком паразите идет речь?

Глава 28

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) сегментация тела, гомономная и гетерономная метамерия;
 - б) кожно-мускульный мешок, кутикула, однослойный эпителий, слои мышц, пароподии, жаберы;
 - в) вторичная полость тела, гидроскелет, транспорт веществ;
 - г) метанефридии, соленоциты, хлорагенные клетки;
 - д) замкнутая кровеносная система, спинной и брюшной кольцевые сосуды, лакунарная система пиявок;
 - е) окологлоточное нервное кольцо, надглоточный, подглоточный ганглии, ганглии сегментов тела, брюшная нервная цепочка;
 - ж) половое и бесполое размножение, яйцо, слизистая муфточка, кокон, личинка (трохофора), метаморфоз, взрослая особь.
2. Описать ароморфные черты организации кольчатых червей.
3. Представлять происхождение кольчатых червей.
4. Объяснить значение отдельных представителей типа.

Тип Кольчатые черви объединяет около 7000 видов. Это обитатели водоемов и почвы. Выделяют три класса кольчатых червей: Многощетинковые, Малощетинковые, Пиявки.

Класс Многощетинковые обладает наиболее выраженными признаками типа. Форма тела вытянутая, у большинства видов немного сплюснута в спинно-брюшном направлении. Туловище сегментировано. Сегменты, или метамеры, тела имеют одинаковое внешнее и внутреннее строение, поэтому такую сегментацию называют гомономной. Однако гомономная метамерия наблюдается в основном у примитивных свободноживущих, бродячих видов, например у nereis и пескожила. Гетерономность (различия в строении сегментов) отмечается у сидячих форм и у многих малощетинковых червей.

Тело кольчатых червей подразделяется на головной отдел, туловище и анальную лопасть. Головной отдел многощетинковых

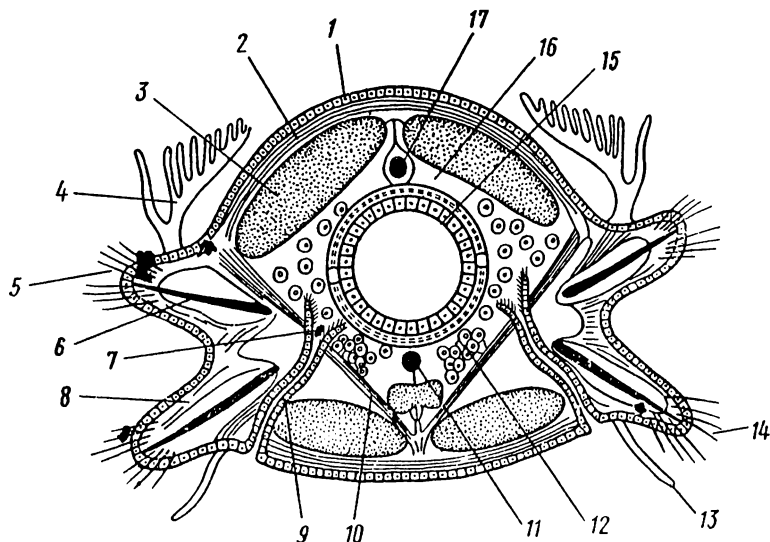


Рис. 28.1. Поперечный разрез многощетинкового червя:

1 — кожный эпителий, 2 — кольцевые мышцы, 3 — продольные мышцы, 4 — спинной усик, превратившийся в жабру, 5 — спинная ветвь параподии, 6 — опорная щетинка, 7 — воронка нефридии, 8 — мышцы параподии, 9 — канал нефридии, 10 — косая мышца, 11 — брюшной сосуд, 12 — яичник, 13 — брюшной усик параподии, 14 — брюшная ветвь параподии, 15 — кишечник, 16 — целом, 17 — спинной сосуд

снабжен придатками. У малощетинковых имеется только ротовое отверстие, придатки отсутствуют.

Стенка тела представляет собой кожно-мускульный мешок. Он состоит из кутикулы, под которой расположен однослойный эпителий, богатый железистыми клетками, затем два слоя мышц: наружный — кольцевой, и внутренний — продольный. Кроме того, имеются мышечные пучки, которые располагаются под углом, от спинной стороны к брюшной (рис.28.1). Такое строение мышц обеспечивает многообразие и сложность движений.

Тело многощетинковых снабжено различными приспособлениями, обеспечивающими передвижение и чувствительность. Для большинства видов характерно наличие параподий — примитивных конечностей, представляющих собой выросты кожно-мускульного мешка по бокам каждого сегмента. Параподии состоят из основания и отходящих от него двух ветвей — брюшной и спинной, с одноименными усиками. Спинные усики некоторых параподий участвуют в газообмене, так как превращаются в жабры. У малощетинковых червей параподии редуцированы и сохраняются только пучки щетинок в каждом сегменте.

Полость тела кольцецов — вторичная — целом. Отличается от

первичной тем, что окружена однослойным эпителием мезодермального происхождения. Целом выполняет функции гидроскелета, распределительную, выделительную и половую.

Пищеварительная система состоит из трех отделов. В глотку выделяется секрет слюнных желез; у дождевых червей есть особые известковые железы. Они продуцируют секрет, который нейтрализует кислую почву. У многих малощетинковых червей средняя кишка образует складку, которая увеличивает поверхность переваривания и всасывания.

Примитивные кольчатые черви дышат всей поверхностью тела. Для некоторых многощетинковых характерно наличие жабр.

Впервые в этом типе появилась кровеносная система. Она замкнута, представлена переходящим один в другой спинным и брюшным сосудами, соединяющимися кольцевыми сосудами в каждом сегменте тела. Движение крови происходит благодаря ритмическим сокращениям спинного и передних кольцевых сосудов. Кислород переносится кровью с помощью железосодержащего вещества, близкого по строению к гемоглобину.

Выделительная система состоит из метанефридиев. Внутренний конец каждого метанефридия в виде воронки находится в целомической полости. Отходящий от воронки канал проходит в полость следующего сегмента и открывается на боковой стенке тела наружу. Обычно каждый сегмент имеет одну пару выделительных каналов. У примитивных кольчатых на внутреннем конце выделительного канала находится пучок тонких булавовидных клеток — соленоцитов.

От тела этих клеток в канал направляются один или несколько жгутиков, за счет которых осуществляется ток жидкости. Строение соленоцитов указывает на то, что они гомологичны звездчатым клеткам протонефридиев. Кроме нефридиев функцию выделения выполняют хлорогенные клетки — производные целомического эпителия, покрывающие поверхность средней кишки и многих кровеносных сосудов. Они накапливают соли, продукты обмена веществ, но не выводят их, поэтому хлорогенные клетки называют почками накопления. Только после гибели этих клеток вещества из полости тела через метанефридии выводятся во внешнюю среду.

Нервная система состоит из надглоточного и подглоточного ганглиев и брюшной нервной цепочки. На брюшной стороне находятся два нервных ствола, имеющих в каждом сегменте утолщение — нервные узлы, которые соединяются между собой поперечными перемышками.

Органы чувств представлены органами осязания и химического чувства, равновесия и различно устроенными глазами.

Половая система у всех классов кольчатых червей устроена не одинаково. Многощетинковые кольцецы раздельнополы, малощетинковые — гермафродиты. Развитие многощетинковых происходит с метаморфозом. Из яйца вначале образуется личинка —

трохофора, плавающая с помощью ресничек. Затем она претерпевает ряд превращений и постепенно превращается во взрослого червя.

В развитии малощетинковых стадия личинки отсутствует. Дождевые черви — гермафродиты. Семенники и яичники располагаются на уровне 10 — 15-го сегментов тела. Оплодотворение перекрестное. Перед этим процессом два червя плотно прилегают друг к другу и обмениваются спермой. У каждого червя на теле имеется поясок, который образует слизистую муфточку. Она скользит вдоль тела и, когда проходит над половыми отверстиями члеников, в нее попадают половые клетки. Сойдя с тела червя, муфточка закрывается с обоих концов и превращается в кокон. В нем происходит оплодотворение и развитие яиц. Иногда наблюдается бесполое размножение. В этом случае тело червя делится на две части, и затем к каждой части достраивается соответствующий конец червя.

К классу Пиявки относят свободноживущих хищников и эктопаразитов, питающихся кровью. Параподии и щетинки отсутствуют. Тело пиявок сегментировано. На один внутренний сегмент приходится от 3 до 5 наружных колец. На переднем и заднем концах имеется по присоске. Целом сильно редуцирован и превращен в лакунарную систему, содержащую кровь. Средняя кишка пиявок образует несколько пар боковых карманов, в которых может задерживаться большое количество поступившей при сосании крови. Пространство между внутренними органами заполнено паренхимой. Пиявки являются гермафродитами и имеют прямое развитие.

Глотка снабжена железами, выделяющими гирудин. Это вещество препятствует свертыванию крови. Именно поэтому пиявок применяют в лечебных целях. Их также используют для лечения гипертонии.

Вопрос о происхождении кольчатых червей не совсем ясен. Существует несколько гипотез, но наиболее вероятным является доказательство, что кольчатые черви произошли от древних плоских червей, относящихся к классу ресничных. На это указывает сходство в строении их личинок.

Ключевые слова и понятия

Брюшная нервная цепочка
Гидроскелет
Гирудин
Гомономная и гетерономная сегментация
Жабры
Известковые железы
Кокон
Малощетинковые
Метамеры
Метаморфоз

Метанефридии
Многощетинковые
Окологлоточное нервное кольцо
Пиявки
Слизистая муфточка
Соленоциты
Трохофора
Хлорагогенные клетки
Целом

Проверьте себя

1. Выделите ароморфозы кольчатых червей:
а) первичная полость тела; б) метамерия тела; в) целом; г) кожно-мускульный мешок; д) наличие кровеносной системы; е) протонефридии; ж) метанефридии; з) наличие параподий; и) наличие жабр у некоторых видов; к) нервная система стволового типа; л) брюшная нервная цепочка; м) разделение полов.
2. Соотнесите особенности строения и функции первичной (1) и вторичной (2) полостей тела:
а) распределение веществ; б) производная мезодермы; в) половая функция; г) выделительная функция; д) стенка полости образована мышцами и гиподермой; е) гидроскелет; ж) имеет собственную эпителиальную выстилку; з) производная blastocele.
3. Перечислите виды выделительных систем кольчатых червей:
а) протонефридии; б) нефридии с соленоцитами; в) метанефридии; г) фагоцитарные клетки; д) клоакогенные клетки.
4. К каким классам (Многощетинковые — 1, Малощетинковые — 2, Круглые черви — 3, Ленточные черви — 4) относятся следующие представители?
а) Дождевой червь; б) пескожил; в) нереида; г) аскарида; д) острица; е) эхинококк; ж) бычий цепень.

Глава 29

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) гетерономная сегментация тела — голова, грудь, брюшко;
б) наружный скелет — хитинизированная кутикула, гиподермальный эпителий, поперечно полосатая мускулатура;
в) членистые конечности — протоподит, экзоподит, эндоподит, ногочелюсти, жабры, легочные мешки, хелицеры, педипальпы;
г) миксоцель, незамкнутая кровеносная система, сердце, гемолимфа, венозные синусы;
д) ротовой аппарат — жвалы, максиллы, верхняя и нижняя губы;
е) концентрация ганглиев, головной мозг, брюшная нервная цепочка;
ж) фасеточные глаза, омматидии, мозаичное зрение,статоцисты;
з) зеленые и коксальные железы, видоизмененные метанефридии, мальпигиевы сосуды;
и) прямое развитие, метаморфоз, полное и неполное превращение, половой диморфизм.
2. Представлять происхождение типа Членистоногие.
3. Объяснить особенности строения различных классов типа.
4. Описать, почему членистоногие смогли перейти к существованию на суше и широко распространиться на Земле.
5. Охарактеризовать медицинское значение отдельных представителей различных классов типа Членистоногие.

29.1. Общая характеристика

Членистоногие — самый высокоразвитый и наиболее богатый видами тип среди беспозвоночных животных. К нему относится более 1 млн. представителей; их можно встретить повсюду — в воде, почве, воздухе, на различных участках поверхности земли,

в организме животных, растений и человека. Необычайному распространению способствовало появление в типе новых ароморфозов и идиоадаптаций.

Происхождение членистоногих связано с примитивными кольчатыми червями из класса Многощетинковые. На это указывает ряд общих признаков (например, для членистоногих также характерна сегментация тела). Однако в отличие от кольцецов группы сходных сегментов формируют особые отделы тела: голову, грудь, брюшко. Количество сегментов в том или ином отделе сильно варьирует в разных систематических группах. Иногда отделы сливаются вместе, образуя, например, головогрудь или вообще один отдел, как у клещей. Отдельные членики или части тела имеют неодинаковое строение и выполняют различные функции. Таким образом, в отличие от кольчатых червей метамерия тела членистоногих становится гетерономной.

Крупным ароморфозом явилось появление хорошо развитых членистых конечностей. По своему строению они гомологичны параподиям многощетинковых червей. Если сравнить примитивную двуветвистую конечность веслоногого рачка циклопа с типичным параподием многощетинковых кольцецов, то становится очевидным сходство в плане их строения: и те, и другие состоят из основной части и двух ветвей. Отличие проявляется только в том, что конечности рачка имеют членистое строение. Трубочатые членики конечности соединены подвижными суставами между собой и телом. Такое строение обеспечивает разнообразие и сложность движений. Расположенные в разных частях тела конечности специализируются на выполнении различных функций: движения, дыхания, захвата и измельчения пищи — или преобразуются в копулятивные органы.

Другой очень важной особенностью членистоногих является развитие наружного скелета в виде хитинизированной кутикулы, являющейся производной покровного эпителия. С развитием экзоскелета и членистых конечностей возникает сложная мышечная система. Мышцы членистоногих представлены отдельными пучками поперечно-полосатых мышечных волокон. Они крепятся изнутри к кутикуле и не образуют сплошного кожно-мускульного мешка, как у червей. Кроме функции наружного скелета хитин предохраняет тело от высыхания и механических повреждений. В связи с тем что тело членистоногих покрыто плотным хитиновым покровом, их рост связан с периодически происходящими линьками. Появление гетерономной сегментации тела, членистых конечностей, поперечно-полосатой мускулатуры и наружного скелета необычайно увеличило подвижность животных, а следовательно, дало им большие преимущества в борьбе за существование и обеспечило их эволюционный успех.

Образование отделов тела привело к изменениям внутреннего строения членистоногих. В процессе эмбрионального развития

происходит слияние целомических мешков при закладке мезодермы, а также соединение их с остатками бластоцеля. В результате образуется смешанная полость тела — миксоцель. Поэтому кровеносная система членистоногих незамкнута. Однако появляется сердце. По сосудам и в полости тела циркулирует гемолимфа. Она имеет двойную природу: частично соответствует крови, частично — целомической жидкости.

Разнообразны органы дыхания членистоногих. У водных форм — жабры, у наземных — трахеи или легкие.

Пищеварительная система состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишок. Появляется сложно устроенный ротовой аппарат, представляющий собой видоизмененные передние конечности. С разными отделами кишечного тракта связаны пищеварительные железы.

Нервная система представлена надглоточным и подглоточным ганглиями, соединенными нервными тяжами (окологлоточное кольцо) и брюшной нервной цепочкой. Брюшная нервная цепочка усложняется за счет слияния нервных узлов в головном, грудном и брюшном отделах.

Органы чувств разнообразны и хорошо развиты: сложные глаза, органы обоняния, осязания, вкуса, слуха и равновесия.

Выделительная система представлена видоизмененными метанефридиями: антеннальными, или коксальными, железами либо мальпигиевыми сосудами.

Все членистоногие раздельнополы, выражен половой диморфизм. Развитие как прямое, так и с метаморфозом.

Рассмотрим три класса членистоногих: *Ракообразные*, *Паукообразные*, *Насекомые*.

29.2. Класс Ракообразные

Большая часть представителей класса Ракообразные является водными животными. Некоторые виды, такие, как сухопутные крабы или мокрицы, могут жить на суше. Особенности строения класса видны на примере речного рака.

Тело состоит из головогруды и брюшка. Головной отдел имеет пять пар придатков. Передняя его часть называется акроном и содержит антеннулы (короткие усики, являющиеся органами осязания и обоняния) и антенны (длинные усики, также представляющие собой органы чувств и иногда служащие для плавания). На последующих сегментах располагаются три пары конечностей, превратившихся в ротовой аппарат: верхние челюсти (жвалы), первые и вторые нижние челюсти (максиллы) (рис.29.1).

За головными сегментами следует восемь грудных, на которых также имеются конечности. Почти все конечности ракообразных в основном имеют двуетвистое строение. Они состоят из членистого основания — протоподита — и двух членистых ветвей:

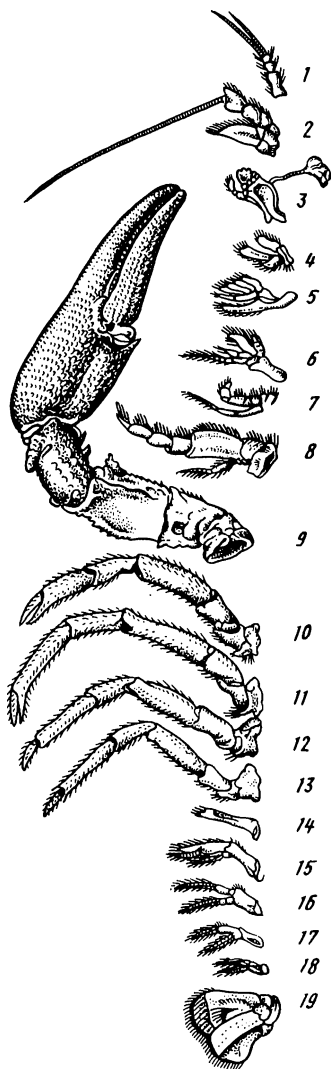


Рис.29.1. Конечности речного рака:

1 — антеннулы, 2 — антенны, 3 — 5 —
мандибулы и максиллы, 6 — 8 — ногоchelюсти,
9 — клешни, 10 — 13 — ходильные ноги,
14 — 19 — брюшные ножки

экзоподита и эндоподита. Этот исходный план строения, однако, претерпевает значительные изменения, связанные с дифференциацией функций. Первые три конечности называют ногоchelюстями; их строение наиболее соответствует общему плану. Кроме того, они имеют жабры и поэтому помимо захвата, удержания и проталкивания пищи выполняют дыхательную функцию.

Затем располагаются клешни, являющиеся в основном органом хватания, и далее ходильные ноги. Они отличаются тем, что у речного рака и многих высших ракообразных имеют одноветвистое строение, так как одна из ветвей (экзоподит) редуцирована. У их основания также располагаются жабры. Брюшные конечности обычно менее развиты, выполняют локомоторную и дыхательную функции. У самцов первая и вторая брюшные ножки видоизменены в совокупительный аппарат.

Покровы тела ракообразных представлены хитинизированной кутикулой, под которой залегает слой гиподермального эпителия. Мускулатура состоит из отдельных, своеобразно укрепленных мышечных пучков: один конец мускула прикрепляется в области

одного сегмента, другой — в области следующего членика. Эта особенность увеличивает подвижность тела.

Пищеварительная система речного рака состоит из трех отделов. Передняя кишка имеет хитиновую выстилку и начинается

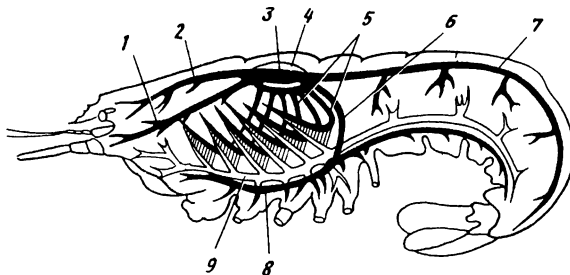


Рис.29.2. Кровеносная система рака:

1 — антеннальная (связочная) артерия, 2 — передняя аорта (глазная артерия), 3 — сердце, 4 — перикардий, 5 — жаберно-сердечные каналы, 6 — нисходящая артерия, 7 — задняя (верхняя брюшная) артерия, 8 — поднервная артерия, 9 — брюшной венозный синус

ротовым отверстием. За ним идет короткий пищевод, впадающий в желудок, разделенный на две части: жевательный и цедильный. В жевательном отделе происходит механическое измельчение пищи, а в цедильном — пищевая кашка процеживается, уплотняется и поступает далее в среднюю кишку. В нее открывается проток пищеварительной железы — гепатопанкреаса, который выполняет функции печени и поджелудочной железы позвоночных. Длинная задняя кишка заканчивается анальным отверстием.

Органами дыхания рака являются жабры. Они располагаются на конечностях. У мелких ракообразных жабры отсутствуют и дыхание осуществляет вся поверхность тела.

Кровеносная система высших раков состоит из сердца, расположенного на спинной стороне, и отходящих от него нескольких крупных сосудов. Из них кровь изливается в полость тела, омывает внутренние органы, а затем по венозным синусам поступает в жабры. В жабрах кровь окисляется и опять возвращается в сердце (рис. 29.2). У низших представителей класса нет крупных сосудов, иногда отсутствует даже сердце.

Нервная система ракообразных имеет вид цепочки. Только у некоторых видов сохраняется лестничный тип строения. У большинства раков происходит сближение ганглиев в продольном направлении. Особенно этот процесс выражен в головном отделе, в результате чего образуется головной мозг. В связи с укорочением тела у некоторых крабов все ганглии брюшной цепочки сливаются в один большой узел.

Разнообразны органы чувств. Наиболее важными и развитыми являются органы зрения. Имеются простые и сложные глаза. Простой, или непарный, глаз характерен для личинок и сохраняется на взрослых стадиях развития лишь у низших раков.

Сложный, или фасеточный, глаз состоит из мелких глазков — омматидиев, количество которых достигает нескольких тысяч. Каждый глазок воспринимает часть предмета, а из их суммы складывается общая картина (мозаичное зрение). На конечностях, антеннах и антеннулах располагаются чувствительные клетки, с помощью которых раки распознают химические изменения в окружающей среде. У некоторых ракообразных имеется орган равновесия.

Выделительная система ракообразных представлена двумя антеннальными железами. Они начинаются небольшим целомическим мешочком, от которого отходит извитой канал. Этот канал впадает в мочевой пузырь, открывающийся наружу у основания антенн выделительной порой. Большая часть канала имеет зеленую окраску, поэтому часто выделительную систему рака называют зелеными железами.

Развитие ракообразных бывает прямое или с метаморфозом. Все ракообразные раздельнополы. У многих видов выражен половой диморфизм. Половые железы и протоки обычно парные. У речного рака метаморфоз отсутствует. Непрямое развитие чаще встречается у морских форм и имеет большое значение для расселения вида.

Класс Ракообразные включает два подкласса: *Низшие* и *Высшие* ракообразные. К низшим относят формы, которые обычно входят в состав пресноводного или морского планктона (дафнии и веслоногие рачки — циклопы, диапомусы). Они являются кормом для рыб. Циклопы — промежуточные хозяева широкого лентеца и ришты. Некоторые виды низших ракообразных, такие, как карпоеды, — паразиты рыб. Многие высшие ракообразные употребляются в пищу (раки, крабы, омары, langoustes, креветки). Ракообразные служат промежуточными хозяевами для легочного сосальщика.

29.3. Класс Паукообразные

К классу Паукообразные в основном относятся наземные формы. Тело их состоит из двух отделов: головогруды и брюшка. У фаланг и скорпионов хорошо видно, что эти части сохраняют сегментацию. Однако у пауков брюшко несегментированное, а у клещей тело утратило не только сегментацию, но и деление на отделы. Другой отличительной чертой этого класса является наличие шести пар конечностей. Первые две пары — хелицеры и педипальпы — участвуют в захвате и измельчении пищи. Остальные четыре пары — ходильные ноги (рис.29.3). У взрослых паукообразных брюшко лишено типичных конечностей. Иногда сохраняются их производные — паутинные бородавки, легочные мешки, осязательные органы и другие образования.

Покровы тела паукообразных представлены хитинизированной кутикулой и гиподермой. Наружный слой не пропускает влагу и, следовательно, дает возможность существовать в очень сухих и жарких участках суши.

Для пищеварительной системы характерно наличие мускулистой сосательной глотки и слюнных желез. Это объясняется тем, что паукообразные поглощают только жидкую пищу. Секрет слюнных желез, а также печени вначале вводится в тело убитой добычи, разжижает ее ткани, которые затем засасываются глоткой. Такое пищеварение называют *внекишечным*. В среднюю кишку открываются протоки парной печени. У некоторых видов, особенно у клещей, она образует многочисленные и очень разветвленные выпячивания, которые увеличивают поверхность всасывания и задерживают большой объем пищи. Поэтому клещи могут голодать долгое время (до нескольких месяцев).

Выделительная система представлена мальпигиевыми сосудами, которые открываются парой ветвящихся выделительных трубок на границе между средней и задней кишками. Выделение осуществляется почти сухими кристаллами мочевой кислоты. Кроме того, в эмбриогенезе и в молодом возрасте функционируют *коксальные железы*. У взрослых животных эти железы в значительной степени утрачивают свое значение.

Кровеносная система сходна с таковой у ракообразных. Сердце в виде трубки с щелевидными отверстиями расположено над кишечником. У клещей кровеносная система развита очень слабо.

Органами дыхания являются легочные мешки или трахеи либо те и другие одновременно. Легкие представляют собой мешки, расположенные по бокам тела. Внутри мешков имеются складки, в которые заходит гемолимфа. Воздух попадает в легкие через дыхальца — стигмы — и заполняет промежутки между складками; здесь и происходит газообмен.

Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Характерно слияние отдельных ганглиев с образованием крупных узлов в головогрудь и брюшке.

Органы чувств представлены органами осязания и зрения. Глаза простые, в количестве от 2 до 12. Различные раздражения

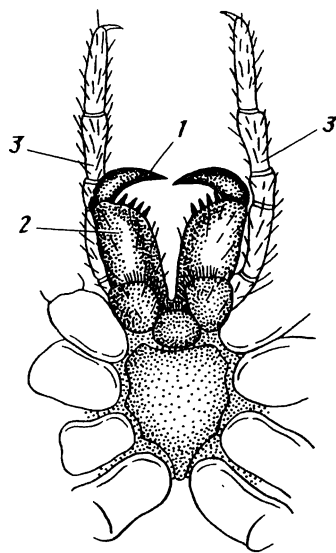


Рис. 29.3. Ротовой аппарат паука:

1, 2 — хелицеры, 3 — педипальпы

окружающей среды воспринимаются чувствительными волосками, локализованными на педипальпах, конечностях и туловище.

Развитие паукообразных, за исключением клещей, прямое. Они раздельнополые, оплодотворение внутреннее. Это яйцекладущие, иногда живородящие животные.

Отряд Скорпионы насчитывает около 650 видов; в России встречается в южных районах. Сегменты головы и груди слились в нерасчлененную головогрудь. Около рта расположены небольшие хелицеры и значительные по размерам клешневидные педипальпы. Эти конечности служат для захвата и удержания добычи. Брюшко сегментировано, передняя его часть широкая, задняя — узкая, вытянутая. Последний ее членик заканчивается острым жалом, на конце которого открывается проток ядовитой железы. Ударом брюшка скорпион ранит жалом жертву или врага и впускает в рану яд. Пищей служат насекомые и другие членистоногие. Укол скорпиона может быть смертельным и для мелких млекопитающих; для человека он обычно не опасен, но вызывает болезненное состояние.

Для представителей отряда Пауки характерно наличие *паутинных желез*. Паутина используется как ловчая сеть, для построения гнезд, защиты, спаривания и др. Головогрудь и брюшко пауков не расчленены на сегменты. Отряд включает более 20 тыс. видов, некоторые из них ядовиты. Многие пауки приносят пользу, истребляя вредных насекомых. В южных районах России обитают каракурт, тарантул. Укус тарантула болезнен, но не опасен, а каракурта — нередко смертелен для человека, крупного рогатого скота и лошадей.

Отряд Клещи насчитывает более 10 тыс. видов. Это мелкие паукообразные, характеризующиеся нерасчленным телом. Развитие клещей происходит с метаморфозом: из яйца выходит *личинка*, она превращается в *нимфу*, за которой следует стадия взрослого животного — *имаго*. Обычно в цикле развития происходит смена нескольких хозяев (насосавшись крови, многие клещи покидают хозяина и, претерпев линьку, нападают вновь). Весь период развития от яйца до половозрелой особи у разных видов клещей может длиться от полугода до нескольких лет. Сохраняя вирусы, рикетсии, бактерии в своем организме в течение ряда лет и передавая их потомству, клещи играют роль не только переносчиков, но и резервуаров, хранителей возбудителей инфекций в природе.

Многочисленные почвенные клещи потребляют гниющие вещества почвы. Некоторые виды питаются продовольственными продуктами. Среди клещей встречаются паразиты растений, животных и человека. Многие виды являются переносчиками возбудителей различных заболеваний. Таежный клещ, собачий клещ, пастбищные клещи (семейство Иксодовые) являются эктопаразитами животных и человека и переносчиками возбудите-

лей заболеваний: таежного энцефалита, сыпного тифа, туляремии и др.

Поселковый клещ (семейство Аргасовые) является переносчиком возбудителя клещевого возвратного тифа. К семейству Акариформные относится *чесоточный клещ*, возбудитель заразной болезни — *чесотки*. Это внутрикожный паразит, обитающий в эпидермисе кожи человека, собак, свиней и других животных. Самки прогрызают ходы в роговом слое, здесь они откладывают яйца, где и происходит дальнейшее развитие клеща. Появляются множественные расчесы, ночной зуд. Человек заражается при прямом контакте с больным через рукопожатие, общую постель, одежду и др., а также от животных. К этому же семейству относятся клещи — вредители пищевых продуктов — амбарный, мучной. С мучной пылью они могут попасть в дыхательные пути человека, вызвать их катар или приступы бронхиальной астмы.

Борьбу с клещами проводят с помощью ядохимикатов, а также соблюдением личной профилактики (защитные комбинезоны, отпугивающие препараты и др.).

29.4. Класс Насекомые

Насекомые — самый многочисленный класс типа членистоногих. Он насчитывает более 1 млн. представителей. Для насекомых характерно четкое разделение тела на *голову*, *грудь* и *брюшко*.

Голова состоит из четырех слившихся сегментов, несущих соответственно четыре пары придатков, которые представляют собой видоизмененные передние конечности. Первая пара — *усики*, или *саяжи*, — органы обоняния и осязания. Вторая — верхние челюсти — *мандибулы*, третья и четвертая пары — нижние челюсти — *максиллы*. Ротовой аппарат насекомых образован верхней губой (кожная складка покровов головы), парой верхних челюстей, парой нижних челюстей и нижней губой, которая образована путем слияния второй пары нижних челюстей. В соответствии с разнообразием способов питания ротовые аппараты разных групп насекомых значительно отличаются по строению. Они могут быть грызущего, грызуще-сосущего, лижущего, колюще-сосущего, сосущего типа. Однако все это многообразие — результат изменения одного исходного типа — *грызущего ротового аппарата*.

Грудь состоит из трех сегментов, несущих три пары членистых ходильных конечностей. В зависимости от способа передвижения различают бегательный, прыгательный, роющий и другие типы конечностей. Многообразие в строении ротового аппарата и конечностей можно отнести к многочисленным идиоадаптациям, обеспечивающим наряду с другими факторами биологический

прогресс насекомых. Кроме конечностей 2-й и 3-й сегменты груди большинства насекомых имеют по паре крыльев. Крылья развиваются из выпячиваний покровов тела. В жилки крыльев заходят нервы, трахеи и гемолимфа.

Брюшко состоит из 4 — 11 сегментов. Конечности на брюшке отсутствуют. Только у некоторых видов иногда сохраняются видоизмененные остатки конечностей, например в виде яйцеклада или вилочек на конце брюшка, которые помогают делать прыжки.

Покровы насекомых образованы однослойным эпителием — гиподермой и выделяемой ею хитинизированной кутикулой. Кожа богата различными железами (пахучими, воскоотделительными), выростами в виде шипиков, щетинок или волосков.

Мышечная система отличается высокой степенью сложности и специализацией отдельных элементов.

Пищеварительная система начинается ротовой полостью, куда открываются протоки слюнных или прядильных желез, как у гусениц бабочек. Передняя кишка дифференцирована на глотку и пищевод, который часто имеет расширение — зоб. У некоторых насекомых существует жевательный желудок. В средней кишке находятся многочисленные складки, которые, по-видимому, гомологичны печени других членистоногих. Задняя кишка, кроме функции удаления остатков пищеварения, принимает участие в выделении продуктов обмена.

Основную функцию выделительной системы осуществляют мальпигиевы сосуды — длинные тонкие трубочки, которые слепозамкнутым концом лежат в полости тела, а другим — впадают в кишечник на границе средней и задней его частей. Кроме того, продукты обмена откладываются в жировом теле. Отсюда они никогда не выводятся, поэтому жировое тело является "почкой накопления". Помимо выделительной функции жировое тело содержит питательные вещества, которые расходуются в период метаморфоза (рис.29.4).

Органы дыхания насекомых представлены системой трубочек — трахей. Они пронизывают все тело и поставляют кислород непосредственно к клеткам. Трахеи возникают у зародыша, как выпячивание эктодермы, имеют хитиновую выстилку, препятствующую спадению стенок. По бокам тела находится до 10 пар дыхалец (стигм), ведущих в каналы, от которых и берут начало трахеи. У малоактивных насекомых в условиях повышенной влажности поступление кислорода в систему трахей осуществляется за счет диффузии. Пониженная влажность среды и активизация поведения животных приводят к появлению специальных дыхательных движений (сокращение и расслабление брюшка). У многих личинок, живущих в воде, трахеи замкнуты. Кислород диффундирует через трахейные жабры.

В связи с развитием трахей незамкнутая кровеносная система упрощена, гемолимфа почти не принимает участия в обмене газов,

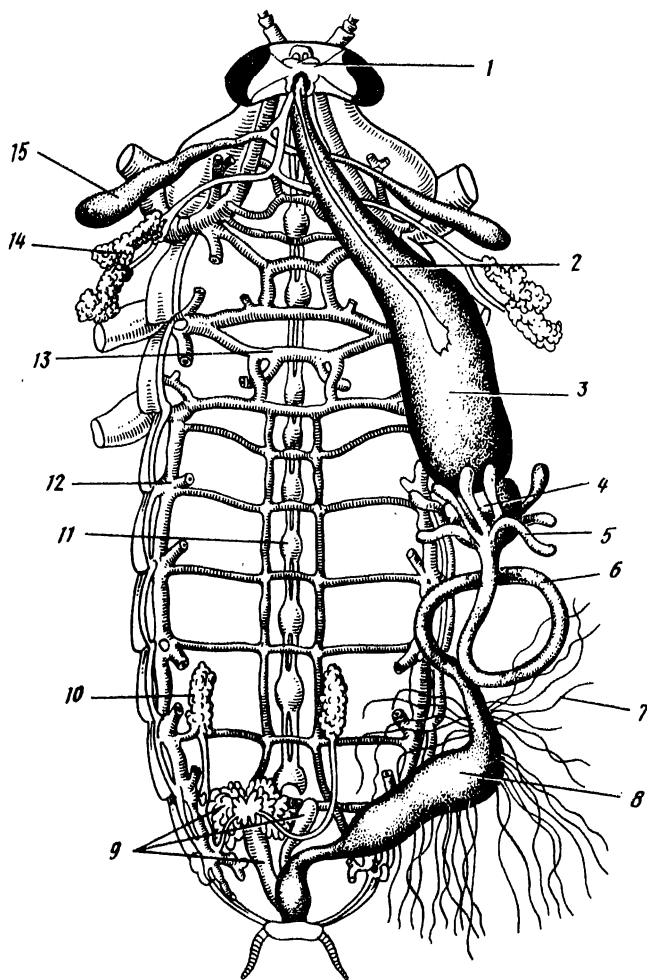


Рис. 29.4. Строение черного таракана:

1 — головной мозг, 2 — симпатический нерв, 3 — зуб, 4 — жевательный желудок, 5 — пилорические отростки, 6 — средняя кишка, 7 — мальпигиевы трубочки, 8 — задняя кишка, 9 — придаточные железы, 10 — семенники, 11 — брюшная нервная цепочка, 12, 13 — трахейная система, 14 — слюнная железа, 15 — резервуар слюнной железы

а разносит к тканям тела питательные вещества и гормоны. Кровь попадает в сердце из полости тела через парные боковые отверстия с клапанами. Из сердца кровь движется по аорте и через ее концевое отверстие попадает в полость тела, омывая все органы.

Нервная система насекомых представлена головным мозгом, подглоточным ганглием и сегментарными ганглиями брюшной нервной цепочки. Головной мозг состоит из переднего, среднего и заднего отделов. В переднем мозге располагаются грибовидные тела, которые особенно развиты у насекомых со сложным общественным поведением (пчел, муравьев).

Развитие насекомых характеризуется большой сложностью. Они являются раздельнополыми животными с выраженным половым диморфизмом. Постэмбриональное развитие осуществляется с полным или неполным превращением. В первом случае (бабочки, жуки, пчелы, мухи и др.) из яйца выходит *личинка*, значительно отличающаяся по строению и образу жизни от взрослой особи. Она интенсивно питается и растет и после нескольких линек превращается в неподвижную *куколку*. Под покровом куколки происходит перестройка органов и тканей личинки, заканчивающаяся выходом взрослого насекомого — *имаго*. При неполном превращении (саранча, кузнечики, тараканы и др.) личинка по строению в основном похожа на взрослое насекомое, но отличается от него малыми размерами, недоразвитием крыльев и половой системы. Личинка растет, периодически линяет и превращается во взрослое насекомое.

Отряды насекомых с неполным превращением. Отряд Прямокрылые — кузнечики, сверчки, саранча, медведки и др. Характерно наличие усиков и длинных жестких передних крыльев. Задние крылья тонкие, складывающиеся веером. Задние ноги прыгательного типа. Ротовой аппарат грызущего типа. Многочисленные стада перелетной саранчи уничтожают в местах своего появления все растения.

Отряд Полужесткокрылые, или Клопы, — передние крылья толстые и жесткие у основания, их концы и задние крылья тонкие. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Характерно наличие особых пахучих желез. Клопы-черепашки — вредители злаков; крестоцветные клопы — вредители огородных культур; постельный клоп — обитатель жилищ человека (питается кровью человека и животных, крылья редуцированы).

Отряд Таракановые — черный таракан, рыжий, или прусак, обитают в жилищах человека. Имеют уплощенное тело; передние крылья кожистые, задние — тонкие, перепончатые; ротовые органы грызущие. Являются механическими переносчиками многих инфекционных заболеваний и яиц паразитических червей.

Отряд Вши — мелкие бескрылые насекомые с плоским телом и цепкими лапками. Ротовые органы колюще-сосущего своеобразного типа. Головная вошь вызывает *педикулез*, характеризующийся появлением зуда, расчесов и колтуна (склеивание волос). Кроме того, головная вошь — переносчик возвратного тифа. Платяная

вошь — переносчик возвратного и сыпного тифа. Лобковая вошь является эктопаразитом и вызывает чесотку.

Отряд Равнокрылые (тли, цикады и др.) характеризуются двумя парами тонких с небольшим числом жилок крыльев. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Многие виды — вредители сельскохозяйственных растений.

Отряды насекомых с полным превращением. Отряд Жесткокрылые, или Жуки, наиболее богат видами насекомых. Первая пара крыльев превратилась в надкрылья (твердые хитиновые пластинки). Ротовые органы грызущего типа. Среди жуков много полезных видов, например жужелицы или божьи коровки питаются тлями и другими вредными насекомыми. Жуки-навозники используют фекалии животных для питания и вскармливания личинок. Жуки-мертвоеды утилизируют трупы животных. Майский жук — вредитель корневых систем растений. Колорадский жук обладает большой плодовитостью, опасный вредитель картофеля. В лесах большой вред наносят жуки-короеды.

Отряд Чешуекрылые, или Бабочки, характеризуются двумя парами крыльев с разнообразной окраской, которая зависит от расположения хитиновых чешуек. Ротовые органы преобразованы в гибкий хоботок. Им бабочки сосут нектар цветков. Личинки многих бабочек — *гусеницы* — имеют червеобразную форму. Личинки комнатной моли портят меховые и шерстяные вещи. В садах яблоневая плодожорка откладывает яйца в развивающиеся плоды. Гусеница капустной белянки питается листьями растений. Различные виды шелкопрядов — вредители деревьев. Однако тутовый шелкопряд используется человеком для получения шелка. Гусеницы шелкопряда выделяют особое вещество, которое быстро затвердевает на воздухе и превращается в шелковую нить.

Отряд Блохи включает паразитов большинства позвоночных животных. Многие виды могут переходить с животных на человека, например кошачьи, собачьи, крысиные блохи и блохи некоторых других грызунов. Паразитирование на человеке вызывает образование зудящих пятен, местами воспаление или появление сыпи. Блохи — переносчики возбудителей чумы и эндемического сыпного тифа.

К отряду Двукрылые относят мух, комаров, оводов, слепней, москитов, мошек. *Мухи* являются механическими переносчиками цист простейших, яиц гельминтов и возбудителей кишечных инфекций. Некоторые мухи — кровососы — могут передавать возбудителей туляремии, сибирской язвы и других заболеваний. *Комары* — переносчики различных видов малярии, энцефалита, желтой лихорадки; являются промежуточными хозяевами гельминтов тропических стран. *Москиты* — переносчики лейшманий, некоторых лихорадок. *Мошки* и *мокрецы* вызывают

дерматиты, характеризующиеся появлением сыпи с нестерпимым зудом, расчесами и другими изменениями кожи. *Слепни* могут быть переносчиками возбудителей сибирской язвы и туляремии; их укусы очень болезненны.

К отряду Перепончатокрылые относятся и вредители, и полезные для человека виды. Особенно велико значение медоносной пчелы. Шмели — опылители растений, муравьи уничтожают насекомых-вредителей леса, наездники откладывают яйца в личинках других насекомых, вызывая в итоге их гибель.

Ключевые слова и понятия

Акрон	равнокрылые
Антеннальные и коксальные железы	таракановые
Антеннулы	чешуекрылые
Антенны	Неполное превращение
Гемолимфа	Нимфа
Гепатопанкреас	Омматииды
Гетерономная сегментация	Паукообразные:
Гиподермальный эпителий	клещи
Жабры	пауки
Жвалы	скорпионы
Имаго	Полное превращение
Куколка	Педипальпы
Легкие	Поперечно-полосатая мускулатура
Личинка	Протоподит
Максиллы	Ракообразные
Миксоцель	Трансмиссивные заболевания
Насекомые:	Трахеи
блохи	Хелицеры
вши	Хитинизированная кутикула
двукрылые	Членистые конечности
жесткокрылые	Экзоподит
перепончатокрылые	Экзоскелет
полужесткокрылые	Эндоподит
прямокрылые	

Проверьте себя

- Какие признаки характерны для классов Ракообразные (1), Паукообразные (2), Насекомые (3)?
 - Голова, грудь, брюшко; б) головогрудь, брюшко; в) органы дыхания — легочные мешки; г) органы дыхания — жабры; д) органы дыхания — трахеи; е) 4 пары ходильных ног; ж) 3 пары ног; з) количество ног больше 4; и) выделительная система — мальпигиевы сосуды; к) выделительная система — антеннальные железы; л) выделительная система — коксальные железы.
- Каково медицинское значение циклопов (1), таежного клеща (2), скорпиона (3), каракурта (4), головной вши (5), мух и тараканов (6), комаров (7)?
 - Механические переносчики яиц гельминтов, цист простейших, микробов; б) промежуточный хозяин ришты; в) переносчик энцефалита; г) укус вызывает боль, воспаление, отек, иногда смерть; д) промежуточный хозяин широкого лентеца; е) укус вызывает боль в суставах, рвоту, нарушение работы сердца, обычно смерть; ж) переносчик возвратного тифа; з) переносчик малярии, желтой лихорадки, энцефалита; и) возбудитель педикулеза.

ТИП МОЛЛЮСКИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) раковина, мантия, мантийная полость, верхний и нижний сифоны, туловище, нога;
 - б) целом, паренхима, незамкнутая кровеносная система, сердце, одно-два предсердия, желудочек, кожные жабры, легкие;
 - в) терка, глотка, слюнные железы, роговые челюсти, пищевод, зуб, печень, желудок, кишка;
 - г) почки, видоизмененные метанефридии;
 - в) ганглии, окологлоточное кольцо, диффузно-узловой тип нервной системы;
 - г) половое размножение, наружное оплодотворение, оплодотворение в мантийной полости, личинки.
2. Представлять различия в строении брюхоногих и двусторчатых моллюсков.
3. Объяснить, какие признаки отличают моллюсков от кольчатых червей.
4. Представлять значение моллюсков в природе и в жизни человека.

Моллюски образуют своеобразный тип, насчитывающий около 130 тыс. видов. Обитатели водоемов, некоторые виды живут на суше. Это трехслойные, двусторонне-симметричные животные, ведущие малоподвижный образ жизни. У некоторых моллюсков вследствие своеобразного смещения органов двусторонняя симметрия нередко искажается.

Тело моллюсков несегментированное и состоит обычно из головы, туловища и ноги. На поверхности тела образуется особая кожная складка — мантия. Клетки мантии выделяют известковую раковину, которая частично или целиком покрывает моллюска. Раковина выполняет защитную функцию и роль наружного скелета; обычно она состоит из трех слоев: наружного — органического, среднего — известкового, внутреннего — перламутрового, или фарфоровидного.

Между мантией и телом находится мантийная полость, которая сообщается с внешней средой. В полости располагаются жабры и открываются отверстие задней кишки, протоки почек и половых желез. Здесь же имеются некоторые органы чувств.

Промежутки между органами заполнены паренхимой. Остатки вторичной полости сохраняются около сердца и половых желез.

Для моллюсков характерно отсутствие кожно-мускульного мешка, типичного для всех червей. Вместо него появляются специализированные мышцы ноги и замыкатели раковины.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишок. Обычно (кроме двусторчатых) в ротовую полость

со дна глотки высовывается терка — пластинка с роговыми зубчиками, которая служит для перетирания пищи. В глотку открываются протоки слюнных желез. В среднюю кишку впадают протоки печени.

Кровеносная система незамкнутая. В околосердечной сумке имеется сердце, состоящее из желудочка и одного или двух предсердий. От желудочка отходят сосуды, образующие ответвления, по которым кровь изливается в полости (лакуны), а затем поступает по венозным сосудам к жабрам или легким. Окисленная кровь по сосудам возвращается в сердце.

Органами дыхания у большинства водных моллюсков служат жабры, видоизмененные участки мантии. Они имеют вид лепестков и помещаются в мантийной полости. Наземные или вторичноводные виды дышат легкими, также представляющими участки стенки мантийной полости, богато снабженные кровеносными сосудами.

Органы выделения — почки — образованы видоизмененными метанефридиями. Каналец каждой почки начинается воронкой в околосердечной сумке, а другим концом открывается в мантийную полость.

Нервная система моллюсков состоит из нервных узлов, находящихся в разных частях тела и соединенных между собой нервными стволами (диффузно-узловой тип).

Органы чувств представлены органами зрения — глазами, обоняния, равновесия и химического чувства.

Размножаются моллюски только половым путем. Большинство из них раздельнополые, у гермафродитных форм (легочные моллюски) оплодотворение перекрестное. Из яйца выходит личинка — трохофора, которая по строению очень похожа на личинку кольчатых червей. У некоторых видов из этой личинки или минуя ее образуется другая личиночная стадия — велигер, из которой развивается взрослая форма. Среди моллюсков также встречается прямое развитие (многие наземные и пресноводные брюхоногие, головоногие). Из яйца выходит маленький моллюск, похожий на взрослого.

Моллюски произошли от кольчатых червей. Наиболее распространенными классами являются *Брюхоногие*, *Двустворчатые*, *Головоногие*.

30.1. Класс Брюхоногие

Брюхоногие обитают в морских и пресных водоемах, многие живут на суше. Характерной чертой является асимметричность строения, обусловленная редукцией органов правой и преимущественным развитием органов левой стороны.

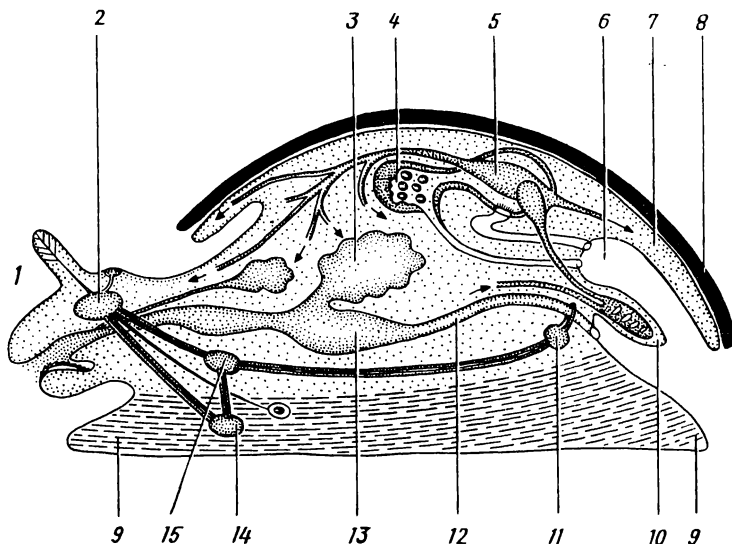


Рис.30.1. Строение брюхоногого моллюска:

1 — голова, 2, 11, 14, 15 — ганглии, 3 — печень, 4 — половая железа, 5 — сердце, 6 — мантийная полость, 7 — мантия, 8 — раковина, 9 — нога, 10 — жабры, 12 — задняя кишка, 13 — желудок

Раковина и соответственно ей тело брюхоногих спирально закручены. У некоторых видов раковина имеет вид конического колпачка, например у морского блюдечка, или сильно редуцирована — в виде пластинки, как у огородного слизня.

Тело четко делится на голову, туловище и ногу. На голове располагаются щупальца и глаза. Орган передвижения — нога — может иметь различную форму: у плавающих форм превращается в плавник или широкие лопасти, у ползающих — в плоскую подошву (рис.30.1).

Для пищеварительной системы этих моллюсков характерно наличие в глотке особого образования — терки. У некоторых видов имеются челюсти — роговые утолщения кутикулы.

Органы дыхания у большинства видов — жабры или легкие у наземных и вторичноводных прудовиков.

Среди брюхоногих встречаются раздельнополые формы и гермафродиты. Практическое значение представителей этого класса довольно велико. Многие виды съедобны и используются в качестве пищи для человека, например виноградная улитка, морское блюдце и др. Голые слизни — вредители огородных и диких растений. Многие виды являются промежуточными хозяевами для различных сосальщиков.

30.2. Класс Двустворчатые

Двустворчатые ведут малоподвижный образ жизни; в основном это обитатели морских водоемов.

В связи с редукцией головы тело состоит из туловища и ноги. Раковина представлена двумя створками, соединенными на спинной стороне эластической связкой и мускулами-замыкателями, которые притягивают створки друг к другу. У беззубки, перловицы и некоторых других видов мантия образует по бокам складки, которые по краям раковины смыкаются, но остаются свободными только на заднем конце тела в двух местах, образуя в результате два сифона (рис.30.2). Через нижний сифон входит вода, через верхний — выходит. Мантия раздвигается также в том месте, где высовывается нога, при этом плотно к ней прилегая.

Нога имеет клиновидную форму и снабжена мощной мускулатурой. Передвигаются двустворчатые очень медленно, обычно выдвинув ногу и затем подтягивая к ней все тело. Устрицы совсем не имеют ноги, а у других видов она очень короткая. Это связано с отсутствием движений или с очень ограниченным перемещением.

Пищеварительная система двустворчатых имеет более простое строение: отсутствуют глотка, радула и слюнные железы. Рот расположен под основанием ноги. От него отходит пищевод, открывающийся в желудок. Средняя кишка делает несколько изгибов в основании ноги, затем переходит в заднюю кишку,

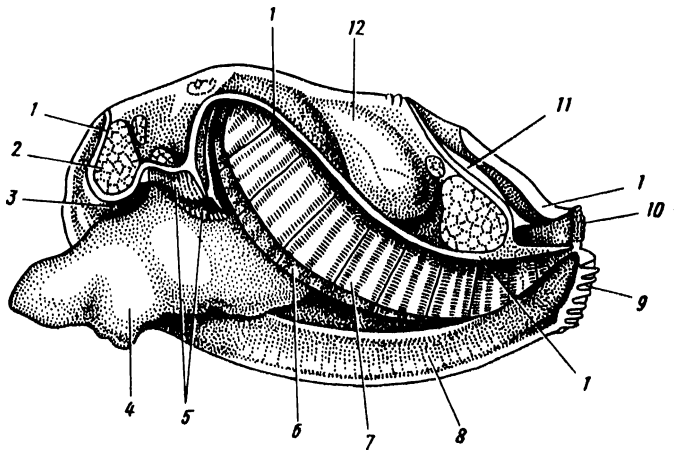


Рис.30.2. Строение двустворчатого моллюска:

- 1 — линия, по которой обрезана мантия, 2 — мускул-замыкатель, 3 — рот, 4 — нога, 5 — ротовые лопасти, 6,7 — жабры, 8 — мантия, 9 — вводный сифон, 10 — выводной сифон, 11 — задняя кишка, 12 — перикардий

которая заканчивается порошицей. Печень имеет крупные размеры и со всех сторон окружает желудок.

Дыхательная система представлена жабрами, расположенными по бокам тела в виде решетчатых пластинок. Внутренняя сторона мантии и жабры покрыты ресничками, колебания которых создают ток воды.

Нервная система двустворчатых отличается более простым строением. Развита только три пары ганглиев — около пищевода, в ноге и под задним мускулом — замыкателем раковины.

Развитие двустворчатых проходит личиночную стадию. Большинство из них раздельнополы. У беззубки и многих пресноводных форм оплодотворение происходит в мантийной полости. Яйца откладываются внутрь жабр. Здесь развиваются двустворчатые личинки — глохидии. Они прикрепляются к рыбе, питаются за ее счет, а после превращения в моллюска покидают ее и опускаются на дно.

Велико значение двустворчатых моллюсков. Многие виды употребляются как продукты питания — устрицы, мидии, гребешки. Раковины пресноводной перловицы, морской жемчужницы используют для добычи жемчуга. Существуют и вредные представители двустворчатых: дрейссена, размножаясь в большом количестве, нарушает нормальную работу гидротехнических сооружений, корабельный червь разрушает деревянные днища судов, сваи.

Ключевые слова и понятия

Брюхоногие	Легкие
Велигер	Мантийная полость
Видоизмененные метанефридии	Мантия
Глохидии	Паренхима
Головоногие	Почки
Двустворчатые	Раковина
Жабры	Сердце
Кожные жабры	Терка
Лакуны	Трохофора

Проверьте себя

1. Какие особенности строения характерны для типа Моллюски ?
а) Кожно-мускульный мешок; б) раковина; в) кутикула; г) мантия; д) жабры; е) трахеи; ж) незамкнутая кровеносная система; з) миксоцель; и) целом; к) пароподии; л) мускулистая нога; м) паренхима; н) нервная система лестничного типа; о) нервная система диффузно-узлового типа.
2. Соотнесите признаки к соответствующим им моллюскам (1 — класс Брюхоногие, 2 — класс Двустворчатые):
а) раковина в виде пластинки или закручена; б) раковина из двух пластинок; в) голова, туловище и нога; г) тело состоит из туловища и ноги; д) наличие радулы; е) отсутствие глотки и слюнных желез; ж) асимметричное строение; з) наличие двух сифонов.
3. Соотнесите классы (Брюхоногие — 1, Двустворчатые — 2) и отдельных представителей:
а) виноградная улитка; б) голый слизень; в) устрицы; г) перловица; д) морская жемчужница; е) мидии; ж) гребешки.

ТИП ХОРДОВЫЕ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) хорда, хрящевые, костные позвонки, парные конечности;
 - б) эктодерма, нервная трубка, невроцель, глазки Гессе, обонятельная ямка, центральный и периферический отделы нервной системы;
 - в) энтодерма, пищеварительная трубка, жаберные щели, легкие;
 - г) замкнутая кровеносная система, брюшная аорта, сердце, круги кровообращения;
 - д) целом, нефридии, нефростом, соленоциты, типы почек позвоночных;
 - е) беспозвоночные, позвоночные, анангии, амниоты.
2. Объяснить план строения хордовых.
3. Представлять, какие особенности строения бесчерепных указывают на их связь с беспозвоночными животными.
4. Дать характеристику позвоночных.
5. Представлять пути эволюции позвоночных животных.

31.1. Общая характеристика

Тип Хордовые включает около 43 тыс. видов животных, заселяющих самые разнообразные участки нашей планеты. Сюда относят организмы с различным уровнем организации, имеющие неодинаковые размеры тела и внешний вид. Однако, несмотря на это многообразие, хордовые имеют общие черты строения, которые заключаются в наличии определенных органов и их расположении (рис.31.1).

1. Внутренний осевой скелет — хорда. Она образуется из энтодермы и имеет вид упругого стержня, расположенного вдоль тела. У бесчерепных хорда сохраняется в течение всей жизни, а

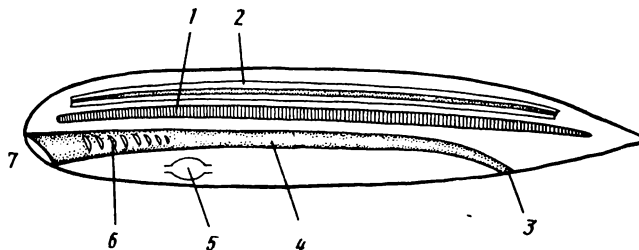


Рис.31.1. Общая схема строения хордового животного:

1 — хорда, 2 — нервная трубка, 3 — анус, 4 — пищеварительная трубка, 5 — сердце, 6 — жаберные щели, 7 — рот

у позвоночных — существует только в эмбриональном периоде, заменяясь впоследствии хрящевым или костным позвоночником.

2. Центральная нервная система имеет вид трубки с узким каналом внутри — невроцелем. Она расположена на спинной стороне тела над хордой. У позвоночных из переднего отдела нервной трубки формируется головной мозг, тогда как остальная ее часть формирует спинной мозг.

3. Пищеварительная трубка располагается под хордой. Передний (глоточный) ее отдел сообщается с внешней средой двумя рядами жаберных щелей, сохраняющихся на протяжении всей жизни только у водных животных. У остальных видов они имеются только в эмбриогенезе. Органы дыхания наземных форм — легкие — развиваются из выпячивания задней части глотки.

4. Представители этого типа имеют замкнутую кровеносную систему. Важнейшие артериальные сосуды или сердце располагаются на брюшной стороне тела, под пищеварительной трубкой.

Помимо этих типичных признаков хордовым свойствен ряд черт, встречающихся и у других животных: вторичноротость, трехслойность, двусторонняя симметрия, метамерное расположение многих органов, наличие вторичной полости тела.

Хордовые произошли от гипотетического свободно плавающего, двусторонне-симметричного животного. Эта группа древних форм, по-видимому, дала начало двум ветвям эволюции. Одна ветвь сохранила и совершенствовала свободный образ жизни и привела к развитию позвоночных животных. Другая — пошла по пути приспособления к малоподвижному образу жизни. От нее произошли низшие хордовые. К типу Хордовые относят *подтип Бесчерепные* и *подтип Позвоночные*.

31.2. Подтип Бесчерепные

Бесчерепные — немногочисленная группа морских низших хордовых, у которых основные признаки типа сохраняются в течение всей жизни. К ним относят класс Ланцетники.

Ланцетник — небольшое животное до 8 см длиной, с узким, уплощенным с боков телом. Обитает на мелководье морей. На спинной стороне тянется плавник, который переходит в хвостовой, имеющий ланцетовидную форму. Кожа ланцетника состоит из однослойного эпидермиса и соединительнотканной дермы. В эпидермисе имеются одноклеточные слизистые железы. Скелет представлен хордой, которая сохраняется в течение всей жизни и не дифференцируется на отделы. Мышцы имеют вид двух продольных тяжей, лежащих в основном на спинной стороне тела. Тяжи разделены перегородками — миосептами — на отдельные части — миомеры.

Нервная система представлена нервной трубкой с невроцелем. Периферический отдел нервной системы состоит из нервов, отходящих от нервной трубки.

Органы чувств представлены глазками Гессе, расположенными в области невроцеля, и обонятельными ямками.

Пищеварительная система мало дифференцирована и тесно связана с дыхательной. Пищевые частицы и кислород вместе с током воды попадают через рот в глотку, стенки которой имеют около 100 пар жаберных щелей, открывающихся в околожаберную (атриальную) полость. Последняя образована в результате сращения расположенных по бокам тела метаплевральных складок. Околожаберная полость сообщается с внешней средой посредством отверстия — атриопора, расположенного ближе к заднему концу тела, через который вода выводится наружу. Пищевые частички оседают на специальном желобке — эндостиле, находящемся на брюшной стороне глотки. Колебаниями ресничек клеток эндостила пища продвигается из глотки в короткую кишку с печеночным выростом, выполняющим функцию пищеварительной железы. Заканчивается пищеварительный тракт анальным отверстием.

Кровеносная система ланцетника состоит из одного круга кровообращения. Роль сердца выполняет брюшная аорта. В нее поступает венозная кровь, собирающаяся от органов тела. Стенки аорты сокращаются и продвигают венозную кровь в приносящие жаберные артерии. Здесь кровь окисляется и далее поступает в спинную аорту и затем к органам. Венозная система складывается из подкишечной вены, которая образует воротную систему в печеночном выросте. Из последнего выходит печеночная вена. Она и парные (передние и задние) кардинальные вены, собирающие венозную кровь, впадают в кювьеровы протоки, которые поступают в брюшную аорту.

Выделительная система образована многочисленными нефридиями, располагающимися в жаберной области. Нефридии имеют вид короткой трубки, начинающейся в полости целома. На одном конце нефридия находятся отверстия — нефростомы — с особыми булабовидными клетками — соленоцитами, другой конец сообщается с околожаберной полостью. Продукты распада из кровеносной системы поступают в целом, затем проникают в соленоциты, а из них в трубку нефридия и далее в атриальную полость.

Ланцетники — раздельнополые животные. Половые железы имеют вид парных округлых выпячиваний на стенке тела, в околожаберной полости. При созревании половых клеток стенки железы разрываются и с током воды сперматозоиды и яйцеклетки выводятся через атриопор в окружающую среду. Здесь происходят оплодотворение и дальнейшее развитие. Из оплодотворенного яйца развивается личинка, которая активно плавает в толще воды, питается и постепенно превращается во взрослую особь.

31.3. Общая характеристика подтипа Позвоночные

Позвоночные характеризуются активным образом жизни и высоким уровнем организации основных систем органов: образованием головного мозга, формированием хрящевого и костного внутреннего скелета (возникновением черепа, челюстного аппарата и парных конечностей), появлением сердца, легких, сложно устроенных почек.

Позвоночные подразделяются на две группы: первичноводные — анамнии, первичноназемные — амниоты. К анамниям относят рыб и земноводных, развитие которых происходит в водной среде. Яйцеклетки и зародыши лишены защитных оболочек. У амниот (пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие) развитие зародышей происходит на суше, поэтому характерно формирование яйцевых и зародышевых оболочек.

Кожные покровы позвоночных имеют двуслойное строение. Многослойный эпидермис включает различные производные: чешую, перья, волосы, когти, рога, копыта, железы (сальные, потовые). Внутренний слой — соединительнотканная дерма — составляет основную, наиболее прочную часть кожи, здесь находятся кровеносные сосуды и нервные окончания.

Скелет позвоночных проходит в своем развитии три стадии: соединительнотканную, хрящевую и костную. В эмбриональном периоде осевой скелет первоначально образован хордой, окруженной соединительнотканной оболочкой, из которой затем формируются хрящевые или костные позвонки. Различают осевой скелет (позвоночный столб и мозговой череп), висцеральный скелет (жаберные дуги и их производные — челюсти и др.) и скелет конечностей и их поясов.

Мышечная система подразделяется на соматический и висцеральный отделы. К соматическому отделу относят все скелетные мышцы, имеющие поперечно-полосатое строение, к висцеральному — гладкие мышцы, которые входят в состав внутренних органов. У низших позвоночных мышцы имеют четкое сегментарное строение, у высших — сегментарность нарушается и проявляется только частично: в расположении мышц позвоночника, межреберных и некоторых мышц брюшного пресса.

Пищеварительная система позвоночных дифференцируется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкий и толстый отделы кишечника. Развиты пищеварительные железы: печень и поджелудочная железа, образующиеся за счет выпячивания стенки кишки в эмбриональном периоде.

Органы дыхания представлены в виде жабр или легких, которые развиваются из стенок глотки.

Кровеносная система позвоночных замкнута, состоит из сердца (в зависимости от уровня организации имеет разное число камер) и сосудов: артерий, капилляров и вен. У круглоротых,

рыб и личинок земноводных один круг кровообращения и двухкамерное сердце с венозной кровью, которая направляется к жабрам. У земноводных появляется легочный круг кровообращения, трехкамерное сердце, в котором происходит частичное смешение артериальной и венозной крови. У птиц и млекопитающих сердце четырехкамерное, одна дуга аорты, что обеспечивает полное разделение артериального и венозного кровотока.

Кровь позвоночных состоит из плазмы и форменных элементов. Наряду с кровеносной системой имеется связанная с ней лимфатическая система.

Нервная система позвоночных анатомически подразделяется на *центральную* (головной и спинной мозг) и *периферическую* (ганглии, нервы и нервные окончания). Головной мозг закладывается в виде расширений переднего отдела нервной трубки — переднего, среднего и заднего мозговых пузырей. В дальнейшем передний и задний пузыри разделяются повторно, образуя пять отделов головного мозга: передний, промежуточный, средний, задний и продолговатый. Функционально выделяют *соматическую* и *вегетативную* нервную систему.

Органы чувств — зрения, слуха, обоняния, осязания, вкуса, а у первичноводных — органы боковой линии — хорошо развиты.

Выделительная система представлена парными почками. Строение почек и протекающие в них процессы отличаются у представителей разных групп животных и изменяются в процессе онтогенеза. У рыб и амфибий в зародышевом состоянии работает головная почка, или предпочка. Выделительные каналы предпочки открываются воронками (нефростомами) в полость тела. Вблизи воронок находятся сосудистые клубочки, из которых продукты диссимиляции попадают путем фильтрации в полость тела, а затем в нефростом. Другой конец канала впадает в общий выводной проток.

На смену предпочке (в ходе эмбрионального развития) развивается туловищная, или первичная, почка. Она функционирует у взрослых форм рыб и земноводных. Ее выделительные каналы почти полностью теряют связь с полостью тела. Сосудистые клубочки располагаются в особых выпячиваниях выделительных канальцев — боуменовых капсулах. Поэтому продукты выделения, минуя полость тела, сразу попадают в выделительные каналы. У пресмыкающихся, птиц, млекопитающих предпочка закладывается в эмбриогенезе. Затем она заменяется вторичной, или тазовой, почкой, которая будет функционировать во взрослом состоянии. Ее выделительные каналы не имеют воронок и начинаются мальпигиевым тельцем (боуменова капсула с сосудистым клубочком). Каналы удлиняются и дифференцируются на отделы.

Почти все позвоночные являются раздельнополыми животными. У них выражен половой диморфизм. Половые железы имеют парное строение. Развитие бывает прямое и непрямое.

Ключевые слова и понятия

Амниоты	Нефридии, соленоциты
Анамнии	Один или два круга кровообращения
Атриальная полость	Одноклеточные слизистые железы
Атриопор	Однослойный эпидермис
Бесчерепные	Осевой и висцеральный скелет черепа
Боуменова капсула	Печеночная вена
Брюшная аорта	Пищеварительная трубка
Воротная вена печеночного выроста	Плазма и форменные элементы крови
Глазки Гессе	Позвоночные
Дерма	Предпочка, первичная и вторичная почки
Жаберные щели	Сердце
Жабры, легкие	Скелет поясов и свободных конечностей
Зародышковые и яйцевые оболочки	Соматическая и висцеральная мускулатура
Кардинальные вены	Хорда
Кутикула	Хрящевой и костный скелет
Ланцетники	Центральный и периферический отделы нервной системы
Лимфа	Эндостиль
Метаплевральные складки	Эпидермис
Миосепты, миомеры	
Невроцель	
Нервная трубка	

Проверьте себя

1. Какие позвоночные относятся к анамниям (1) и амниотам (2)?
а) Рыбы; б) земноводные; в) пресмыкающиеся; г) птицы; д) млекопитающие.
2. Какие признаки характерны для анамний (1) и амниот (2)?
а) Яйцевые оболочки; б) жабры; в) легкие; г) развитие в воде; д) развитие на суше; е) зародышковые оболочки.
3. Какие признаки характерны для кожных покровов позвоночных?
а) Многослойный эпидермис; б) однослойный эпидермис; в) потовые и сальные железы; г) кутикула; д) роговые образования; е) слизистые железы; ж) дерма; з) волосной покров.
4. Какие компоненты скелета относятся к осевому отделу (1), висцеральному отделу (2), скелету непарных (3) и скелету парных (4) конечностей?
а) Позвоночный столб; б) череп; в) опорные жаберные дуги; г) слуховые косточки; д) гортанные хрящи; е) хрящевые или костные лучи; ж) пояса конечностей; з) скелет свободной конечности.
5. Какие особенности строения кровеносной системы характерны для рыб (1), земноводных (2), пресмыкающихся (3), птиц (4), млекопитающих (5)?
а) Двухкамерное сердце; б) два круга кровообращения; в) один круг кровообращения; г) трехкамерное сердце; д) четырехкамерное сердце.
6. Какие типы почек функционируют у взрослых рыб (1), земноводных (2), пресмыкающихся (3), птиц (4), млекопитающих (5)?
а) Предпочка; б) первичная, или туловищная почка; в) вторичная, или тазовая почка.

РЫБЫ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) многослойный эпидермис, дерма, плакоидная и костная чешуя, зубы, слизистые железы;
 - б) челюстной аппарат, жаберные дуги, осевой и висцеральный скелет, позвоночник, мозговой череп, ребра, скелет парных и непарных плавников;
 - в) удлинение и дифференцировка кишечника, челюсти, гомодонтная зубная система, активный захват пищи, глотка, пищевод, печень, тонкий и толстый отделы кишечника;
 - г) жаберные лепестки, жаберные крышки, жаберные дуги, плавательный пузырь, гидростатический аппарат;
 - д) двухкамерное сердце, один круг кровообращения, кардинальные вены, кьюьеровы протоки, венозный синус, луковица аорты, артериальный конус, четыре пары приносящих и выносящих жаберных артерий, воротные системы печени и почек;
 - е) первичные почки, выделительная и половая функции мочеточников, мочеполовое отверстие, выделительное отверстие, наружное оплодотворение, яйцеживорождение;
 - ж) головной и спинной мозг, зрительные бугры, гипофиз, эпифиз, зрительные доли, средний и продолговатый мозг;
 - з) обонятельные мешки, ноздри, обонятельный нерв, боковая линия, плоская роговица, шаровидный хрусталик, зрение на близком расстоянии, внутреннее ухо.
2. Представлять, какие признаки помогают рыбам вести активный образ жизни.
3. Описать особенности строения хрящевых и костных рыб.

32.1. Особенности строения

В настоящее время насчитывают около 20 тыс. видов рыб. Рыбы являются древними первичноводными позвоночными. В отличие от бесчерепных они ведут активный образ жизни. Особенности их строения связаны с водной средой. Для большинства рыб характерна веретеновидная, обтекаемая форма тела.

Покровы образованы многослойным эпидермисом и дермой. В эпидермисе располагаются одноклеточные слизистые железы. Снаружи кожа покрыта чешуей. Различают костную чешую, имеющую вид тонких, налегающих друг на друга пластинок, и плакоидную. Последняя состоит из костной пластинки, залегающей в собственно коже, и отходящего от этой пластинки зубца, являющегося производным эпидермиса. От плакоидной чешуи произошли все виды чешуи и зубы позвоночных.

Скелет рыб представлен скелетом головы, туловища, парных и непарных конечностей. *Череп* содержит мозговой и висцеральный отделы. В мозговом располагаются головной мозг и органы чувств.

Висцеральный скелет состоит из челюстной и подъязычной дуг, которые образуют челюстной аппарат рыб. Остальные жаберные дуги являются опорой для органов дыхания.

Позвоночник рыб делится на два отдела: туловищный и хвостовой. У хрящевых рыб он пожизненно остается хрящевым, у костных — скелет почти полностью окостеневает. Появление позвонков явилось крупным ароморфозом. Они придают прочность и гибкость скелету, являются защитой для спинного мозга. Тела позвонков вогнутые с обеих сторон. Между позвонками сохраняются остатки хорды. Над телами позвонков верхние дуги срастаются, образуя *спинномозговой канал*. От нижних дуг отходят поперечные отростки, к которым прикрепляются ребра, заканчивающиеся в теле рыб свободно.

Скелет парных плавников (грудных и брюшных) состоит из пояса и скелета свободной конечности. Различают плечевой и тазовый пояса. Пояс служит опорой для лучей плавников и лежит в корпусе тела. Он состоит из дуги или пластинки, которая находится в толще мышц.

Мышечная система рыб располагается сегментарно, но в отличие от ланцетника более разнообразна. Хорошо развиты мышцы челюстей, плавников, жаберных дуг.

Пищеварительная система характеризуется большей дифференцировкой на отделы и удлинением всего пищеварительного тракта. Появление челюстей и зубов обеспечивает активный захват и удержание добычи. Зубы рыб имеют одинаковое строение (гомодонтная зубная система) и сменяются в течение всей жизни. Ротовая полость ведет в глотку, далее следуют пищевод, желудок, тонкая кишка и толстая, заканчивающаяся анусом. Хорошо развита печень, имеется желчный пузырь. В брыжейке тонкой кишки располагается поджелудочная железа.

Органы дыхания рыб — жабры. На жаберных дугах располагаются жаберные лепестки. Их свободные концы сообщаются с жаберной полостью, которая снаружи покрыта жаберной крышкой. В жаберных лепестках находится большое количество капилляров, так что поверхность окисления крови во много раз возрастает. У некоторых костных рыб, живущих в илистых водоемах, где имеется недостаток кислорода, дополнительным органом дыхания может служить кожа. Иногда рыбы захватывают атмосферный кислород ртом. Кроме того, плавательный пузырь может выполнять функцию дыхания. Он представляет собой вырост пищевода, заполненный газами. У двоякодышащих и кистеперых рыб плавательный пузырь имеет ячеистое строение и, по существу, функционирует как легкие. Помимо дыхания этот орган выполняет гидростатическую функцию. Регулируя содержание газов, рыба может изменять плотность тела и тем самым влиять на свою плавучесть.

Кровеносная система отличается тем, что в отличие от бесчерепных у рыб появляется *сердце*. Оно состоит из предсердия и желудочка. В сердце находится венозная кровь. Последняя собирается от органов тела в передние и задние кардинальные вены, которые сливаются в кювьеровы протоки. Они впадают в расширение около предсердия — *венозный синус*. Далее кровь поступает в *предсердие* и *желудочек*, от которого отходит брюшная аорта. Ее начальный отдел у многих рыб имеет вздутие — *луковицу аорты*.

От брюшной аорты отходит четыре пары приносящих жаберных артерий. Они несут венозную кровь к жабрам, где происходит ее окисление. Окисленная кровь собирается в четыре пары выносящих жаберных артерий, которые образуют корни спинной аорты. Спереди корни переходят в сонные артерии, доставляющие артериальную кровь к голове. От спинной аорты отходят артерии ко всем внутренним органам и мышцам. Для рыб характерно наличие воротной системы почек и печени.

У двоякодышащих и кистеперых рыб в связи с появлением легких характерно формирование второго круга кровообращения. К легким кровь поступает по специальным сосудам, отходящим от 4-й пары выносящих жаберных артерий. От легких идут сосуды, несущие кровь к сердцу. В предсердии двоякодышащих рыб есть небольшая перегородка, делящая его на правую и левую половины.

Выделительная система рыб — первичные почки. Это парный орган, имеющий вид длинных лент, которые лежат вдоль тела. Моча из почечных канальцев поступает в мочеточники, затем в мочевой пузырь. У самок большинства рыб мочеточники открываются самостоятельным отверстием, рядом с половым. У самцов мочеточник, как правило, выполняет одновременно выделительную и половую функции, поэтому они имеют *единое мочепооловое отверстие*.

Половые железы рыб располагаются рядом с почками и имеют обычно парное строение. *Семенники* лентовидной формы, а *яичники* имеют зернистое строение. Яйцеклетка оплодотворяется, как правило, вне тела матери. Однако у многих хрящевых рыб (и у некоторых костистых) наблюдается внутреннее оплодотворение и яйцеживорождение. Рыбы являются раздельнополыми животными, случаи гермафродитизма очень редки.

Нервная система подразделяется на головной и спинной мозг. *Головной мозг* состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого. Передний мозг имеет небольшие размеры. Более развит промежуточный мозг, в котором выделяют зрительные бугры и железы внутренней секреции — гипофиз и эпифиз. У костных рыб наибольших размеров достигает средний мозг. Сверху он покрывает промежуточный отдел и состоит из двух зрительных долей, где располагаются центры зрительного анализатора. У быстроплавающих рыб хорошо развит

мозжечок. Он участвует в координации движений и в сохранении равновесия. Продолговатый мозг является центром вегетативной нервной системы. Здесь также находятся ядра электрических органов и боковой линии. От головного мозга рыб отходят 10 пар нервов.

Из органов чувств у рыб развиты боковая линия, органы обоняния, зрения, слуха, равновесия и вкуса. Орган обоняния состоит из парных обонятельных мешков, которые сообщаются с внешней средой через ноздри. Запахи рыбы могут улавливать на очень большом расстоянии (до 500 м и более). Это позволяет им находить не только добычу, но и особей своего вида, что особенно важно при размножении.

Особое значение для рыб имеет боковая линия. Это канал, который тянется вдоль тела и заходит в голову рыбы. С внешней средой канал сообщается отверстиями, внутри канала располагаются чувствительные клетки, которые связаны с нервом. Боковая линия воспринимает перемещение частиц воды и очень тонкие звуковые колебания. Благодаря этому органу рыбы определяют направление течений, приближение других обитателей воды, не сталкиваются с подводными препятствиями.

Глаза рыб приспособлены для видения на близком расстоянии. Они имеют плоскую роговицу, круглый хрусталик. Около глаза расположено неподвижное веко. У некоторых видов существует мигательная перепонка.

Орган слуха и равновесия состоит только из внутреннего уха, которое представлено перепончатым лабиринтом, состоящим из трех полукружных каналов, овального и круглого мешочков. В полости мешочков находятся камешки из углекислой извести. Рыбы улавливают в воде разнообразные звуки и сами могут их издавать. Это помогает им в поисках добычи или в узнавании хищников.

Органы осязания имеют вид чувствительных клеток, которые расположены по всему телу, в особенности на плавниках и губах (усиках). Вкусовые клетки находятся в ротовой полости, и в различных участках тела.

Рыб относят к надклассу Челюстноротые. Различают класс Хрящевые рыбы (акулы и скаты) и класс Костные (кистеперые, двоякодышащие, лучеперые и костистые).

32.2. Класс Хрящевые рыбы

Первые хрящевые рыбы появились в середине девонского периода. В настоящее время насчитывают 730 видов. Сюда относятся акулы, скаты, химеры. Форма тела очень разнообразна — преобладает веретеновидная или сплюснутая в спинно-брюшном направлении. Размеры от 15 см до 20 м, как, например, у

гигантских акул. Для рыб этого класса характерно отсутствие костной ткани. Кожные покровы имеют плакоидную чешую. Иногда видоизменения кожи образуют плавниковые колючки, хвостовые иглы (у скатов) или пилообразные зубы (на рыле у акул). Хрящевой скелет сохраняется в течение всей жизни. У химер образуются только верхние и нижние дуги, тела позвонков отсутствуют.

У большинства рыб имеется 5 — 7 наружных жаберных щелей. На кожистых жаберных перегородках по всей длине располагаются жаберные лепестки в виде пластин. Жаберные щели иногда прикрыты кожистой жаберной крышкой. Характерны наличие артериального конуса, отсутствие плавательного пузыря. В кишечнике хрящевых рыб имеется особый вырост слизистой оболочки — спиральный клапан. Иногда он образует около 50 витков, что во много раз увеличивает поверхность всасывания. Оплодотворение у хрящевых рыб наружное или внутреннее. Яйца имеют крупные размеры и покрыты роговыми капсулами. Развитие зародыша у некоторых видов происходит в нижних отделах яйцеводов самки.

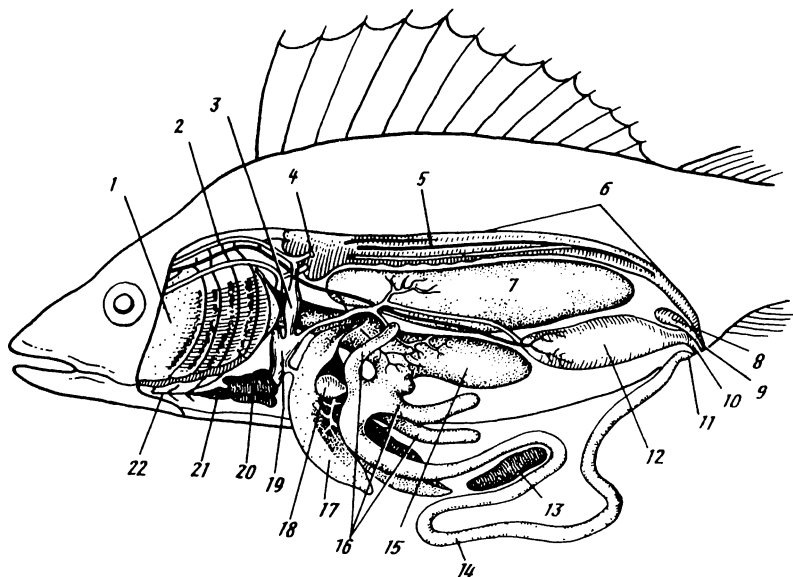


Рис.32.1. Строение костистой рыбы:

- 1 — жабры, 2, 4 — передняя и задняя кардинальные вены, 3 — кьюьеров проток, 5 — спинная аорта, 6 — туловищная почка, 7 — плавательный пузырь, 8 — мочевой пузырь, 9 — мочевое отверстие, 10 — половое отверстие, 11 — анус, 12 — яичник, 13 — селезенка, 14 — кишка, 15 — желудок, 16 — пилорические выросты, 17 — печень, 18 — жёлчный пузырь, 19 — венозный синус, 20 — сердце, 21 — луковица аорты, 22 — брюшная аорта

32.3. Класс Костные рыбы

Костные рыбы появились около 400 млн. лет назад. В настоящее время это процветающий и очень многочисленный класс (более 20 тыс. видов). Имеют костную чешую, скелет также костный, четыре-пять пар жаберных щелей прикрыты жаберной крышкой, в которой находятся костные образования. Форма жабр — свободно свисающие лепестки (рис. 32.1). Характерно наличие плавательного пузыря. Артериальный конус у большинства видов редуцируется, но появляется луковица аорты. Оплодотворение обычно наружное, и яйца не имеют роговой оболочки.

К костным рыбам относятся отряды: **Осетровые** (севрюга, осетр, белуга, стерлядь), **Сельдеобразные** (форель, горбуша, кета), **Карпообразные** (лещ, линь, сазан, плотва, карась), **Двойкодышщие** (рогозуб), **Кистеперые** (латимерия) и др.

Ключевые слова и понятия

Акулы	Парные плавники
Боковая линия	Первичные почки
Внутреннее ухо	Плавательный пузырь
Гипофиз	Плакоидная чешуя
Гомодонтные зубы	Плоская роговица
Двойкодышщие	Позвонки
Двухкамерное сердце	Ребра
Жабры	Сельдеобразные
Карпообразные	Скаты
Кистеперые	Химеры
Костистые	Хрящевые
Костные	Челюсти
Лучеперые	Челюстноротые
Мозговой и висцеральный отделы черепа	Шаровидный хрусталик
Один круг кровообращения	Эпифиз
Осетровые	

Проверьте себя

1. Укажите, какие отделы скелета рыб соответствуют осевому (1) и висцеральному (2) скелету?
а) Позвоночный столб; б) мозговой череп; в) опорные жаберные дуги; г) скелет парных плавников; д) челюстной аппарат.
2. Соотнесите слои кожи рыб (многослойный эпидермис — 1, собственно кожа — 2) и их производные:
а) слизистые железы; б) плакоидная чешуя; в) костная чешуя; г) соединительнотканый слой.
3. Какие особенности строения кровеносной системы характерны для рыб?
а) Один круг кровообращения; б) двухкамерное сердце; в) брюшная аорта; г) венозный синус; д) два круга кровообращения; е) артериальный конус; ж) луковица аорты; з) 100 пар приносящих жаберных артерий; и) 4 пары выносящих жаберных артерий; к) к клеткам поступает смешанная кровь; л) к клеткам поступает артериальная кровь.

4. Какие отделы мозга наиболее развиты у рыб?
 - а) Передний мозг; б) средний мозг; в) промежуточный мозг; г) мозжечок; е) продолговатый мозг.
5. Какие типы почек функционируют у зародышей (1) и у взрослых (2) рыб ?
 - а) Предпочка; б) первичная почка; в) вторичная почка.
6. Соотнесите признаки, характерные для хрящевых (1) и костных (2) рыб:
 - а) плакоидная чешуя; б) костная чешуя; в) хрящевой скелет; г) костный скелет; д) отсутствие жаберных крышек; е) наличие плавательного пузыря; ж) наличие жаберных крышек с костными элементами; з) отсутствие плавательного пузыря.

Глава 33

КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) эпидермис, дерма, железы, защитная функция, газообмен;
 - б) подвижность головы, шейный и крестцовый позвонок, пояс конечностей, скелет конечностей, рычаги;
 - в) ротоглоточная полость, гортанная щель, легкие, механизм вдоха;
 - г) артериальный конус, трехкамерное сердце, смешанная кровь, сонные артерии, кожно-легочные артерии, дуги аорты;
 - д) выпуклая роговица, уплощенная форма хрусталика, подвижные веки;
 - е) водная среда, зародыш, развитие личинок, метаморфоз.
2. Описать ароморфозы земноводных, связанные с их выходом на сушу.
3. Объяснить, почему органы тела амфибий снабжаются смешанной кровью.
4. Объяснить, почему земноводные не являются настоящими наземными животными.
5. Понять, с чем связана эволюция земноводных и каково их происхождение.
6. Охарактеризовать систематику класса и особенности строения отрядов.

33.1. Особенности организации

К Земноводным относятся наиболее примитивные наземные позвоночные, занимающие промежуточное положение между собственно водными и настоящими наземными животными. Развитие земноводных, как и рыб, происходит в воде, яйцеклетки не имеют защитных оболочек. Взрослые формы всегда живут вблизи водоемов, во влажной среде.

Покровы тела представлены многослойным эпителием и дермой. Имеются многоклеточные слизистые железы. Выделяемая слизь делает кожу постоянно влажной. Это защищает ее от высыхания и способствует газообмену. Большая часть кислорода (до 65%) проникает через кожу. У некоторых видов поверхностные клетки эпителия частично ороговевают в определенных участках тела.

Скелет земноводных состоит из черепа, позвоночника, конечностей и их поясов. *Череп* в основном хрящевой, в его затылочном отделе находятся суставные поверхности для сочленения с шейным позвонком, что обеспечивает небольшую подвижность головы относительно туловища. *Позвоночник* состоит из шейного, туловищного и крестцового отделов. Шейный и крестцовый отделы впервые обособляются у амфибий и имеют по одному позвонку. В туловищном отделе позвонки снабжены поперечными отростками, к которым присоединяются очень короткие ребра. Грудная клетка отсутствует. Крестцовый отдел состоит из одного позвонка, к поперечным отросткам которого причленяются подвздошные кости. Хвостовые позвонки у хвостатых амфибий срастаются в единую кость — *уростиль*.

Скелет конечностей построен по типу рычагов, которые соединяются суставами. Пояса конечностей обеспечивают прочную связь с туловищем. К поясу передних конечностей относятся парные лопатки, ключицы, вороньи кости и одна грудина. Они располагаются полукольцом, охватывая туловище снизу и с боков. Скелет передней конечности состоит из плечевой кости, двух костей предплечья (локтевая и лучевая) и костей кисти, включающей запястье, пясть и фаланги 5 пальцев.

Пояс задних конечностей причленяется к крестцовому позвонку и состоит из сросшихся подвздошных, седалищных костей и лобкового хряща. Задняя конечность образована бедренной костью, голенью (большая и малая берцовые кости) и костями стопы, включающими предплюсну, плюсну и фаланги пальцев. Такая схема строения конечностей типична для всех наземных позвоночных. Конечности земноводных в отличие от конечностей рыб можно сравнить с многочленными рычагами, соединенными суставами, что обеспечивает не только перемещение конечности в целом, но и каждого ее отдела относительно соседних.

Мышечная система в значительной степени утрачивает характерную для мускулатуры рыб сегментацию, хорошо дифференцирована. Скелетная мускулатура представлена множеством отдельных мышц, число которых у лягушки превышает 350.

Пищеварительная система начинается ротоглоточной полостью. Длинный, липкий язык у лягушки прикрепляется передним концом к нижней челюсти, что позволяет выбрасывать его далеко вперед при ловле добычи. У большинства видов на челюстях имеются мелкие зубы, способствующие захвату и удержанию пищи. В ротовую полость открываются парные ноздри (хоаны), отверстия евстахиевых труб, протоки слюнных желез. На задней части ротоглоточной поверхности располагается гортанная щель, ведущая в легочные мешки. Из ротовой полости пища попадает в короткий пищевод и далее в желудок.

Для земноводных характерен протяженный и дифференцированный пищеварительный тракт. Появляется двенадцатиперстная кишка, которая продолжается в тонкую и следующую за ней прямую кишку, заканчивающуюся клоакой. У амфибий хорошо развита печень. Имеется жёлчный пузырь. Поджелудочная железа находится рядом с желудком.

Органы дыхания у личинок и некоторых видов хвостатых земноводных представлены жабрами и кожей. У большинства взрослых форм — легочное и кожное дыхание. Легкие имеют вид парных мешков с тонкими ячеистыми стенками. Трахея и бронхи отсутствуют. Воздух поступает через ноздри при опускании дна ротоглоточной полости и проталкивается через гортанную щель в легкие, когда ноздри закрываются и дно поднимается. Дыхательная поверхность легких невелика, поэтому в газообмене земноводных большую роль играет кожа. 65% газообмена осуществляет кожа, 35% легкие. При длительном пребывании в воде дыхание у амфибий исключительно кожное.

Кровеносная система амфибий в связи с появлением легких имеет второй круг кровообращения. Сердце земноводных трехкамерное. Венозная кровь от органов тела собирается в парные передние и заднюю полые вены, которые несут кровь в правое предсердие. В левое предсердие впадают легочные вены. При сокращении предсердий кровь через общее отверстие поступает в желудочек, где она частично смешивается. Происходит частичное смешение артериальной и венозной крови. От желудочка отходит артериальный конус, который разветвляется на три пары сосудов. При сокращении желудочка сначала выталкивается наименее окисленная кровь в кожно-легочные артерии, следующая порция смешанной крови попадает в дуги аорты и затем наиболее насыщенная кислородом кровь поступает в сонные артерии, снабжающие головной мозг. Следовательно, у амфибий нет полного разделения крови, и органы тела в большей или меньшей степени снабжаются смешанной кровью.

В нервной системе амфибий произошло относительное увеличение переднего мозга и полное разделение полушарий. Средний мозг и мозжечок слабо развиты в связи с малоподвижным образом жизни. От головного мозга отходят 10 пар черепно-мозговых нервов.

Органы чувств в связи с выходом земноводных на сушу обнаруживают некоторые особенности в строении. Так, выпуклая роговица и более уплощенная, чем у рыб, форма хрусталика улучшают аккомодацию. Появляются подвижные веки и мигательные перепонки, железы, увлажняющие роговицу. В условиях воздушной среды такое строение глаз обеспечивает более дальное зрение. Орган слуха амфибий также усложняется: кроме *внутреннего уха* (представлено перепончатым лабиринтом) появляется *среднее ухо* — полость, ограниченная снаружи барабанной

перепонкой и содержащая слуховую косточку. Среднее ухо сообщается с глоткой при помощи *евстахиевой трубы*, что позволяет уравнивать давление воздуха в нем с давлением внешней среды. Органы обоняния представлены обонятельными капсулами. Боковая линия имеется у личинок и водных хвостатых земноводных.

Органы выделения в эмбриогенезе закладываются в виде парной предпочки. Она функционирует у личинок, но в процессе развития заменяется первичной почкой, которая сохраняется у взрослых форм. От почек отходят мочеточники, впадающие в клоаку. Сюда же открывается мочевой пузырь. На поверхности почек лежат железы внутренней секреции — надпочечники.

Размножаются раздельнополые земноводные икротетанием. Половые железы (яичники у самок и семенники у самцов) парные, расположены в полости тела. У большинства видов оплодотворение наружное, происходит в воде. Развитие с метаморфозом. Личинки земноводных обитают в водной среде, дышат жабрами, имеют один круг кровообращения, двухкамерное сердце и органы боковой линии, передвигаются за счет уплощенного хвоста, окаймленного плавником. Метаморфоз сопровождается значительными изменениями большинства органов.

Происхождение земноводных связано с освоением позвоночными суши. Полагают, что первыми наземными позвоночными были девонские стегоцефалы, имевшие черты сходства с кистеперыми рыбами. Приспособления к жизни на суше сопровождались крупными ароморфозами: преобразованием парных плавников в конечности наземного типа, дифференцировкой мускулатуры, развитием легких, трехкамерного сердца и легочного круга кровообращения, появлением шейного и крестцового отделов позвоночника и подвижного приращения черепа, совершенствованием органов чувств.

33.2. Систематика

К Земноводным относят отряды Безногие, Хвостатые, Бесхвостые.

Отряд Безногие включает несколько видов червяг. Они не имеют конечностей и хвоста. Ведут подземный образ жизни, некоторые — обитатели водоемов. Отряд Хвостатые характеризуется наличием длинного туловища, передних и задних конечностей, одинаковых по величине, и хвостового отдела. Типичными представителями являются амбистомы, саламандры, тритоны. Наиболее многочислен отряд Бесхвостые амфибии. Они отличаются уплощенным туловищем с хорошо заметной широкой головой. Хвост отсутствует. Задние конечности намного длиннее передних. К этому отряду относятся лягушки, жабы.

Ключевые слова и понятия

Бедренная кость	Метаморфоз
Безногие	Многоклеточные слизистые железы
Бесхвостые	Первичная почка
Воронья кость	Плоский хрусталик
Выпуклая роговица	Плюсна
Голень (большая и малая берцовые кости)	Подвздошные кости
Гортанная щель	Предплечье (лучевая и локтевая кости)
Грудина	Предплюсна
Два круга кровообращения	Пясть
Двенадцатиперстная кишка	Седлицинные кости
Евстахиевы трубы	Среднее ухо
Запястье	Трехкамерное сердце
Ключицы	Уростиль
Крестцовый позвонок	Фаланги пальцев
Легочно-кожное дыхание	Хвостатые
Лобковый хрящ	Шейный позвонок
Лопатка	

Проверьте себя

1. Назовите основные составные части кожных покровов земноводных:
а) кутикула; б) однослойный эпидермис; в) роговые чешуи; г) многослойный эпидермис; д) одноклеточные слизистые железы; е) нервные клетки; ж) многоклеточные слизистые железы.
2. Перечислите ароморфозы земноводных:
а) легочное дыхание; б) наличие трехкамерного сердца; в) два круга кровообращения; г) пятипалая конечность; д) появление челюстей; е) внутреннее ухо; ж) плоская роговица и шаровидный хрусталик; з) среднее ухо; и) шейный позвонок; к) крестец.
3. Какие отделы скелета не характерны для земноводных ?
а) Шейный; б) крестец; в) грудной; г) туловищный; д) грудная клетка; е) хвостовой; ж) скелет парных конечностей.
4. Какие особенности строения кровеносной системы характерны для земноводных?
а) Спинная аорта; б) трехкамерное сердце; в) один круг кровообращения; г) два круга кровообращения; д) артериальный конус; е) луковица аорты; ж) кровь в сердце смешанная; з) кровь в сердце артериальная; и) кровь в сердце венозная; к) от артериального конуса начинается брюшная аорта; л) от артериального конуса отходят три пары сосудов.
5. Какие отделы мозга развиты у земноводных лучше чем у рыб?
а) Передний мозг; б) средний мозг; в) промежуточный; г) мозжечок; д) продолговатый мозг.
6. Каковы особенности строения органов чувств у земноводных?
а) Плоская роговица; б) шаровидный хрусталик; в) выпуклая роговица; г) уплощенный хрусталик; д) внутреннее ухо; е) слуховая косточка; ж) евстахиева труба; з) барабанная перепонка; и) подвижное веко.
7. Какие виды земноводных относятся к отрядам Безногие (1), Хвостатые (2), Бесхвостые (3) ?
а) Лягушки; б) жабы; в) саламандры; г) червяги; д) амбистомы; е) тритоны.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) первичноназемные позвоночные, защитные оболочки яйца и зародыша, внутреннее оплодотворение, прямое развитие;
 - б) сухая кожа, роговые образования;
 - в) легочное дыхание, воздухоносные пути, грудная клетка, дыхательные мышцы;
 - г) трехкамерное сердце, желудочек с неполной перегородкой, легочная артерия, дуги аорты;
 - д) тазовые почки, мочеточники, клоака, мочевой пузырь;
 - е) полушария переднего мозга, кора, теменной орган, 12 пар черепно-мозговых нервов.
2. Дать систематическое положение класса Пресмыкающиеся и характеристику отрядов этого класса.
3. Отметить эволюционную связь класса Пресмыкающиеся с другими классами подтипа Позвоночные.
4. Охарактеризовать основные признаки строения и функции органов представителей класса Пресмыкающиеся:
 - а) покровов тела; б) скелета; в) мышечной системы; г) пищеварительной системы; д) кровеносной системы; е) дыхательной системы; ж) выделительной системы; з) нервной системы; и) органов чувств; к) половой системы.
5. Рассказать о чертах организации, обеспечивших наземный образ жизни.
6. Охарактеризовать особенности представителей отрядов класса.

Рыб и земноводных относят к разным группам позвоночных. Однако, принимая во внимание постоянный водный образ жизни или только на начальных стадиях онтогенеза, можно говорить о *первичноводных позвоночных*. Пресмыкающихся, птиц и млекопитающих называют высшими *первичноназемными* позвоночными; оплодотворение у них только внутреннее, вторично перешедшие к обитанию в водоемах (крокодилы) для откладки яиц выходят на сушу или перешли к живорождению (морские змеи); личиночная стадия отсутствует, развитие прямое.

34.1. Характеристика

Важнейшие особенности класса Пресмыкающиеся — появление защитных оболочек вокруг зародыша и яйца, увеличение размеров яиц, внутреннее оплодотворение, прямое развитие. Кожа сухая, формируются роговые образования — чешуйки, щитки. Развиваются воздухоносные пути (трахея, бронхи); дыхание только легочное; имеется грудная клетка.

Размеры головного мозга пресмыкающихся по сравнению с земноводными относительно велики (увеличились размеры мозжечка и больших полушарий, где появились зачатки коры). Лучше

развит шейный отдел, обеспечивающий большую подвижность головы. Сердце и сосуды более дифференцированы: существует неполная перегородка в желудочке. От сердца отходят самостоятельно три сосуда. Появилась вторичная (тазовая) почка. Современная фауна насчитывает более 6000 видов пресмыкающихся. Произошли они от земноводных (стегоцефалов) в конце каменноугольного периода.

Рассмотрим строение пресмыкающихся на примере *ящерицы*.

Кожа всегда сухая, бедна железами, покрыта роговыми чешуйками, щитками.

Скелет почти полностью образован костными элементами. Череп состоит из костей, только в обонятельной и слуховой областях сохраняется хрящ. Позвоночник делится на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. У ящерицы шейный отдел состоит из восьми позвонков.

Первый шейный позвонок — *атлант* — имеет форму кольца и сочленяется с черепом. Второй позвонок — *эпистрофей* — имеет зубовидный отросток, входящий в кольцо первого, что обеспечивает подвижность головы. Три последних шейных позвонка имеют по паре шейных ребер. В грудном отделе позвонки несут ребра, соединенные с грудиной, и образуют грудную клетку. К груди не причленяется и плечевой пояс. Поясничные позвонки также несут ребра, не достигающие до грудины. Крестцовых позвонков два, к ним прикрепляются кости таза. Хвостовой отдел помогает сохранять равновесие при передвижении. У ящериц хвостовые позвонки могут разламываться посередине, где имеются тонкие хрящевые прослойки, делящие тело позвонка на две части.

Плечевой пояс пресмыкающихся сходен по строению с поясом земноводных, но окостенения развиты сильнее. Характерно наличие крестообразного надгрудинника, лежащего перед грудиной и связывающего его с ключицами. Тазовый пояс закрытого типа. Конечности пятипалые, наземного типа, располагаются по бокам туловища, суставы направлены в стороны.

Мышечная система дифференцирована больше, чем у земноводных: появляются межреберные мышцы, играющие огромную роль при дыхании; развита подкожная мускулатура, прикрепляющаяся к кожной чешуе.

Пищеварительная система начинается ротовой полостью, отграниченной от глотки. На челюстях находятся мелкие конические зубы, служащие для захвата и удержания пищи. У черепах нет зубов, края челюстей покрыты роговым чехлом, язык длинный, мускулистый. У змей и ящериц язык тонкий, на конце раздвоенный. Он может сильно вытягиваться и служить добавочным органом осязания. Из ротовой полости пища попадает в глотку, затем в пищевод и хорошо развитый желудок. От желудка отходит кишечник, подразделенный на тонкую и толстую кишку и открывающийся в клоаку, куда выходят также протоки

мочеполовой системы. На границе тонкой и толстой кишок находится зачаточная слепая кишка. Протоки печени и поджелудочной железы открываются в начальный отдел тонкой кишки — двенадцатиперстную кишку.

Органы дыхания начинаются трахеей, которая делится на два бронха, ведущие в мешковидные легкие. Внутренние стенки легких имеют многочисленные складки и перегородки, увеличивающие дыхательную поверхность. Механизм дыхания иной, чем у земноводных, заглатывающих воздух ртом. У пресмыкающихся воздух входит в легкие и выходит наружу через ноздри в результате расширения и сужения грудной клетки.

Кровеносная система имеет два круга кровообращения с частичным разделением артериальной и венозной крови. Сердце трехкамерное. Желудочек разделен неполной перегородкой на две половины, поэтому поступающая из предсердий кровь частично смешивается (у крокодилов желудочек разделен перегородкой на левую и правую половины полностью). Артериальный конус редуцирован. От желудочка отходят самостоятельно три сосуда: легочная артерия, несущая венозную кровь к легким, и две дуги аорты.

Правая дуга аорты начинается в левой половине желудочка и несет артериальную кровь. От нее отходят сонные и подключичные артерии, снабжающие артериальной кровью голову и передние конечности. Левая дуга аорты начинается в средней части желудочка и несет смешанную кровь. Обе дуги аорты огибают сердце и сливаются в спинную аорту, от которой отходят артерии, несущие к остальным органам тела смешанную кровь с преобладанием артериальной. Строение венозной системы в основном сходно с таковой у амфибий. Хотя у пресмыкающихся увеличивается снабжение кислородом органов, интенсивность обмена веществ еще низка и температура тела непостоянна.

Органы выделения представлены парными тазовыми почками. От них отходят мочеточники, впадающие в клоаку, куда самостоятельно открывается мочевой пузырь.

Нервную систему характеризует ряд прогрессивных черт. Головной мозг рептилий значительно больше мозга земноводных, хорошо развиты мозжечок и полушария переднего отдела, которые имеют на поверхности серое вещество — *кору*. Продолговатый мозг образует резкий изгиб, характерный для всех высших позвоночных. У многих рептилий на темени располагается *теменной орган*, связанный с промежуточным мозгом. Его строение сходно с таковым глаза, и он может воспринимать световые раздражения. От головного мозга отходит 12 пар черепно-мозговых нервов.

Органы чувств развиты хорошо. Глаза рептилий имеют веки и мигательную перепонку (третье веко). У змей и ящериц веки сростаются, образуя прозрачную перепонку, которая защищает глаза, способные к вращениям. Орган слуха состоит из внутреннего

и среднего уха. Среднее ухо имеет барабанную перепонку и слуховую косточку — стремечко. Наружного уха нет. Имеются также органы обоняния, осязания и вкуса.

Размножение характеризуется внутренним оплодотворением. Семенники у самцов и яичники у самок лежат в полости тела по бокам позвоночника. У самцов от семенника отходят многочисленные каналы. Они образуют придаток семенника, который продолжается в семяпровод, впадающий в мочеточник. У самок яйца, созревающие в яичнике, попадают в яйцеводы, открывающиеся одним концом в полость тела, а другим — в клоаку. Самка откладывает яйца, покрытые плотной кожистой оболочкой.

Развитие пресмыкающихся происходит без метаморфоза. Эмбрион имеет зародышевые оболочки (серозу, амнион, аллантоис, желточный мешок), которые обеспечивают возможность его развития в воздушной среде. Некоторые пресмыкающиеся живородящи. Оплодотворенные яйца развиваются в яйцеводах самки, и самка рождает живых детенышей.

34.2. Систематика

Среди класса Пресмыкающиеся можно выделить следующие отряды: Клювоголовые, Чешуйчатые, Крокодилы, Черепахи.

К отряду Клювоголовые относят представителя самого древнего вида среди современных пресмыкающихся — *гамтерию*. Она обитает на островах Новой Зеландии и сохранилась благодаря некоторым особенностям строения.

К отряду Чешуйчатые относят подотряды Ящерицы, Хамелеоны, Змеи.

Для ящериц характерны вытянутое тело с длинным подвижным хвостом, хорошо выраженная шея, подвижные веки. Среди ящериц выделяют *гекконов*, способных лазать по скалам, стволам деревьев, закапываться в песок. *Агамы* обитают в основном в пустыне. *Вараны* — очень крупные ящерицы с длинным подвижным хвостом и хорошо развитыми ногами. Питаются грызунами, ящерицами, змеями. Обитают в Африке, Средней Азии, на Малайском архипелаге. *Веретеницы* (безногие ящерицы) распространены в Европейской части России.

К хамелеонам относят пресмыкающихся, приспособленных к древесному образу жизни: тело сжато с боков, ноги длинные с пальцами, похожими на клешни, для обхвата ветвей деревьев при лазании. При ловле насекомых могут выбрасывать длинный язык. Под влиянием условий среды способны менять окраску.

Змеи приспособились к ползанию по земле, кустарникам, деревьям. Кожа периодически сбрасывается при линьке. Конечности отсутствуют. Питаются крупной добычей, заглатывают ее

целиком. Способность широко растягивать рот обеспечивается эластичной связкой между челюстями. В позвоночнике змей насчитывают от 140 до 435 позвонков. Развито только одно правое легкое, мочевого пузыря нет. Почки и половые железы сильно вытянуты, глаза скрыты под прозрачной кожей без век.

Большинство змей неядовиты (ужы, полозы, удавы и др.). У ядовитых змей два передних зуба верхней челюсти более крупные, имеют бороздки или каналы, по которым при укусе стекает яд — секрет ядовитых (видоизмененных слюнных) желез. Яд гюрзы, гадюк, эфы и щитомордника действует на кровь и кровеносную систему. Яд кобры богат нейротоксином, действует на нервную систему. При укусе змеей необходимо немедленно ввести пострадавшему противоядную сыворотку, предварительно установив вид укусившей змеи. Большие количества змеиного яда отравляют организм человека, малые дозы используют в лечебных препаратах.

Отряд Крокодилы — наиболее высокоорганизованная группа современных пресмыкающихся. Форма тела ящерицеобразная, хвост сжат с боков, между пальцами задних конечностей развиты перепонки. Тело покрыто крупными роговыми щитками, под которыми лежат костные пластины. Развито вторичное небо. Зубы находятся в ячейках (альвеолах). Сердце четырехкамерное, но кровь частично смешивается. Приспособились к полуводному образу жизни: существуют клапаны, замыкающие уши и ноздри, и небная завеса, закрывающая глотку при нырянии. Питаются моллюсками, раками, птицами, млекопитающими. Крокодилы живут в медленно текущих реках, озерах, болотах, реже в лагунах. Для размножения, отдыха выходят на сушу.

Уплощенное широкое тело представителей отряда Черепахи покрыто костным панцирем. Сверху панцирь покрыт роговыми или кожистыми щитками. Шейный и хвостовой отделы позвоночника свободны, остальные отделы срастаются с панцирем. При опасности черепаха убирает под панцирь голову, шею, хвост и конечности. Зубов у черепах нет, они заменены роговыми чехлами. Хорошо развита мускулатура конечностей и шеи. Легкие имеют губчатое строение. В дыхании принимают участие плечевые и тазовые мышцы, так как грудная клетка неподвижна.

Пресмыкающиеся имеют большое значение в природе и в деятельности человека. Ящерицы и змеи, поедая вредных насекомых, приносят пользу. Медицинское значение имеет яд змей. Его используют для приготовления лечебных сывороток, мазей и других лекарств. Черепах, змей, ящериц используют в пищу. Из кожи крокодилов, панциря черепах делают разнообразные предметы.

Происхождение рептилий относят к древней палеозойской группе котилозавров, которая в свою очередь связана со стегоцефалами — панцирноголовыми земноводными. Формирова-

ние рептилий происходило под влиянием изменения климатических условий и приспособления к разнообразным условиям среды. В мезозойскую эру господствовали многие виды пресмыкающихся: динозавры, ихтиозавры, птерозавры и др. Тогда же появились зверозубые ящеры — небольших размеров, с начавшими дифференцироваться зубами в альвеолах челюстей, с конечностями под туловищем. От этой группы рептилий произошли млекопитающие. Крылатые ящеры приспособились к полету. Они имели киль на груди, кожистые крылья, полые кости, сросшиеся кости черепа. Первые представители класса птиц обнаружены в мезозойской эре. В отложениях того времени найдены остатки археоптерикса, совмещающего признаки рептилий и птиц. В конце мезозоя появились настоящие птицы. Однако у них еще сохранялись мелкие зубы, головной мозг был очень мал. Беззубые птицы с роговым клювом возникли в палеогене кайнозойской эры.

В современной фауне от древних рептилий сохранились первоящеры (гаттерия), крокодилы и черепахи. Видимо, предпосылками исчезновения мезозойских пресмыкающихся была их узкая специализация и конкуренция появившихся и быстро развивавшихся более высокоорганизованных групп млекопитающих и птиц.

Ключевые слова и понятия

Атлант	Оболочки вокруг яйца
Гаттерия	Панцирь
Гортанная щель	Роговые чешуи
Грудина	Сыворотка
Грудная клетка	Тазовые почки
Зародышевые оболочки	Теменной орган
Змеи	Хамелеоны
Клоака	Черепахи
Клювоголовые	Чешуйчатые
Кора больших полушарий	Шейный отдел позвоночника
Крестцовый отдел позвоночника	Эпистрофей
Крокодилы	Ядовитые железы
Надгрудник	Ящерицы

Проверьте себя

- От кого произошли пресмыкающиеся?
 - От рыб;
 - от стегоцефалов;
 - от птиц;
 - от ланцетника;
 - от млекопитающих.
- От сердца рептилий отходят следующие сосуды, кроме:
 - артериального конуса;
 - правой дуги аорты;
 - левой дуги аорты;
 - легочной артерии;
 - венозного синуса.
- Соотнесите некоторых представителей пресмыкающихся с отрядами, к которым они принадлежат (чешуйчатые — 1, крокодилы — 2, клювоголовые — 3, черепахи — 4):
 - гюрза;
 - веретеница;
 - утконос;
 - агама;
 - удав;
 - геккон;
 - анаконда;
 - варан;
 - гаттерия;
 - аллигатор.

КЛАСС ПТИЦЫ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) сходство и отличия птиц и пресмыкающихся;
 - б) перо, стержень, опахало, контурные и пуховые перья;
 - в) крылья, киль, двуногое хождение, сложный крестец;
 - г) клюв, зоб, железистый и мышечный отделы желудка;
 - д) воздушные мешки, двойное дыхание;
 - е) четырехкамерное сердце, правая дуга аорты, разделение кругов кровообращения, теплокровность;
 - ж) крупные яйцеклетки, зародышевый диск, прямое развитие.
2. Представлять эволюционную связь птиц с другими классами позвоночных.
3. Описать комплекс приспособлений птиц к полету.
4. Охарактеризовать основные признаки строения и функций органов у представителей класса Птицы:
 - а) покровов тела; б) скелета; в) мышечной системы; г) пищеварительной системы; д) кровеносной системы; е) дыхательной системы; ж) выделительной системы; з) нервной системы; и) органов чувств; к) половой системы.
5. Рассказать об особенностях представителей некоторых отрядов класса Птицы.
6. Отметить медицинское значение класса Птицы.

35.1. Общая характеристика

В мировой фауне обитает около 8600 видов птиц. Это приспособленная к полету ветвь высших позвоночных, тело которых покрыто перьями, а передние конечности превратились в крылья. Птицы имеют многие черты, сходные с пресмыкающимися: почти полное отсутствие кожных желез; наличие роговых чешуй; сходное строение ряда отделов скелета и мочеполовой системы; тождественное развитие зародыша; артериальную кровь в правой дуге аорты и др.

К чертам, отличающим птиц от пресмыкающихся, можно отнести: прогрессивное развитие органов зрения, слуха и координации движений вместе с соответствующими центрами головного мозга; интенсификацию дыхания, кровообращения и пищеварения совместно с развитием теплоизолирующего покрова и механизмов терморегуляции, обеспечившими постоянную высокую температуру тела; четырехкамерное сердце и полное разделение кругов кровообращения за счет атрофии левой дуги аорты; более совершенные формы размножения; сложный комплекс приспособлений к полету в воздухе, способствующий широким возможностям расселения и добывания пищи. К приспособлениям к полету у птиц можно отнести: обтекаемую

форму тела с видоизмененными конечностями; преобразование передних конечностей в крылья (с этим связано образование килья на груди, двуногое хождение и появление сложного крестца); развитие сложно дифференцированного перьевого покрова; наличие облегченных костей; развитие системы воздушных мешков и двойного дыхания; редукцию зубов, замененных роговым клювом, обособление мускульного желудка.

Тело птиц обтекаемой формы, состоит из головы, шеи, туловища и конечностей. Шея птиц разной длины, характеризуется большой подвижностью. Небольшая голова заканчивается клювом, состоящим из надклювья и подклювья. Передние конечности преобразованы в крылья. Задние конечности служат опорой всего тела при передвижении по земле. В нижней части они покрыты роговыми чешуями и заканчиваются у большинства птиц четырьмя пальцами.

Покровы представлены тонкой, сухой кожей, лишенной желез. Только над хвостом у большинства птиц расположена особая копчиковая железа. Ее секрет служит для смазывания перьев и защищает их от воды. Снаружи тело птиц покрыто контурными перьями, состоящими из полого *стержня*, к которому прикреплены *опашала*. Нижняя часть стержня, погруженная в кожу, называется *очином*. Опахало состоит из многочисленных длинных бородок первого порядка, на которых находятся бородки второго порядка, снабженные мелкими крючочками. Последние соединяют эти бородки между собой. Контурные перья, образующие основную часть несущей плоскости крыла, называют *маховыми*, образующие плоскость хвоста — *рулевыми*. Под контурными у многих птиц находятся пуховые перья, тонкие стержни которых лишены бородок второго порядка и не образуют сомкнутого опахала. Роль перьевого покрова в жизни птиц разнообразна: перья образуют несущую поверхность крыльев и хвоста, придают обтекаемую форму телу, обеспечивают сохранение тепла и механическую защиту.

Скелет птиц легкий и прочный. В костях имеются полости, заполненные воздухом. Многие кости срастаются между собой — кости черепа, таза. *Позвоночник* делится на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел обладает значительной подвижностью, остальные же части позвоночника малоподвижны и прочно соединены между собой. Грудные позвонки имеют по паре ребер, сочлененных с грудиной. Ребра имеют крючковидные отростки, которые налегают концами на соседние ребра; это придает грудной клетке прочность. У летающих птиц и пингвинов на груди расположен киль, к нему прикрепляются сильные грудные мышцы. Задние грудные, поясничные, крестцовые и часть хвостовых позвонков срастаются с костями таза, образуя сложный крестец, создающий прочную

опору для ног. Последние хвостовые позвонки срастаются в копчиковую кость, служащую опорой для рулевых перьев.

Череп птиц характеризуется легкостью, имеет большие глазницы и заканчивается клювом. Кости черепа срастаются до полного исчезновения швов между ними.

Плечевой пояс состоит из трех пар костей: вороньих, лопаток, ключиц. Ключицы срастаются своими нижними концами и образуют вилочку, характерную для птиц. Скелет крыла состоит из большой плечевой кости, двух костей предплечья (локтевой и лучевой), сросшихся костей запястья, пястья и редуцированных фаланг трех пальцев. Тазовый пояс состоит из трех пар костей: подвздошных, седалищных и лобковых, срастающихся друг с другом. Нижние концы лобковых и седалищных костей не соединяются, поэтому тазовый пояс снизу остается открытым. Это имеет значение для яйцекладки. Скелет задней конечности состоит из бедренной кости, двух сросшихся большой и малой берцовых костей и стопы. В скелет стопы входят цевка (сросшиеся кости плюсны и предплюсны) и фаланги пальцев.

Мускулатура птиц более дифференцирована, чем у пресмыкающихся. Наиболее развиты грудные мышцы, приводящие в движение крылья, а также мышцы задних конечностей, несущие большую нагрузку при хождении.

Пищеварительная система начинается клювом, частично заменяющим зубы; в ротовой полости находится язык. Ротовая полость переходит в короткую глотку, а та в длинный пищевод, имеющий у многих птиц объемистое расширение — зоб. В зобе пища накапливается и размягчается. Нижняя часть пищевода продолжается в железистый желудок, имеющий форму трубки. Там размягченная пища подвергается действию пищеварительных ферментов, выделяемых слизистой оболочкой желудка. Из железистого желудка пища поступает в мышечный желудок, имеющий толстые мускульные стенки и выстланный изнутри роговой кутикулой. Здесь происходит перетирание пищи с помощью и сокращения мышц, и мелких камешков, заглатываемых птицами. Из желудка пища поступает в двенадцатиперстную кишку, куда открываются протоки печени и поджелудочной железы. Тонкая кишка переходит в короткую прямую, открывающуюся в клоаку.

Органы дыхания состоят из легких, воздушных мешков и дыхательных путей, которые начинаются ноздрями, расположенными у основания клюва. Из носовой полости воздух попадает в гортань, а затем в трахею. В месте разделения трахеи на два бронха расположена нижняя, или певчая, гортань, характерная для птиц. Она играет роль голосового аппарата. Легкие птиц представляют собой плотные губчатые тела. Бронхи, входящие в легкие, разветвляются. Некоторые бронхи проходят сквозь легкие и оканчиваются тонкостенными воздушными мешками. Они

находятся между внутренними органами, между мышцами, под кожей и в полостях трубчатых костей. Воздушные мешки играют большую роль в дыхании, во время полета облегчают массу птицы. При подъеме крыльев (вдох) воздух поступает в легкие, частично отдает кислород и проходит в воздушные мешки. В воздушных мешках окисления крови не происходит. При опускании крыльев (выдох) воздух из мешков снова поступает в легкие. Кровь окисляется в легких как при вдохе, так и при выдохе. Такое дыхание получило название *двойного*.

Кровеносная система обеспечивает высокий уровень окислительных процессов в теле птиц. В отличие от рептилий кровообращение птиц характеризуется полным разделением артериальной и венозной крови. Четырехкамерное сердце птиц (перегородка между желудочками полная) имеет правое и левое предсердия и правый и левый желудочки. Кроме того, исчезает одна из дуг аорты, что исключает возможность смешения крови. Большой круг кровообращения начинается правой дугой аорты, которая огибает сердце и переходит в спинную аорту, идущую вдоль позвоночника. От нее отходят артерии ко всем частям тела. Венозная кровь из передней части тела собирается в парные передние полые вены, а из задней части тела — в непарную заднюю полую вену. Эти вены впадают в правое предсердие, откуда кровь поступает в правый желудочек.

Малый круг кровообращения начинается легочной артерией, выходящей из правого желудочка. Она несет венозную кровь в легкие, где та окисляется. Из легких артериальная кровь возвращается в левое предсердие по легочным венам. Высокий обмен веществ птиц обеспечивается энергичной работой сердца и быстрой циркуляцией крови по сосудам. Так, у мелких птиц при полете сердце сокращается более 1000 раз/мин.

Органы выделения птиц представлены парными вторичными (тазовыми) почками. Большие по размеру, они лежат в углублении тазовых костей. От почек отходят мочеточники, открывающиеся в клоаку. Мочевое пузыря нет, поэтому моча в организме не задерживается.

Нервная система у птиц сложнее, чем у пресмыкающихся. Головной мозг отличается большими размерами полушарий, значительным развитием зрительных бугров и крупным мозжечком. Увеличение среднего мозга связано с интенсификацией зрения у птиц. Большой мозжечок обусловлен полетом, требующим точно координированных движений. От головного мозга отходит 12 пар черепно-мозговых нервов.

Из органов чувств особенно хорошо развито *зрение*: глаза крупные, снабжены верхним и нижним веками и мигательной перепонкой (третьим веком). Зрение цветное. Большая острота зрения обеспечивается двойной аккомодацией: изменением формы хрусталика и расстояния между хрусталиком и сетчаткой. Органы

слуха состоят из внутреннего и среднего уха, барабанная перепонка несколько углублена. Органы обоняния развиты слабо.

Размножение происходит путем откладывания яиц. Птицы раздельнополы; половой диморфизм выражен; оплодотворение внутреннее. Половая система самца состоит из двух семенников и семяпроводов, открывающихся в клоаку. У самок развиваются левый яичник и яйцевод, который открывается в клоаку. После оплодотворения яйцо медленно движется по яйцеводу и покрывается белковой оболочкой. В нижней, расширенной, части яйцевода (матке) оно покрывается тонкими подскорлуповыми оболочками и скорлупой и через узкое влагалище попадает в клоаку. Развитие зародыша идет под защитой зародышевых оболочек.

Развитие зародыша птиц начинается из небольшого зародышевого диска, находящегося на поверхности желтка. Яйцо птиц имеет крупные размеры, так как содержит много питательных веществ в виде желтка и белка. Желток держится на канатиках (состоят из более густого белка) в центре яйца. Благодаря небольшому удельному весу зародышевый диск при любом положении яйца располагается сверху. Это имеет большое значение при насиживании, так как зародыш получает больше теплоты. Белок покрыт двумя подскорлуповыми оболочками, расходящимися на тупом конце яйца и образующими воздушную камеру. Снаружи яйцо покрыто известковой скорлупой, имеющей большое количество пор. Через поры происходит газообмен между зародышем и внешней средой. Скорлупа покрыта тончайшей надскорлуповой оболочкой, защищающей яйцо от проникновения бактерий. Развитие зародыша идет под защитой зародышевых оболочек.

Насиживание у птиц продолжается различное время: у голубя 16 — 18 сут, у курицы — 21 сут, у африканского страуса — до 40 сут. После насиживания из яиц вылупляются птенцы. У одних птиц птенцы покрыты густым пухом и способны к самостоятельному образу жизни (выводковые птицы). У других — птенцы не покрыты перьями и долгое время выкармливаются родителями (птенцовые птицы). К выводковым относят курообразных, гусеобразных, журавлей, страусов. К птенцовым — воробьиных, дятлообразных, голубей. Существует промежуточная группа — это чайки, дневные хищники; по развитию их можно отнести к выводковым, а по характеру питания — к птенцовым.

Оседлые птицы живут на определенных территориях, кочующие — совершают перелеты к югу, перелетные — улетают в теплые страны и проводят там зиму.

35.2. Систематика

К классу Птицы принадлежат надотряды *Пингвины*, *Бескилевые*, или *Страусовые*, *Килегрудые*. Географическое распространение птиц широко, и они приспособились к разнообразным условиям существования.

Основную массу птиц культурных ландшафтов (парков, садов, лугов, полей) составляют представители отряда воробьиных. Это насекомоядные птицы мелких и средних размеров. К ним относятся воробьи, синицы, ласточки, соловьи, сороки, галки, жаворонки и др.

Птицы, обитающие в лесах, приспособились лазать по деревьям, когти у них очень острые и сильно загнуты. Могут питаться личинками насекомых, лесными ягодами. К птицам леса относят дятлов, глухарей, тетеревов и др.

Некоторые птицы приспособились к обитанию в водоемах, болотах: на ногах у них имеются плавательные перепонки; кроме того, существует копчиковая железа, выделения которой нужны для защиты от воды. К водоплавающим относят утку-крякву, пингвинов и др.

На открытых пространствах степей и пустынь обитают птицы, передвигающиеся главным образом бегом или шагом: крылья короткие и широкие, ноги сильные с короткими пальцами. К ним относятся журавли, страусы, дрофы. Питаются растительной пищей, насекомыми, иногда мелкими грызунами.

Среди хищников различают дневных, охотящихся днем (грифы, ястребы, соколы, орлы и др.), и ночных (совы, филины). Питаются они животными, иногда рыбой, насекомыми. Имеют острые когти, мощный клюв и хорошее зрение.

Птицы регулируют численность насекомых, мелких грызунов. Участвуют в распространении семян, опылении. Многие украшают природные ландшафты и оживляют их своим пением. Польза и вред птиц относительно. Они поддерживают природные очаги заболеваний человека как хранители или прокормители переносчиков этих заболеваний; птицы принимают участие в циркуляции вирусных заболеваний (орнитозов, гриппа, энцефалитов).

Ключевые слова и понятия

Бескилевые
Воздушные мешки
Воронья кость
Губчатые тела
Двойная аккомодация
Двойное дыхание
Железистый желудок
Зоб
Кератин
Килегрудые
Киль
Клоака
Клюв
Контурные перья
Копчиковая железа
Крылья
Линька
Лопатки
Маховые перья

Мускульный желудок
Надклювье
Опахало
Очин
Певчая гортань
Пингвины
Плавательные перепонки
Плюсна
Подклювье
Предплюсна
Пуховые перья
Рулевые перья
Скорлуповые оболочки
Сложный крестец
Стержень
Страусовые
Тазовые почки
Фаланги пальцев
Цевка

Проверьте себя

- I. Укажите предков птиц:
 - а) древние земноводные; б) древние пресмыкающиеся; в) древние млекопитающие; г) древние рыбы; д) ланцетники.
2. Каковы особенности строения покровов тела птиц?
 - а) Наличие роговых чешуй; б) кожа голая, покрыта слизью; в) кожа тонкая, без желез; г) волосаной покров; д) перьевой покров.
3. Сколько камер имеет сердце птиц?
 - а) 3; б) 2; в) 4; г) 3 с неполной перегородкой между желудочками.
4. Что формирует дыхательную систему птиц?
 - а) Альвеолярные легкие; б) губчатые легкие; в) ячеистые легкие; г) воздушные мешки.
5. Чем представлена выделительная система птиц?
 - а) Вторичной (тазовой) почкой; б) мочеточниками; в) мочевым пузырем; г) первичной (туловищной) почкой; д) нефридиями.
6. Для птиц характерны следующие органы чувств, кроме:
 - а) слуха; б) обоняния; в) зрения; г) органа боковой линии; д) вкуса; е) осязания.
7. Для птиц прогрессивными являются следующие черты, кроме:
 - а) двойной аккомодации; б) четырехкамерного сердца; в) постоянной температуры тела; г) появления легких; д) двойного дыхания.
8. Соотнесите птиц с местами их обитания или образом жизни (парки, сады, поля, луга — 1; леса — 2; водоемы — 3; степи, пустыни — 4; ночные хищники — 5):
 - а) воробьиные; б) дятлы; в) дрофы; г) совы; д) тетерева; е) глухари; ж) пингвины; з) страусы; и) грифы.
9. При раскопках найдены останки скелета животного. На груди не имелся киль, кости полые, в челюстях зубов не было, ключицы срослись в вилочку. К какой группе можно отнести это животное?
 - а) Археоптерикс; б) млекопитающие; в) земноводные; г) птицы; д) пресмыкающиеся.

Глава 36

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) эпидермис, дерма, подкожно-жировая клетчатка, волосаной покров, потовые и сальные железы;
 - б) дифференцировка зубов, замена молочных зубов постоянными;
 - в) альвеолярные легкие, диафрагма, межреберные мышцы;
 - г) четырехкамерное сердце, левая дуга аорты;
 - д) эмбрион, матка, плацента, вскармливание детенышей молоком.
2. Отметить эволюционную связь класса Млекопитающие с другими классами подтипа Позвоночные.
3. Охарактеризовать основные признаки строения и функций органов у представителей класса Млекопитающие:
 - а) кожных покровов; б) скелета; в) мышечной системы; г) пищеварительной системы; д) кровеносной системы; е) дыхательной системы; ж) выделительной системы; з) нервной системы; и) органов чувств; к) половой системы и особенностей размножения.
4. Описать представителей трех подклассов класса Млекопитающие.
5. Подчеркнуть значение отряда Приматы, к которым принадлежит человек.
6. Оценить медицинское, хозяйственное и экологическое значения класса Млекопитающие.

36.1. Общая характеристика

Млекопитающие — самый высокоорганизованный класс позвоночных животных. Прогрессивные черты их организации выражены во многих органах, но особо следует отметить высокое развитие органов чувств и центральной нервной системы, в которой ведущее место занимает кора больших полушарий; сложную систему терморегуляции, определяющую относительно постоянную температуру тела ($37 - 39^{\circ}\text{C}$); внутриутробное развитие; живорождение и выкармливание детенышей молоком матери, что создает благоприятные условия для выживания потомства. Помимо этого, специфичными особенностями класса являются волосяной покров, сальные и потовые железы, сочленение черепа с позвоночником двумя мышелками, три слуховые косточки среднего уха, дифференцировка зубов, альвеолярные легкие, четырехкамерное сердце и левая дуга аорты, наличие мышечной диафрагмы.

Размеры и внешний облик млекопитающих разнообразны и зависят от условий обитания и образа жизни. У наземных четвероногих имеются высокие ноги, расположенные под туловищем (а не по бокам его, как у пресмыкающихся); коленный сустав направлен вперед, локтевой — назад (а не в стороны, как у рептилий). У обитателей почвы туловище вытянутое, короткие шейный отдел и конечности. Водные животные имеют рыбообразную форму тела и конечности, видоизмененные в ласты.

Покровы состоят из многослойного эпидермиса и собственно кожи. Возобновление эпидермиса происходит за счет деления клеток росткового слоя. Верхние слои ороговевают. Собственно кожа образована соединительной тканью. Нижний слой образует подкожно-жировую клетчатку. У млекопитающих имеются роговые образования: волосы, когти, ногти, рога, копыта, чешуи.

Волос состоит из ствола и корня, находящегося в коже. В нижней части корень расширяется и заканчивается луковицей волоса, охватывающей волосяной сосочек, в состав которого входят кровеносные сосуды. Корень волоса находится в волосяной сумке. Основу волосяного покрова составляют тонкие и короткие пуховые волосы, между ними расположены грубые и длинные остевые волосы. Волосяной покров играет важную роль в терморегуляции, уменьшает испарение влаги, смягчает механические воздействия, обуславливает окраску млекопитающих. Его утрата связана с приспособлением к особым условиям существования животных (китообразные, ластоногие).

У млекопитающих есть многочисленные кожные железы: потовые, сальные, пахучие, млечные.

Скелет разнообразен и соответствует различным способам движения. *Позвоночник* состоит из шейного (7 позвонков), грудного, поясничного, крестцового и хвостового отделов. Поз-

вонки имеют плоские поверхности сочленения, между которыми расположены хрящевые диски. Грудные позвонки несут ребра, которые с грудиной образуют грудную клетку. В крестцовом отделе позвонки срастаются, в других отделах они свободны. *Череп* отличается большой мозговой коробкой. С позвоночником он сочленяется двумя мышелками. Для млекопитающих характерно образование твердого костного нёба, отделяющего носовой проход от ротовой полости. Зубы располагаются в альвеолах челюстных костей. Нижняя челюсть причленяется непосредственно к височной кости.

Пояс передних конечностей образован парными лопатками и ключицами. У животных, передние конечности которых двигаются в плоскости, параллельной главной оси тела, ключицы отсутствуют (собачьи, копытные и др.). *Пояс задних конечностей* состоит из парных подвздошных, седалищных и обычно сросшихся между собой лобковых костей. Скелет парных конечностей сохраняет черты пятипалой конечности позвоночных. В связи с разнообразными условиями обитания и характером их использования конечности могут видоизменяться.

Мышечная система дифференцирована. Характерно наличие диафрагмы, ограничивающей брюшную полость от грудной. Хорошо развита подкожная мускулатура.

Пищеварительная система устроена сложно; питание отличается большим разнообразием. Ротовое отверстие окружено мягкими губами. На нижней и верхней челюстях расположены дифференцированные зубы (резцы, клыки и коренные), находящиеся в альвеолах. В молодом возрасте обычно имеются молочные зубы, которые в дальнейшем сменяются постоянными. Некоторые млекопитающие в силу специфики питания утратили зубы (муравьеды, беззубые киты). В ротовую полость открываются протоки слюнных желез; в ней находится язык, который служит для восприятия вкусовых ощущений, помогает перемешиванию пищи, глотанию, лаканию воды. Затем пища поступает в глотку, за которой следует пищевод. У жвачных копытных он состоит из поперечно-полосатых мышц, которые обеспечивают произвольное сокращение пищевода при отрыгивании пищи.

У большинства млекопитающих желудок однокамерный. В стенках его находятся железы, которые выделяют желудочный сок, действующий прежде всего на белки пищи. У жвачных желудок разделен на четыре отдела: рубец, сетку, книжку и сычуг. Из желудка пища передвигается в двенадцатиперстную кишку, в которую открываются протоки печени и поджелудочной железы. В тонкой кишке под действием жёлчи, панкреатического сока пища окончательно переваривается и всасывается. На границе тонкого и толстого отделов от кишечника отходит слепая кишка. Слепая и толстая кишки сильно развиты у растительоядных

млекопитающих. Толстая кишка переходит в прямую, заканчивающуюся анальным отверстием.

Органы дыхания млекопитающих состоят из дыхательных путей (носовая полость, гортань, трахея, бронхи) и легких. Движение ряда хрящей гортани препятствует попаданию пищи в трахею при заглатывании. В гортани находятся голосовые связки, участвующие в образовании звуков, издаваемых животными. От гортани отходит трахея, разделяющаяся в грудной полости на два бронха, идущие к легким. Бронхи в легких распадаются на множество все более утончающихся разветвлений, которые переходят в бронхиолы, заканчивающиеся легочными пузырьками — альвеолами — с сетью капилляров. Легкие млекопитающих имеют альвеолярное строение. Число альвеол в легких исчисляется миллионами, что обуславливает их большую дыхательную поверхность. Вдох и выдох происходят путем расширения и сужения грудной клетки в результате поднятия и опускания ребер и движения диафрагмы.

Кровеносная система состоит из четырехкамерного сердца и двух кругов кровообращения, венозная кровь не смешивается с артериальной. Большой круг кровообращения начинается левой дугой аорты, продолжающейся в спинную аорту, от которой отходят артерии к органам тела. Венозная кровь собирается в переднюю (у некоторых видов она парная) и заднюю полые вены, впадающие в правое предсердие. Вены, несущие кровь от кишечника, желудка, селезенки, образуют воротную вену печени, которая распадается в печени на сеть капилляров воротной системы. От печени кровь по печеночной вене отводится в заднюю полую вену. Малый круг кровообращения начинается из правого желудочка легочной артерией, которая делится на две ветви, несущие венозную кровь к легким. Из легких артериальная кровь по легочным венам впадает в левое предсердие.

Органами выделения служат парные тазовые почки, которые состоят из поверхностного коркового и внутреннего мозгового слоев. В корковом слое расположены многочисленные извитые канальцы, начинающиеся боуменовыми капсулами, внутри которых находятся кровеносные капилляры, образующие мальпигиевы клубочки. Извитые канальцы впадают в собирательные канальцы, которые проходят в мозговом слое и открываются в почечную лоханку. Из почечных лоханок моча поступает по мочеточникам в мочевой пузырь, а из него периодически выводится наружу.

Нервная система характеризуется высокой степенью сложности. Размеры головного мозга во много раз превышают размеры спинного мозга. В головном мозге особенно велики полушария переднего мозга и мозжечка, что соответствует сложности высшей нервной деятельности и разнообразию движений млекопитающих. У многих видов кора мозга образует сложную систему борозд и

извилин, увеличивающих ее площадь. Млекопитающие имеют 12 пар черепно-мозговых нервов.

Органы чувств развиты хорошо. Обоняние играет в жизни млекопитающих важную роль, поэтому имеются большие обонятельные полости, поверхность которых значительно увеличена за счет складок. Орган слуха кроме внутреннего и среднего имеет еще и наружное ухо, представленное наружным слуховым проходом и ушной раковиной, которая усиливает чуткость слуха. В среднем ухе находятся три слуховые косточки: молоточек, наковальня, стремечко. Органы зрения млекопитающих развиты слабее, чем у птиц. Осязательные клетки имеются в разных частях тела. Большую роль играют осязательные волоски — вибриссы, которые обычно находятся на голове.

Половая система самца состоит из парных семенников, расположенных или в полости тела, или в особой складке кожи — мошонке. Сперматозоиды образуются в семенниках и выводятся наружу по семяпроводам через копулятивный орган. Органы размножения самки состоят из парных яичников, находящихся в брюшной полости. Выводящие каналы дифференцированы на три отдела: яйцевод, матку, влагалище, открывающееся наружу половым отверстием. Созревшая яйцеклетка выходит в полость тела и попадает в воронку яйцевода. Оплодотворение происходит в яйцевode. Оплодотворенное яйцо поступает в матку, где развивается эмбрион. Все млекопитающие (за исключением ехидны и утконоса) — живородящие. Питание эмбриона осуществляется через плаценту. Млекопитающие выкармливают своих детенышей молоком. После окончания периода молочного кормления детеныши некоторое время остаются с матерью, которая их охраняет и воспитывает.

Млекопитающие произошли в триасовом периоде от мало-специализированной палеозойской группы зверозубых рептилий. Ныне живущие млекопитающие насчитывают около 4000 видов. Выделяют подкласс *Первозвери*, или *Клоачные*, и подкласс *Звери*, подразделяемый на инфраклассы *Сумчатые* и *Плацентарные*.

36.2. Подкласс Первозвери, или Клоачные

Первозвери — наиболее примитивные из живущих млекопитающих. Обитают в Австралии, Тасмании, Новой Гвинее. Откладывают яйца. Высиживают их (утконосы) или донашивают в выводковой сумке на брюхе у самки (ехидны). Детенышей вскармливают молоком. Молочные железы имеют трубчатое строение. Сосков нет и протоки желез открываются на железистых полях кожи. У самок один, левый яичник. Есть клоака. Температура тела колеблется от 25 до 36 °С.

36.3. Подкласс Звери

36.3.1. Инфракласс Сумчатые

Для сумчатых характерно слабое развитие плаценты, в связи с чем детеныш рождается слабо развитым после короткого внутриутробного развития. Родившиеся детеныши по вылизанной матерью в шерсти брюха дорожке самостоятельно пробираются в сумку, где присасываются к соску. Сосать на первых порах детеныши не могут, и мать, сокращая особые мышцы, окружающие молочную железу, вбрызгивает им молоко в рот. Обитают сумчатые в Австралии, Южной и Северной Америке. К ним относят кенгуру, сумчатых волков, сумчатых крыс, сумчатых кошек, сумчатых кротов, сумчатых медведей, муравьедов, опосумов и др.

36.3.2. Инфракласс Плацентарные, или Высшие звери

Плацентарные — наиболее высокоорганизованные млекопитающие. Плацента хорошо развита, и к моменту рождения детеныш достигает более полного развития, чем у сумчатых. Продолжительность развития зародыша внутри тела матери зависит от размера животных и может длиться от нескольких недель (мыши) до двух лет (слоны). Детеныши рождаются способными самостоятельно сосать молоко; молочные железы матери имеют хорошо развитые соски. Зубы, как правило, хорошо дифференцированы на резцы, клыки и коренные. Молочные зубы сменяются постоянными зубами. Клоаки нет.

Отряд Насекомоядные. Животные имеют примитивное строение. К ним относятся ежи, кроты, землеройки, выхухоли. Мозговой отдел черепа мал. Мозг не имеет извилин. Передний отдел головы вытянут в хоботок. Зубы дифференцированы слабо.

Отряд Рукокрылые. Представители этого отряда приспособлены к полету в воздухе. Крыльями служат кожистые перепонки, расположенные между очень длинными пальцами передних конечностей, боками тела, задними конечностями и хвостом. На грудине есть киль, к которому прикрепляются грудные мышцы. Образ жизни сумеречный и ночной. Очень тонкий слух. Ориентируются в полете с помощью ультразвуков, прерывисто издаваемых ими. К этому отряду относят крыланов, летучих мышей, вампиров.

Отряд Грызуны. Наиболее многочисленный и распространенный отряд млекопитающих. Многие питаются растительной пищей. Резцы очень сильно развиты, клыков нет. Резцы, а у некоторых и коренные зубы не имеют корней и растут всю жизнь. Спереди резцы покрыты толстым слоем эмали, поэтому не тупятся даже от твердой пищи. Пищеварительный тракт длинный. Для большинства характерна способность быстро размножаться. К

этому отряду относят семейства Беличьи, Летяги, Дикобразы, Бобры, Тушканчики, Слепыши, Мышиные.

Отряд Зайцеобразные. Зубная система похожа на таковую грызунов. Клыков нет, резцы отделены от коренных зубов широким, лишенным зубов пространством. Две пары резцов в верхней челюсти. К этому отряду относят семейства Пищухи и Зайцы.

Отряд Хищные. Представители этого отряда приспособлены к питанию животной пищей. Резцы малы, клыки всегда хорошо развиты, коренные зубы бугорчатые, часто с режущими краями; последний предкоренной верхней челюсти и первый коренной нижней выделяются большими размерами и режущим краем — это так называемые хищные зубы. Ключицы рудиментарны или отсутствуют. Хорошо развит волосяной покров. К хищным относятся семейства Собачьи, Еноты, Медведи, Куны, Кошки, Гиены, Виверры.

Отряд Ластоногие. Форма тела вытянутая и обтекаемая. Шея укорочена. Конечности преобразованы в ласты. Между пальцами расположена толстая кожистая перепонка. Сильно развиты подкожные жировые отложения, которые сохраняют теплоту и повышают плавучесть тела. Зубы преимущественно конические. Животные проводят большую часть времени в воде, выходя на берег или на лед для отдыха, размножения и в период линьки. К ластоногим относят семейства Ушастые тюлени, Настоящие тюлени, Моржи.

Отряд Китообразные. Обитают только в воде. Тело веретеновидное, с непропорционально большой головой. Передние конечности превратились в ласты, задние редуцированы. Кожа голая. Сильно развит подкожный жировой слой. Большой объем легких. Высокое содержание гемоглобина в крови и миоглобина в мышцах позволяют китам долго находиться под водой. Детеныши рождаются в воде. Из органов чувств наиболее развит слух. К этому отряду относят семейства Настоящие Киты, Серые Киты, Полосатики, Дельфины, Кашалоты.

Отряд Парнокопытные. Конечности четырехпалые — третий и четвертый пальцы крупные и служат опорой, второй и пятый пальцы значительно мельче. Ключиц нет. Концевые фаланги пальцев покрыты роговыми копытами. Желудок у большинства видов состоит из нескольких отделов. Растительноядные. Отряд Парнокопытные делится на подотряды Нежвачные, Жвачные и Мозолоногие.

К нежвачным относят семейства Свиные, Бегемоты. Эти животные имеют массивное туловище с короткими ногами. Желудок простой, состоит из одного отдела.

Жвачные включают семейства Оленьи, Кабарга, Полорогие, Жирафы, Быки. У животных в верхней челюсти нет резцов, часто и клыков. Коренные зубы имеют строение, способствующее перетиранию грубых кормов. Желудок сложный, состоит из

четырёх отделов, включающих рубец, сетку, книжку, сычуг; очень длинный кишечник. Переваривание пищи начинается в рубце. Далее пища попадает в сетку с ячеистым строением стенок. Отсюда она отрыгивается обратно в ротовую полость, где снова перетирается зубами жвачных до состояния жидкой кашицы, которая затем попадает в книжку. В стенках этого отдела есть многочисленные складки. В книжке заканчивается переваривание клетчатки и пища попадает в сычуг. Здесь перевариваются белки под действием желудочного сока.

Большинство животных имеет рога — выросты лобной кости.

У Мозолоногих (верблюды, ламы) настоящих копыт нет. Конечности имеют два пальца. Снизу ног имеются большие эластичные мозолистые подушки.

Отряд Непарнокопытные. Это крупные животные с наиболее развитым третьим пальцем. Концевые фаланги пальцев покрыты роговыми копытами. В плечевом поясе нет ключиц. Желудок простой. К этому отряду относят семейства Тапиры, Носороги, Лошади.

Отряд Приматы. Высокоорганизованный отряд млекопитающих, к которому принадлежит и человек. Мозговой череп крупный, глазницы направлены вперед. Полушария переднего мозга мощно развиты, кора образует сложную систему извилин и борозд. Конечности хватательного типа с противопоставлением большого пальца остальным. Пальцы имеют ногти. Одна пара молочных желез. Отряд подразделяют на низших приматов (семейства Тупаи, Лемуры, Лори) и высших приматов (семейства Капуцины, Низшие узконосые, или Мартышки, и Высшие узконосые, или Человекообразные обезьяны).

Обезьяны населяют тропические и субтропические леса, где ведут в основном древесный образ жизни. Человекообразные обезьяны включают три крупных бесхвостых вида — орангутана, шимпанзе и гориллу, по многим признакам наиболее близких к человеку. Зоологически в подотряд высших приматов относят и семейство Люди, в настоящее время включающего один вид — Человек разумный.

Млекопитающие населяют все материки и моря Земли, формируя в природе разнообразные экологические ниши и являясь необходимыми компонентами многих экологических цепей. Их значение для народного хозяйства велико и разнообразно. Большинство сельскохозяйственных животных принадлежат к классу млекопитающих. Некоторые виды служат предметом промысловой и спортивной охоты. Ряд видов млекопитающих в результате хозяйственной деятельности человека исчезают и поэтому нуждаются в защите. Многие являются вредителями сельского хозяйства, некоторые представляют угрозу для здоровья человека, так как могут быть носителями и распространителями различных инфекций.

Ключевые слова и понятия

Альвеолярные легкие	Молоточек
Большие и малые коренные зубы	Наковальня
Борозды	Насекомоядные
Вибриссы	Непарнокопытные
Гипофиз	Парнокопытные
Грызуны	Первозвери
Диафрагма	Плацента
Зайцеобразные	Плацентарные
Звери	Приматы
Извилины	Резцы
Извитые и собирательные каналы	Рубец
Китообразные	Рукокрылые
Клоака	Сетка
Клыки	Стремечко
Книжка	Сумчатые
Кора больших полушарий	Сычуг
Ластоногие	Тазовые почки
Линька	Хищные
Мальпигиевые клубочки	Эпифиз
Матка	

Проверьте себя

1. Сколько отделов имеет позвоночник млекопитающих?
а) 5; б) 2; в) 4; г) 3; д) 1.
2. Для пищеварительного тракта млекопитающих (крысы, собаки) характерны следующие отделы, кроме:
а) толстой кишки; б) желудка; в) клоаки; г) слепой кишки; д) тонкой кишки.
3. Какой кровью снабжаются органы млекопитающих?
а) Артериальной; б) венозной; в) смешанной; г) гемолимфой; д) все перечисленное верно.
4. Какое строение имеют легкие млекопитающих?
а) Губчатое; б) воздушные мешки; в) мешки с перекладинами; г) альвеолярное; д) легочные мешки.
5. К какому типу относят почки млекопитающих?
а) Первичные; б) вторичные; в) предпочки; г) метанефридии; д) протонефридии.
6. Какой отдел головного мозга наиболее развит у млекопитающих?
а) Средний мозг; б) мозжечок; в) промежуточный мозг; г) продолговатый мозг; д) кора больших полушарий.
7. Подберите соответствующие пары; укажите, к какому отряду относятся данные представители.

Представители

- 1) крот
- 2) обезьяна
- 3) летучая мышь
- 4) крыса
- 5) дельфин
- 6) свинья
- 7) лошадь

Отряды

- а) приматы
- б) китообразные
- в) насекомоядные
- г) парнокопытные
- д) непарнокопытные
- е) грызуны
- ж) рукокрылые

8. В виварии содержатся животные мелких размеров. Они очень быстро размножаются и дают большое потомство. Питаются растительной пищей. Резцы глубоко погружены в челюсти, не имеют корней и растут в течение всей жизни. Клыков нет. Коренные зубы имеют широкую и плоскую жевательную поверхность. Кишечник очень длинный с хорошо развитой слепой кишкой. Являются пищевой базой для хищных птиц и млекопитающих. Уничтожают большое количество культурных растений и пищевых запасов человека. К какому отряду принадлежат животные?

ЧЕЛОВЕК И ЕГО ЗДОРОВЬЕ

Глава 37

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) клетки, ткани, органы, системы органов, организм;
 - б) саморегуляция, нервный и гуморальный механизмы.
2. Описать строение четырех видов тканей в связи с их функцией, определить локализацию в организме и привести их классификацию.
3. Определить понятие "орган", перечислить системы органов человека.
4. Представить значение нервной и гуморальной регуляции.

Значительная роль в изучении организма человека принадлежит таким отделам биологических наук, как анатомия, физиология и гигиена.

Анатомия изучает форму и строение организма человека, составляющих его органов и систем в связи с их функцией и развитием, а также влиянием на них внешней среды.

Физиология изучает функции живого организма, отдельных органов, систем органов, а также механизм регуляции этих функций.

Знания анатомического строения, согласованной функции органов и систем необходимы для гигиены — науки, изучающей влияние условий жизни и труда на здоровье человека. Гигиена разрабатывает меры предупреждения заболеваний и создания наиболее благоприятных условий существования, сохранения здоровья и продления жизни. Человек — это часть биосферы, продукт ее эволюции, поэтому от взаимодействия с окружающей средой во многом зависят его здоровье и работоспособность. В связи с этим разработка мер и гигиенических нормативов, направленных на оздоровление окружающей среды, имеет большое значение.

Человек представляет собой сложную саморегулирующуюся и самообновляющуюся систему клеток и неклеточных структур, которые в процессе развития образуют ткани, органы и системы органов, объединенных клеточными, гуморальными, нервными механизмами регуляции в целостный организм.

37.1. Ткани

Ткань — это эволюционно сложившаяся система клеток и межклеточного вещества, обладающая общностью строения, развития и специализирующаяся на выполнении определенных функций. Выделяют четыре группы тканей: эпителиальные, соединительные, мышечные и нервную.

Эпителиальные ткани покрывают поверхность тела, выстилают изнутри полые органы и стенки полостей тела, образуют железы. Они выполняют защитную, секреторную, выделительную функции; обеспечивают обмен веществ между организмом и внешней средой.

Эпителиальные ткани представляют собой пласты клеток, расположенные на базальной мембране, они содержат мало межклеточного вещества и не имеют сосудов. Различают однослойный и многослойный эпителии. *Однослойный эпителий* в зависимости от формы клеток и других особенностей строения может быть плоским (серозные оболочки), кубическим (почечные канальцы), цилиндрическим (эпителий кишечника), многорядным мерцательным, имеющим на свободных концах клеток реснички (воздухоносные пути). *Многослойный эпителий* представлен ороговевающим (эпидермис кожи), неороговевающим (роговица глаза) и переходным (мочевой пузырь).

Соединительные ткани имеют мезодермальное происхождение и состоят из клеток и хорошо выраженного межклеточного вещества, представленного основным аморфным веществом и волокнами (коллагеновыми и эластическими). Различают несколько видов соединительных тканей.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань (волокна расположены рыхло и лежат в разных направлениях, много аморфного вещества и клеток) сопровождает сосуды, нервы, образует строму органов, формируя их мягкий скелет.

Плотная волокнистая соединительная ткань образует сетчатый слой кожи, формирует сухожилия мышц, связки, перепонки, фасции, голосовые связки, часть оболочек органов, эластические мембраны сосудов.

Жировая ткань расположена в подкожном жировом слое, сальнике, брыжейке кишечника, в жировой капсуле почек.

Клетки *хрящевой ткани* лежат среди плотного межклеточного вещества, состоящего из аморфного вещества и волокон. *Костная ткань* включает клетки и межклеточное вещество, имеющее форму пластинок, пропитанных минеральными солями. Совместно с хрящевой тканью придает прочность позвоночнику и другим частям скелета.

Ретикулярная ткань образует кроветворные органы — красный костный мозг, лимфатические узлы, селезенку.

Кровь и лимфа имеют общее происхождение с соединительными тканями. Их межклеточное вещество имеет жидкую

консистенцию, где во взвешенном состоянии находятся клеточные элементы.

Соединительные ткани выполняют трофическую (связанную с участием клеток в обмене веществ), защитную (фагоцитоз, выработка иммунных тел), механическую (образуют строму органов, фасции, связки, скелет), пластическую (участвуют в процессах регенерации, заживлении ран), гомеостатическую (обеспечивают поддержание постоянства внутренней среды организма) функции.

Мышечные ткани обладают свойствами сократимости и возбудимости и обеспечивают двигательные процессы в организме. Различают гладкую мышечную ткань, поперечно-полосатую скелетную и сердечную мышечные ткани.

Гладкая мышечная ткань входит в состав стенки внутренних органов и кровеносных сосудов. Клетки гладкой мышечной ткани небольшие (20 — 500 мкм), одноядерные, имеют веретенообразную форму. В цитоплазме представлены тончайшими сократительными волокнами — миофибриллами, расположенными вдоль оси клетки.

Скелетная мышечная ткань образует скелетные мышцы, мышцы языка, мягкого нёба, глотки, верхней части пищевода, гортани и др. Она состоит из многоядерных клеток (длиной до 10 — 12 см), называемых *мышечными волокнами*. В цитоплазме помимо обычных органоидов содержится сократительный аппарат, представленный системой миофибрилл, расположенных параллельно поверхности мышечного волокна. Они имеют темные и светлые участки, которые образуют темные и светлые полосы. Миофибриллы содержат множество волоконцев — *миофиламентов*. Более тонкие миофиламенты состоят из белка *актина*, более толстые — из белка *миозина*. При сокращении мышечного волокна нити актина скользят между нитями миозина, что приводит к укорочению волокна. Для этого процесса необходимы ионы Ca^{2+} и энергия АТФ.

Существует ряд функциональных отличий между гладкой и поперечно-полосатой мышечной тканью. Гладкие мышцы сокращаются медленно, непроизвольно, мало утомляются. Поперечно-полосатые мышцы сокращаются быстро, произвольно, быстро утомляются.

Нервная ткань составляет основу нервной системы. Она представлена *нервными клетками* и *нейроглией*. Нервные клетки состоят из тела и отростков: длинного неветвящегося *аксона* и коротких ветвящихся *дендритов*. По дендритам возбуждение поступает к телу клетки, а по аксону импульсы возбуждения передаются другим клеткам. Нервные отростки, покрытые оболочками (в их образовании участвуют клетки нейроглии), формируют *нервные волокна*. Пучки нервных волокон, покрытые соединительнотканнными оболочками, образуют нервы.

По составу нервных волокон нервы могут быть *чувствительными* (проводят возбуждение от рецепторов), *двигательными*

(проводят возбуждение на рабочие органы) и смешанными. Нервные волокна заканчиваются *нервными окончаниями*.

По функции различают три группы нервных окончаний: чувствительные, или *рецепторы*, двигательные, или *эффекторы*, нервные окончания, образующие контакты между нейронами, — *межнейронные синапсы*. Рецепторы (концевые участки дендритов) воспринимают раздражение; эффекторы (концевые аппараты аксонов) передают нервные импульсы к мышцам и железам; межнейронные синапсы служат для передачи возбуждения с одних нервных клеток на другие. Тела нервных клеток и дендриты в центральной нервной системе образуют серое вещество, аксоны — белое.

Основными свойствами нервной ткани являются возбудимость и проводимость. В рецепторах возникает возбуждение, которое передается в центральную нервную систему, а оттуда к рабочим органам, вызывая ответную реакцию на внешние и внутренние раздражения.

37.2. Органы. Системы органов. Организм — единое целое

Ткани образуют органы. Орган — обособленная часть тела, имеющая определенную форму, строение, функции и положение в организме. Все органы снабжены нервами, кровеносными и лимфатическими сосудами. Орган представляет собой систему основных видов тканей, но с преобладанием одной (или двух) из них. Органы, сходные по своему строению, функции и развитию, объединяются в системы органов. В организме человека различают следующие системы органов: опорно-двигательную, пищеварительную, дыхательную, выделительную, кровеносную, лимфатическую, нервную, органов чувств, желез внутренней секреции, половую.

Все органы и системы органов связаны между собой анатомически и функционально в единое целое — организм. Регуляция работы органов и систем органов осуществляется нервным и гуморальным путем. Гуморальная (жидкостная) регуляция осуществляется за счет гормонов, медиаторов, ионов, продуктов обмена, выделяемых клетками одних тканей органов в кровь, лимфу и воздействующих на клетки других тканей и органов, изменяя их работу. Ведущая роль в этом способе регуляции функцией принадлежит железам внутренней секреции. За счет гуморальной регуляции происходит медленная перестройка работы органа, так как этот вид регуляции ограничен скоростью движения крови по сосудам (0,005 — 0,5 м/с).

Нервная регуляция происходит рефлекторно. В отличие от гуморальной она обеспечивает более быструю перестройку функций органов и организма в целом в соответствии с определенными условиями существования. Скорость проведения импульса нервной системой составляет 120 — 140 м/с.

Особенностью организма является способность к саморегуляции, что обеспечивает устойчивость индивидуума к воздействию факторов внешней среды. Например, снижение уровня глюкозы в крови вызывает возбуждение симпатической нервной системы. Это стимулирует выделение надпочечниками адреналина, который с током крови поступает в печень, вызывая расщепление там гликогена до глюкозы. Глюкоза поступает в кровь, содержание ее в крови нормализуется. Нейрогуморальная регуляция объединяет все функции организма, благодаря чему он функционирует как единое целое.

Ключевые слова и понятия

Аксон	Нервные волокна
Актин	Нервные окончания
Белое вещество	Однослойный эпителий
Возбуждение	Орган
Гуморальная регуляция	Плотная волокнистая соединительная ткань
Дендрит	Поперечно-полосатая мышечная ткань
Гладкая мышечная ткань	Ретикулярная ткань
Жировая ткань	Рецепторы
Костная ткань	Рыхлая волокнистая соединительная ткань
Кровь	Саморегуляция
Лимфа	Сердечная мышечная ткань
Межнейронный синапс	Серое вещество
Миозин	Система органов
Миофибриллы	Скелетная мышечная ткань
Миофиламенты	Соединительные ткани
Многослойный эпителий	Торможение
Мышечные ткани	Хрящевая ткань
Нейроглия	Эпителиальные ткани
Нейрон	Эффекторы
Нерв	
Нервная регуляция	
Нервная ткань	

Проверьте себя

- Соотнесите вид тканей с их особенностями (эпителиальные — 1, соединительные — 2, мышечная гладкая — 3, мышечная поперечно-полосатая — 4, нервная — 5):
 - пласты клеток на базальной мембране;
 - клетки содержат миофибриллы;
 - межклеточное вещество представлено основным аморфным веществом и волокнами;
 - образуют средний слой кишки;
 - обладают свойством сократимости;
 - обладают свойством возбудимости;
 - межклеточное вещество очень слабо развито;
 - образует средний слой сердца.
- Укажите назначение нервных окончаний — рецептор (1), двигательные нервные окончания (2), межнейронный синапс (3):
 - принимает раздражение из внешней среды;
 - передает возбуждение на рабочий орган;
 - принимает раздражение из внутренней среды;
 - передает нервный импульс с одного нейрона на другой.
- Перечислите особенности нервной (1) и гуморальной (2) регуляции:
 - рефлекторный характер регуляции;
 - медленная перестройка функций;
 - через кровь;
 - через центральную нервную систему;
 - быстрая перестройка функций;
 - через лимфу;
 - участвуют гормоны;
 - участвуют медиаторы.

ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) грубоволокнистая, пластинчатая костная ткань, остеон;
 - б) рост костей, надкостница, остеокласты, прослойка хряща;
 - в) непрерывные и прерывистые соединения, сустав;
 - г) прямохождение, трудовая деятельность, отделы скелета и группы мышц.
2. Описать строение костной ткани и показать, как ее свойства зависят от строения и химического состава.
3. Охарактеризовать строение различных по форме групп костей и указать на структуры, с которыми связан рост костей.
4. Представлять способы соединения костей и показать зависимость характера движения от способа соединений костей.
5. Перечислить кости, входящие в состав черепа, осевого скелета и скелета конечностей.
6. Описать строение скелетных мышц, указать на наличие сократимой части, сухожилий и вспомогательных элементов.
7. Представлять классификацию мышц в зависимости от формы и расположения сухожилий.
8. Описать местоположение различных групп мышц тела человека.
9. Объяснить рефлекторный характер деятельности мышц.
10. Объяснить, от чего зависит сила сокращения мышц и каковы причина утомления мышц и влияние тренировки.

Опорно-двигательная система образована скелетом и мышцами. С ее деятельностью связана одна из ведущих функций всего организма — движение. Скелет и его соединения являются пассивной частью аппарата движения, а прикрепленные к костям скелетные мышцы — активной.

38.1. Скелет

Скелет человека состоит из костей (более 200) и их соединений. Он выполняет опорную и защитную функции. Кости как рычаги рефлекторно приводятся в движение прикрепленными к ним мышцами, что обеспечивает их общую двигательную функцию. Кроме того, кости участвуют в минеральном обмене, а также содержат красный костный мозг — орган кроветворения.

38.1.1. Строение кости

В образовании кости принимают участие несколько видов тканей, но главное место занимает *костная ткань*. В ее состав входят органические вещества (оссеин и оссеомукоид) и неорганические соединения (главным образом соли кальция, фосфора,

магния). Органические вещества придают костям эластичность и упругость; минеральные вещества — твердость. С возрастом количество неорганических веществ в костях увеличивается и они становятся более хрупкими.

Морфологически костная ткань представлена костными клетками (*остеоцитами*) со множеством отростков и межклеточным веществом, в состав которого входят коллагеновые волокна и минерализованное аморфное вещество. Для новорожденных характерна грубоволокнистая костная ткань (коллагеновые волокна толстые, грубые, идут в межклеточном пространстве в разных направлениях). По мере роста организма грубоволокнистая ткань замещается пластинчатой, состоящей из пластинок (тонкие, параллельно ориентированные коллагеновые волокна, межклеточное вещество и клетки).

Структурной единицей костной ткани является остеон (система костных пластинок, которые концентрически расположены вокруг канала, содержащего сосуды и нервы). Промежутки между остеонами заполнены вставочными пластинками. Из остеонов и вставочных пластинок состоят более крупные элементы кости — *перекладины*. Если перекладины лежат плотно, то образуется *компактное вещество* кости, а если между перекладинами имеются пространства, то *губчатое вещество*.

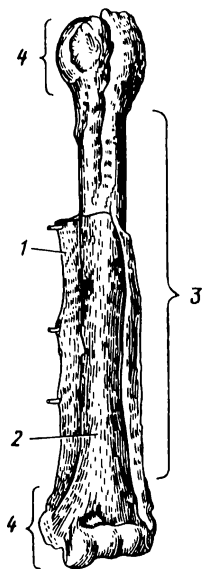


Рис. 38.1. Строение трубчатой кости:

1 — надкостница, 2 — вещество кости, свободное от надкостницы, 3 — диафиз, 4 — эпифиз

38.1.2. Кость как орган. Форма костей

Рассмотрим строение кости как органа на примере длинной трубчатой кости (рис.38.1). Она состоит из средней части — тела кости, или диафиза, и двух расширенных концов — эпифизов. Внутри диафиза имеется канал, заполненный желтым костным мозгом. В детском и юношеском возрасте между диафизом и эпифизом располагается прослойка хряща. Клетки хрящевой ткани размножаются в сторону концов кости, а на противоположной стороне прослойки хрящ замещается костью, в результате чего длина кости увеличивается. В разрушении старых участков кости принимают участие клетки — *остеокласты*. К 18 — 20 годам у женщин и 23 — 25 годам у мужчин происходит полная замена хрящевой ткани на костную и рост кости в длину прекращается.

Диафиз образован компактным веществом и снаружи покрыт надкостницей — со-

единительнотканной прослойкой, пронизанной большим количеством сосудов и нервов. Ее внутренний слой состоит из размножающихся клеток — **остеобластов**, которые образуют костное вещество, тем самым обеспечивая рост кости в толщину, а также восстановление костей при переломах. Эпифизы состоят из губчатого вещества, а сверху покрыты суставным хрящом. В костных ячейках губчатого вещества находится **красный костный мозг**. Кости на своей поверхности имеют костные выросты, к которым прикрепляются мышцы и связки.

В зависимости от формы, строения, функции и развития выделяют четыре группы костей: **трубчатые** (длинные, короткие), **губчатые** (длинные, короткие, сесамовидные), **плоские** и **смешанные**. Трубчатые кости построены из компактного и губчатого вещества и имеют костно-мозговой канал. Длинные трубчатые кости входят в состав скелета конечностей: плеча, предплечья, бедра и голени. Короткие трубчатые кости составляют скелет дистальной части конечностей. Губчатые кости построены преимущественно из губчатого вещества, покрытого тонким слоем компактного. К длинным губчатым костям относят ребра и грудину, к коротким — позвонки, кости запястья и предплюсны. Сесамовидные кости находятся в сухожилиях мышц, около некоторых суставов (надколенник). Плоские кости состоят из двух пластинок компактного вещества, между которыми располагается губчатое вещество (часть костей черепа, лопатки, тазовые кости). Смешанные кости образуются из нескольких частей, имеющих разную форму и развитие (кости основания черепа).

38.1.3. Соединение костей

Соединения костей обеспечивают либо подвижность, либо устойчивость частей скелета как механической структуры. В зависимости от этого соединения костей делят на две основные группы: *непрерывные* (между костями нет щели) и *прерывистые* (между сочленяющимися костями имеется пространство). Между этими двумя основными группами соединений имеется переходная форма — **полусустав**, или **симфиз**. К нему относят почти неподвижное лобковое сращение, где соединение происходит при помощи хряща, внутри которого имеется небольшая полость (рис. 38.2).

Непрерывные соединения делят на три группы: а) **волокнистые соединения** при помощи соединительной ткани, образующей межкостные перепонки, связки и межкостные швы; б) **хрящевые соединения**, образованные прослойками из хрящевой ткани (межпозвоночные диски между телами позвонков); в) **соединение костей с помощью костной ткани**, или **костные сращения**

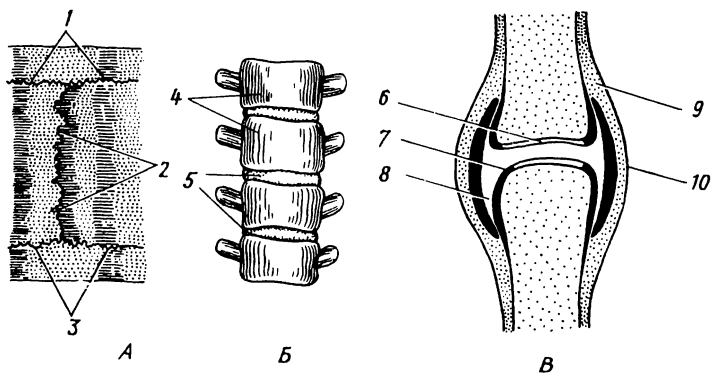


Рис. 38.2. Типы соединения костей. А — посредством швов; Б — посредством хряща; В — сустав:

1 — 3 — швы между костями черепа, 4 — позвонки, 5 — хрящевые прокладки, 6, 7 — суставные поверхности, 8 — полость сустава, 9 — надкостница, 10 — суставная сумка

(соединения между крестцовыми позвонками, между половинками нижней челюсти).

Прерывистые соединения (суставы) — это полостные подвижные соединения костей. В каждом суставе имеются следующие части: *суставные поверхности* сочленяющихся костей, покрытые хрящом (по форме они обычно соответствуют друг другу); *суставная капсула* — плотная соединительная оболочка, натянутая между сочленяющимися костями. Она прикрепляется по краям суставных поверхностей и образует герметически замкнутую *суставную полость*. В ней находится *синовиальная жидкость*, которая смачивает суставные поверхности, что приводит к их лучшему сцеплению и уменьшению трения. Давление в полости отрицательное, что способствует сближению суставных поверхностей.

По степени подвижности различают три группы соединений: неподвижные (межкостные швы, костные сращения), полуподвижные (хрящевые соединения, связки, перепонки), подвижные (суставы).

38.1.4. Отделы скелета

Скелет человека (рис.38.3,А,Б) насчитывает более 200 костей и состоит из *скелета туловища* (позвоночный столб и грудная клетка), *скелета головы* (мозговой и лицевой отделы), *скелета конечностей* (скелет поясов и скелет свободных верхних и нижних конечностей).

Позвоночный столб содержит 33 — 34 позвонка. Позвонок состоит из тела, дуги и отростков. Дуга позвонка замыкает

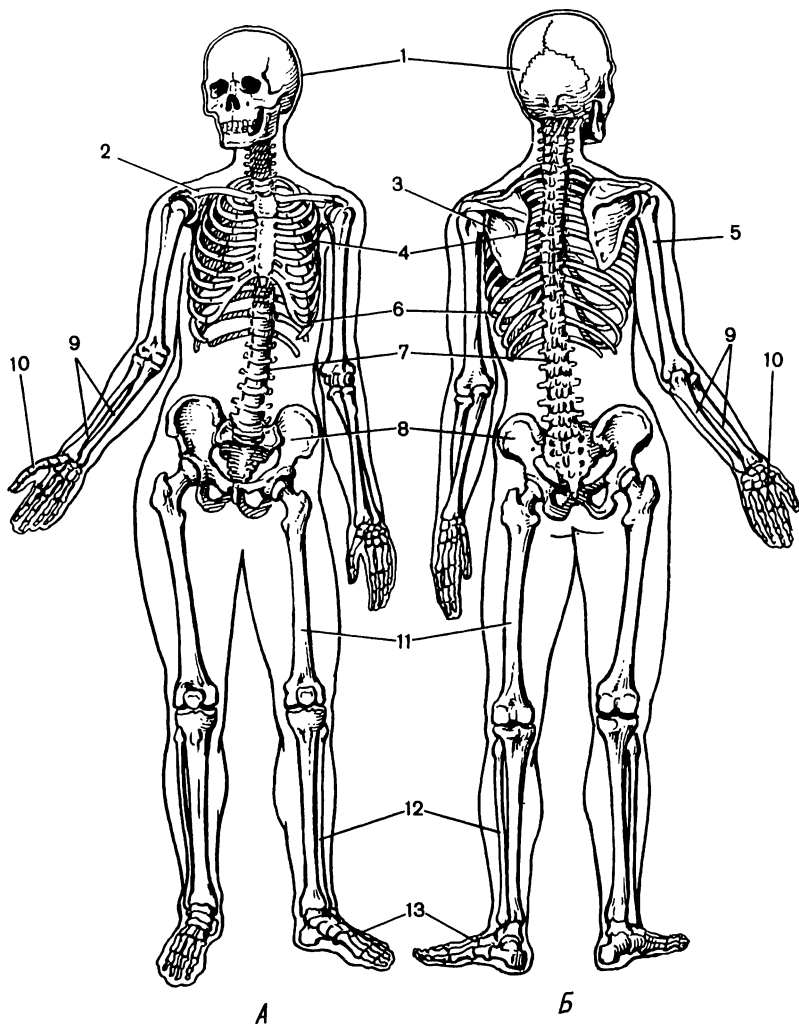


Рис. 38.3. Скелет человека. А — спереди; Б — сзади:

1 — череп, 2 — ключица, 3 — лопатка, 4 — грудная клетка, 5 — плечевая кость, 6 — ребра, 7 — позвоночник, 8 — кости таза, 9 — кости предплечья, 10 — кости кисти, 11 — бедренная кость, 12 — кости голени, 13 — кости стопы

позвоночное отверстие. Позвоночные отверстия образуют позвоночный канал, в котором помещается спинной мозг. Тела позвонков соединены непрерывно посредством хрящевых дисков, имеющих внутри студенистое ядро. Дуги позвонков соединяются друг с другом за счет связок и суставов.

Различают пять отделов позвоночника: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и копчиковый.

Шейный отдел состоит из 7 шейных позвонков. Два первых шейных позвонка обеспечивают повороты головы. Первый позвонок, сочлененный с черепом, имеет вид кольца, второй — снабжен зубовидным отростком, который входит в углубление кольца первого.

Грудной отдел включает 12 грудных позвонков. Их тела сочленяются с ребрами. Грудные позвонки, ребра и грудина образуют *грудную клетку*. Ребра с I по VII называют истинными, так как реберные хрящи соединены с грудиной; VIII, IX и X — ложными, так как реберные хрящи соединены с хрящами вышележащих ребер; XI и XII — колеблющимися (свободно заканчиваются в мягких тканях брюшной полости).

Грудина состоит из рукоятки (к ней причленяются ключицы), тела (сочленяется с ребрами) и мечевидного отростка. Грудная клетка ограничивает грудную полость, где расположены важнейшие внутренние органы: сердце, легкие, трахея, пищевод, сосуды, нервы. Благодаря движению грудной клетки осуществляются вдох и выдох.

Поясничный отдел состоит из 5 поясничных позвонков, имеющих массивные тела.

Крестцовый отдел содержит 5 крестцовых позвонков, которые к 20 годам срастаются и образуют мощный крестец. Увеличение числа крестцовых позвонков до 5 (у человекообразных обезьян 4, у низших обезьян 2 — 3) и их большая массивность объясняются вертикальным положением тела человека.

Копчиковый отдел состоит из 4 — 5 сросшихся недоразвитых копчиковых позвонков.

Позвоночник можно назвать костно-хрящесоединительнотканной пружиной. Он образует четыре изгиба: два (шейный и поясничный), направленных выпуклостью вперед, — *лордозы*, и два (грудной и крестцовый), направленных выпуклостью назад, — *кифозы*. Дети рождаются на свет с почти прямым позвоночником. Развитие шейного изгиба связано с появлением у ребенка способности держать голову, грудного — с сидением, а поясничного и крестцового — со стоянием и ходьбой. Благодаря изгибам ослабляется сотрясение головы и туловища при ходьбе, беге, прыжках, обеспечивается сохранение равновесия.

Скелет головы (череп) включает 23 кости. В состав *мозгового черепа* входят парные кости — височные и теменные — и непарные кости — лобная, затылочная, клиновидная (основная) и решетчатая. Затылочная кость имеет большое затылочное отверстие, соединяющее полость черепа с позвоночным каналом. Внутри височной кости расположен орган слуха и равновесия, на ее поверхности имеется наружное слуховое отверстие, ведущее в наружный слуховой проход. Основная кость находится в основании черепа, решетчатая — впереди нее.

В состав *лицевого черепа* входят парные кости — верхнечелюстные, нижние носовые раковины, нёбные, скуловые, носовые, слезные — и непарные кости — сошник (часть носовой перегородки), нижняя челюсть, подъязычная (располагается под корнем языка). Верхняя и нижняя челюсти имеют ячейки для зубов. Для всех костей черепа, кроме нижнечелюстной, характерно непрерывное соединение друг с другом (межкостные швы).

Скелет верхней конечности состоит из скелета плечевого пояса и скелета свободной верхней конечности. *Плечевой пояс* образован парными лопатками и парными ключицами. Ключица — S-образно изогнутая кость; имеет тело и два конца: один — для сочленения с грудиной, другой — для сочленения с лопаткой. Лопатка — плоская, треугольной формы кость, сочленяющаяся с плечевой костью и грудиной. Лопатки соединены с грудной клеткой посредством мышц подвижно и своими движениями увеличивают объем движений верхней конечности. *Скелет свободной верхней конечности* состоит из плечевой кости, костей предплечья (локтевой и лучевой) и костей кисти. Кисть включает 8 костей запястья и 5 образующих ладонь костей пястья и фаланг пальцев. Большой палец состоит из двух, а остальные — из трех фаланг.

Скелет нижней конечности включает кости тазового пояса и кости свободной нижней конечности. *Тазовый пояс* состоит из двух тазовых костей, которые образуются за счет срастания подвздошной, лобковой и седалищной костей. В месте их соединения находится вертлужная впадина, в нее входит головка бедренной кости. Тазовые кости, соединяясь друг с другом спереди за счет симфиза между двумя лобковыми костями и посредством суставов между подвздошными костями и крестцом сзади, формируют костное кольцо — таз. Он служит для соединения свободных конечностей с туловищем, а также образует полость, содержащую внутренние органы. *Скелет свободной нижней конечности* состоит из бедренной кости, костей голени (большая берцовая и малая берцовая), костей стопы (7 костей предплюсны, 5 костей плюсны и фаланги пальцев). В связи с прямохождением стопа человека приобрела сводчатую форму.

38.2. Скелетные мышцы

Скелетные мышцы выполняют в теле человека ряд функций, связанных с различными сторонами жизнедеятельности: перемещением тела в пространстве, перемещением частей тела друг относительно друга, поддержанием позы, тончайшими движениями рук и пальцев, дыхательными движениями, жеванием и глотанием, мимикой, артикуляцией звуков и т.д. Скелетная муску-

латура человека претерпела глубокие изменения в связи с прямохождением, способностью к труду и членораздельной речи.

Основными структурными элементами скелетной мышцы являются *поперечно-полосатые мышечные волокна*, которые осуществляют ее сокращение. Мышечные волокна собираются в пучки, между которыми находятся соединительнотканые прослойки. Они выполняют опорную функцию. В них расположены кровеносные капилляры, питающие мышцу, а также двигательные и чувствительные нервы. Отдельные мышцы и группы мышц, кроме того, окружены плотными и прочными соединительноткаными футлярами — *фасциями* (названными Н.И. Пироговым "мягким скелетом тела"). Мышечные волокна образуют тело, или брюшко мышцы, которое на концах переходит в сухожилия, служащие для прикрепления мышц к костям. По форме мышцы подразделяются на длинные, короткие и широкие. В зависимости от количества начальных частей (головок) и средних частей (брюшек) мышцы могут быть двух-, трех- и четырехглавыми, двубрюшными и т.д. По функции мышцы подразделяют на сгибатели, разгибатели, приводящие, отводящие, синергисты (содружественные) и антагонисты.

38.2.1. Обзор скелетных мышц человека

Скелетная мускулатура составляет 40% массы тела человека и насчитывает около 400 скелетных мышц. Выделяют мышцы туловища, верхних конечностей, нижних конечностей, головы и шеи (рис.38.4).

К мышцам туловища относят мышцы спины, груди и живота. Различают поверхностные мышцы спины (трапециевидная, широчайшая мышца спины и др.) и глубокие мышцы спины. Поверхностные мышцы спины обеспечивают движение конечностей и отчасти головы и шеи; глубокие мышцы располагаются между позвонками и ребрами и при своем сокращении вызывают разгибание и вращение позвоночника, поддерживают вертикальное положение тела.

Мышцы груди подразделяют на прикрепляющиеся к костям верхних конечностей (большая и малая грудные мышцы, передняя зубчатая и др.), осуществляющие движение верхней конечности, и собственно мышцы груди (наружные и внутренние межреберные и др.), изменяющие положение ребер и тем самым обеспечивающие акт дыхания. К этой группе мышц относят также диафрагму, располагающуюся на границе грудной и брюшной полости. Диафрагма — дыхательная мышца. При сокращении она опускается, ее купол уплощается (объем грудной клетки увеличивается — происходит вдох), при расслаблении она поднимается и принимает форму купола (объем грудной клетки умень-

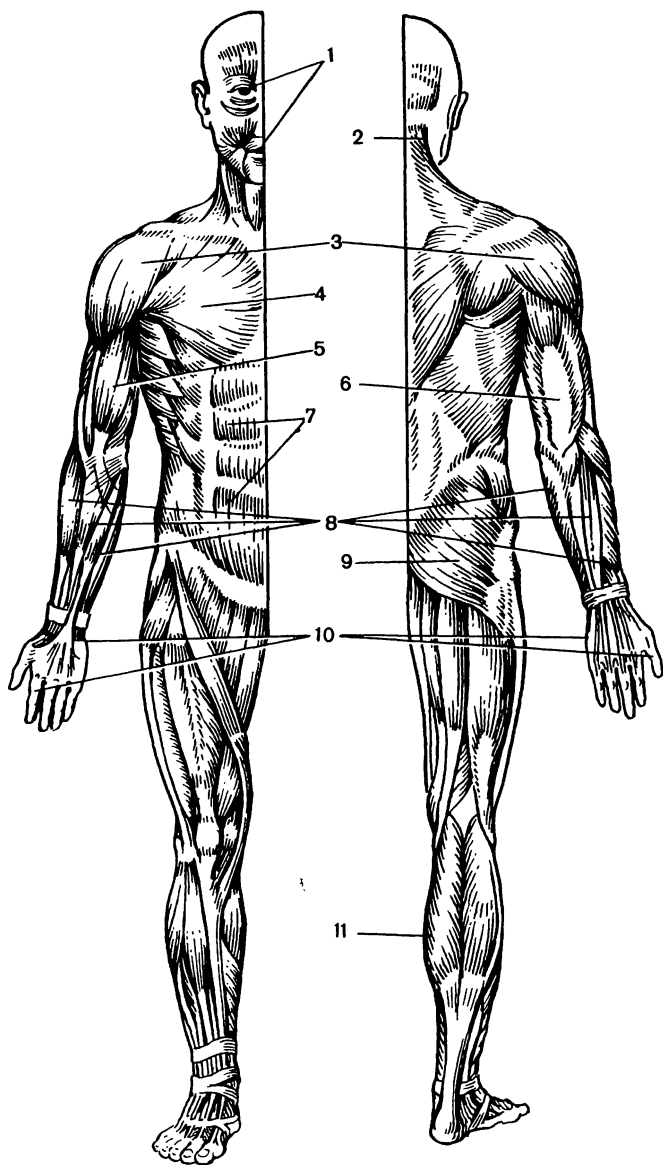


Рис. 38.4. Мышцы тела человека:

1 — мимические мышцы лица, 2 — мышцы затылка, 3 — дельтовидная, 4 — большая грудная, 5 — двуглавая, 6 — трехглавая, 7 — мышцы брюшного пресса, 8 — мышцы предплечья, 9 — ягодичная, 10 — мышцы кисти, 11 — икроножная

шается — происходит выдох). В диафрагме имеются три отверстия — для пищевода, аорты и нижней полой вены.

Мышцы живота — косые наружные и внутренние, поперечная, прямая и др. — участвуют в образовании стенок брюшной полости. При сокращении этих мышц происходит сгибание позвоночника вперед и повороты туловища в стороны, а также изменение объема грудной клетки. Мышцы брюшной стенки образуют брюшной пресс, способствующий мочеиспусканию, дефекации, а у женщин еще и родовой деятельности.

Мышцы верхней конечности подразделяют на мышцы плечевого пояса и свободной верхней конечности. Мышцы плечевого пояса (дельтовидная и др.) обеспечивают движение руки в области плечевого сустава и движение лопатки. Мышцы свободной верхней конечности содержат мышцы плеча (передняя группа мышц-сгибателей в плечевом и локтевом суставе — двуглавая мышца плеча и др.; задняя группа мышц-разгибателей в локтевом суставе — трехглавая мышца плеча и др.); мышцы предплечья также делят на две группы (переднюю — сгибатели кисти и пальцев, заднюю — разгибатели); мышцы кисти обеспечивают разнообразные движения пальцев.

Мышцы нижней конечности подразделяют на мышцы таза и мышцы свободной нижней конечности (мышцы бедра, голени, стопы). К мышцам таза относят подвздошно-поясничную, большую, среднюю и малую ягодичные и др. Они обеспечивают сгибание и разгибание в тазобедренном суставе, а также сохранение вертикального положения тела. На бедре различают три группы мышц: переднюю (четырёхглавая мышца бедра и другие разгибают голень и сгибают бедро), заднюю (двуглавая мышца бедра и другие сгибают голень и разгибают бедро) и внутреннюю группу мышц, которые приводят бедро к средней линии тела и сгибают тазобедренный сустав. На голени также различают три группы мышц: переднюю (разгибают пальцы и стопу), заднюю (икроножную, камбаловидную и др., сгибают стопу и пальцы), наружные (сгибают и отводят стопу).

Среди мышц шеи выделяют поверхностную, среднюю (мышцы подъязычной кости) и глубокую группы. Из поверхностных наиболее крупная грудино-ключично-сосцевидная мышца наклоняет назад и поворачивает голову в сторону. Мышцы, расположенные выше подъязычной кости, образуют нижнюю стенку ротовой полости и опускают нижнюю челюсть. Мышцы, расположенные ниже подъязычной кости, опускают подъязычную кость и обеспечивают подвижность гортанных хрящей. Глубокие мышцы шеи наклоняют или поворачивают голову и поднимают I и II ребра, действуя как дыхательные мышцы.

Мышцы головы составляют три группы мышц: жевательные, мимические и произвольные мышцы внутренних органов головы

(мягкого нёба, языка, глаз, среднего уха). Жевательные мышцы приводят в движение нижнюю челюсть. Мимические мышцы прикрепляются одним концом к коже, другим — к кости (лобная, щечная, скуловая и др.) или только к коже (круговая мышца рта). Сокращаясь, они изменяют выражение лица, участвуют в замыкании и расширении отверстий лица (глазниц, рта, ноздрей), обеспечивают подвижность щек, губ, ноздрей.

38.2.2. Работа мышц

Скелетные мышцы прикрепляются с двух сторон от сустава и при своем сокращении производят в нем движение. Обычно мышцы, осуществляющие сгибание, — **флексоры** — находятся спереди, а производящие разгибание — **экстензоры** — сзади от сустава. Только в коленном и голеностопном суставах передние мышцы, наоборот, производят разгибание, а задние — сгибание. Мышцы, лежащие снаружи (латерально) от сустава, — **абдукторы** — выполняют функцию отведения, а лежащие внутри (медиально) от него — **аддукторы** — приведение. Вращение производят мышцы, расположенные косо или поперечно по отношению к вертикальной оси (**пронаторы** — вращающие внутрь, **супинаторы** — кнаружи). В осуществлении движения участвует обычно несколько групп мышц. Мышцы, производящие одновременно движение в одном направлении в данном суставе, называют **синергистами** (плечевая, двуглавая мышцы плеча); мышцы, выполняющие противоположную функцию (двуглавая, трехглавая мышцы плеча), — **антагонистами**. Работа различных групп мышц происходит согласованно: так, если мышцы-сгибатели сокращаются, то мышцы-разгибатели в это время расслабляются. В координации движений основная роль принадлежит нервной системе.

Мышцы работают **рефлекторно**, т.е. сокращаются под влиянием нервных импульсов, поступающих из центральной нервной системы. Корковый отдел двигательного анализатора находится в передней центральной извилине коры больших полушарий. Но непосредственно мышцы получают импульсы от мотонейронов, тела которых расположены в передних рогах серого вещества спинного мозга, продолговатом и среднем мозге. В процессе движения мозг на основе обратных связей (от рецепторов мышц) постоянно получает сигналы о ходе его осуществления. Передача возбуждения с нерва на мышцы осуществляется через нервно-мышечный синапс. Медиатором служит ацетилхолин, который накапливается в пузырьках, расположенных в окончаниях двигательного нерва. Под влиянием нервного импульса ацетилхолин высвобождается, поступает в синаптическую щель, связывается с рецепторами постсинаптической мембраны мышечного волокна и возбуждает ее. Возникающий при этом электрический импульс распространяется по мембране, что приводит к увеличению проницаемости эндоплазматической сети мышечного волокна для ионов Ca^{2+} . Ионы Ca^{2+} поступают в цитоплазму, активируют белок

миозин, который является ферментом, катализирующим отщепление от АТФ одного фосфатного остатка. Вследствие этого высвобождается энергия, необходимая для сокращения.

Характер сокращения скелетной мышцы зависит от частоты нервных импульсов, поступающих к мышце. В естественных условиях к мышце из ЦНС следует ряд импульсов, на которые она отвечает длительным **тетаническим сокращением**. Тетанически сокращаться способны только скелетные мышцы. Тетанус возникает вследствие суммации одиночных мышечных сокращений при частоте 40 — 50 имп/с. При частоте 10 — 20 имп/с мышца находится в состоянии мышечного тонуса, что необходимо для поддержания позы.

При интенсивной мышечной нагрузке может наступать утомление. Утомлением называют временное понижение работоспособности клетки, органа или целого организма, наступающее в результате работы и исчезающее после отдыха. В экспериментальных условиях понижение работоспособности мышцы при длительном раздражении связано с накоплением в ней продуктов обмена (фосфорной, молочной кислот), влияющих на возбудимость клеточной мембраны, а также с истощением энергетических запасов. При длительной работе мышцы уменьшаются запасы гликогена в ней и соответственно нарушаются процессы синтеза АТФ, необходимого для осуществления сокращения.

В настоящее время показано, что в естественных условиях процесс утомления затрагивает прежде всего центральную нервную систему, затем нервно-мышечный синапс и в последнюю очередь мышцу. И.М. Сеченов показал, что временное восстановление работоспособности мышцы утомленной руки может быть достигнуто включением в работу мышцы другой руки или мышцы нижних конечностей. Он рассматривал эти факты как доказательство того, что утомление развивается прежде всего в нервных центрах.

При тренировке мышц повышается их работоспособность, утолщаются мышечные волокна, возрастает количество гликогена в них, увеличивается коэффициент использования кислорода, восстановительные процессы после мышечной работы происходят быстрее, чем у нетренированных.

Ключевые слова и понятия

Апоневроз
Брюшко мышцы
Гаверсов канал
Головка мышцы
Грудная клетка
Губчатое вещество
Губчатые кости
Компактное вещество
Костная ткань
Костные пластинки
Лицевой череп

Мозговой череп
Мышечные волокна
Мышечный тонус
Мышцы головы
Мышцы верхних конечностей
Мышцы нижних конечностей
Мышцы туловища
Мышцы шеи
Неподвижные соединения костей
Непрерывные соединения костей
Остеон

Плечевой пояс
 Плоские кости
 Подвижные соединения костей
 Позвоночный столб
 Полуподвижные соединения костей
 Полусустав
 Прерывистые соединения костей
 Свободная верхняя конечность
 Свободная нижняя конечность
 Скелет
 Скелет верхней конечности
 Скелет головы

Скелетные мышцы
 Скелет нижней конечности
 Скелет туловища
 Смешанные кости
 Соединительнотканнные оболочки
 Суставы
 Сухожилия
 Тазовый пояс
 Тетаническое сокращение мышц
 Трубчатые кости
 Утомление
 Фасции

Проверьте себя

- Какие клетки входят в состав костной ткани?
а) Остеоциты; б) миоциты; в) фибробласты; г) остеокласты; д) остеобласты.
- Кость растет в длину за счет:
а) эпифиза; б) диафиза; в) хрящевой прослойки; г) губчатого вещества кости.
- Кость растет в толщину за счет:
а) вставочных пластинок; б) компактного вещества кости; в) надкостницы; г) хрящевой прослойки; д) остеонов.
- Укажите, какой группе костей (трубчатые длинные — 1, трубчатые короткие — 2, губчатые длинные — 3, губчатые короткие — 4, плоские — 5, смешанные — 6) соответствует та или иная кость:
а) теменная; б) бедренная; в) ребро; г) фаланги пальцев; д) грудина; е) позвонок; ж) кости запястья; з) основная; и) лопатка; к) плечевая.
- К прерывистым соединениям костей относятся соединения, кроме:
а) тазобедренного сустава; б) межпозвоночных хрящевых дисков; в) грудиноключичного сочленения; г) соединения между лобной и теменной костями; д) межфаланговых соединений костей.
- Назовите основные элементы сустава:
а) суставные поверхности; б) диафиз; в) суставная полость; г) надкостница; д) суставная капсула; е) синовиальная жидкость.
- Назовите, какому отделу скелета (мозговой череп — 1, грудная клетка — 2, тазовый пояс — 3, плечевой пояс — 4) соответствуют следующие кости:
а) седалищная; б) решетчатая; в) грудина; г) подвздошная; д) теменная; е) ключица; ж) ребра; з) позвонки; и) лобковая; к) височная; л) основная; м) бедренная; н) лобная.
- Какие элементы ткани составляют основу скелетной мышцы?
а) Гладкие мышечные клетки; б) эпителиальные клетки; в) соединительнотканнные клетки; д) поперечно-полосатые мышечные клетки.
- Укажите, какой форме (длинные — 1, широкие — 2, короткие — 3) соответствуют следующие мышцы:
а) трапециевидная; б) прямая мышца живота; в) наружные межреберные; г) поперечная мышца живота; д) двуглавая мышца плеча; е) икроножная; ж) внутренние межреберные.
- Как располагаются мышцы, осуществляющие сгибание (1), разгибание (2), отведение (3), приведение (4), вращение (5)?
а) Внутри (медиально) от сустава; б) снаружи (латерально) от сустава; в) спереди от сустава; г) сзади от сустава; д) поперечно по отношению к вертикальной оси.
- Как прикрепляются мышцы к костям?
а) Брюшком; б) сухожилием; в) головкой; г) поперечно-полосатой мышечной тканью.
- После смерти возникает состояние, называемое трупным окоченением, при котором мышцы сохраняют фиксированное положение. Как вы можете объяснить это явление, зная механизм мышечного сокращения?

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже понятия и термины и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) внутренние органы, полости тела, обмен веществ;
 - б) метаболизм, ассимиляция, диссимиляция, энергия; в) пищеварительный канал, пищевые вещества, всасывание.
2. Перечислить отделы пищеварительного канала, указать особенности их строения и функции, которые они выполняют.
3. Назвать пищеварительные железы, пищеварительные соки и указать на их роль в процессах пищеварения.
4. Перечислить ферменты, необходимые для расщепления разных компонентов пищи, и условия, при которых эти ферменты активны.
5. Охарактеризовать обмен белков, углеводов, жиров, воды и минеральных солей. Показать взаимосвязь между этими видами обмена веществ.
6. Показать значение витаминов для обменных процессов и определенных жизненных функций.

Органы пищеварительной, дыхательной и мочеполовой систем называют **внутренними органами**. Они расположены главным образом в грудной и брюшной полостях и, за исключением половых органов, обеспечивают обмен веществ. Грудная и брюшная полости покрыты *серозной оболочкой*, образующей замкнутые мешки (плевральный, перикардиальный и брюшинный). Серозная оболочка состоит из волокнистой соединительной ткани, выстланной снаружи однослойным эпителием. В каждой серозной оболочке различают два листка: *париетальный* (пристеночный) и *висцеральный* (внутренностный). Пристеночный листок покрывает стенки грудной и брюшной полостей, а внутренностный — органы. Между листками имеется серозная жидкость, которая уменьшает трение между органами при их движении.

39.1. Органы пищеварения

Пищеварительная система представляет собой комплекс органов, осуществляющих процесс механической и химической обработки пищи, всасывание переработанных веществ и выведение наружу непереваренных и неусвоенных составных частей пищи. Сложные органические вещества пищи (белки, жиры, углеводы) распадаются на более простые вещества, которые всасываются в кровь или лимфу и усваиваются организмом как пластический и энергетический материал. В пищеварительной системе различают *пищеварительный канал* и *пищеварительные железы*, открывающиеся в него своими выводными протоками (рис. 39.1).

Пищеварительный канал имеет длину 8 — 10 м и подразделяется на отделы: полость рта, глотка, пищевод, желудок, тонкая

кишка и толстая кишка. Стенка пищеварительного канала состоит из трех слоев: наружного (соединительнотканного); среднего (мышечного), образованного в полости рта, в глотке, верхней трети пищевода и в сфинктере прямой кишки поперечно-полосатой мускулатурой, а в остальных отделах пищеварительной трубки — гладкой мускулатурой; внутреннего (слизистого), состоящего из эпителия и соединительнотканной пластинки. Производными эпителия являются большие и малые пищеварительные железы.

В ротовой полости находятся зубы, язык, туда открываются протоки трех пар крупных слюнных желез и многих мелких. Зубы расположены в ячейках альвеолярных отростков верхних и нижних челюстей. Зуб состоит из зубной коронки, шейки и одного или нескольких корней. Внутри зуба имеется небольшая зубная полость, заполненная пульпой (соединительная ткань, богатая сосудами и нервами). Твердую основу зуба составляет *дентин* (разновидность костной ткани). Коронка зуба покрыта *эмалью* — самой твердой тканью организма, а в области корней — *цементом*. Эмаль и цемент также разновидности костной ткани.

Для обозначения количества и порядка расположения зубов используют зубную формулу:

$$\begin{array}{r} 2 \ 1 \ 2 \ 0 \quad 2 \ 1 \ 2 \ 3 \\ \hline 2 \ 1 \ 2 \ 0 \quad 2 \ 1 \ 2 \ 3 \end{array};$$

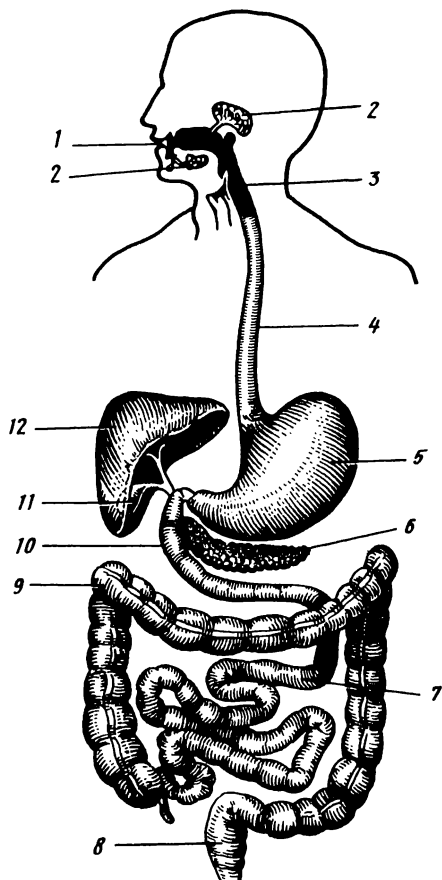


Рис. 39.1. Пищеварительная система человека:

1 — ротовая полость, 2 — слюнные железы (подчелюстная и околоушная), 3 — глотка, 4 — пищевод, 5 — желудок, 6 — поджелудочная железа, 7 — тонкая кишка, 8 — прямая кишка, 9 — толстая кишка, 10 — двенадцатиперстная кишка, 11 — жёлчный пузырь, 12 — печень

Формула зубов обозначает, что в каждой половине верхней и нижней челюсти имеется по два резца, одному клыку, два малых коренных зуба, а у взрослых еще и три больших коренных зуба.

Язык — это мышечный орган, состоящий из поперечно-полосатой мускулатуры. В слизистой языка имеются выросты — *вкусовые сосочки*, содержащие вкусовые рецепторы (а также температурные, болевые и тактильные). Язык является органом речи, участвует в оценке вкуса пищи, помогает ее перемешиванию при жевании, смачиванию ее слюной и глотанию.

В ротовую полость открываются протоки крупных слюнных желез — околоушных, подчелюстных и подъязычных, а также большое количество мелких желез, выделяющих слизистый, серозный и смешанный секрет. Секретия слюнных желез происходит рефлекторно при раздражении рецепторов языка и слизистой оболочки рта. Далее по чувствительным нейронам возбуждение проводится в центр слюноотделения продолговатого мозга и затем по двигательным нейронам передается к слюнным железам. Слюна может выделяться не только во время еды, но и при виде вкусной пищи, ощущении ее запаха и др.

Слюна состоит на 98,5 — 99% из воды (1 — 1,5% сухого остатка), имеет щелочную реакцию. Основными компонентами слюны являются *муцин* (слизистое белковое вещество, помогающее формированию пищевого комка), *лизоцим* (бактерицидное вещество), ферменты *амилаза* и *мальтаза*. Амилаза расщепляет крахмал до мальтозы, а мальтаза — дисахарид мальтозу на две молекулы глюкозы. Ферменты слюны активны в слабощелочной среде. Пища находится в ротовой полости 15 — 20 с. За это время она измельчается, смягчается слюной; формируется пищевой комок, частично происходит переваривание углеводов, которое может продолжаться ферментами, содержащимися в слюне, во время продвижения пищевого комка по пищеводу и некоторое время в желудке.

Следующий отдел пищеварительного канала — глотка — мышечная трубка, расположенная впереди шейных позвонков. В глотке различают три части: *носоглотку*, *ротоглотку* и *гортанную часть* глотки. В ротовой части перекрещиваются дыхательные и пищеварительные пути. В глотку открываются *хоаны* (соединяют ее с носовой полостью), *отверстия евстахиев труб* (связывают глотку с полостью среднего уха); в ротовой части глотка через зев сообщается с полостью рта, и в гортанной части открывается вход в гортань и отверстие пищевода.

При попадании пищи на корень языка или мягкое нёбо рефлекторно возникают глотательные движения. Сокращаются мышцы, поднимающие мягкое нёбо (закрывают вход в носовую полость), подъязычная кость и гортань поднимаются (надгортанник закрывает вход в гортань). Пищевой комок, соскальзывая с языка,

попадает через зев в глотку и сокращением мышц глотки проталкивается в пищевод.

Пищевод — мышечная трубка длиной 25 — 30 см. Верхняя треть пищевода образована поперечно-полосатой мышечной тканью, остальная часть — гладкой мышечной тканью. Пищевод проходит через отверстие в диафрагме в брюшную полость и здесь переходит в желудок. Функция пищевода — активное проведение пищевого комка перистальтическими сокращениями мышечной оболочки.

Желудок — мешковидная, расширенная часть пищеварительной трубки. Стенка его состоит из соединительнотканной, мышечной и слизистой оболочек. В желудке различают вход, или кардиальную часть, дно, тело и выход, или пилорическую часть. Вогнутый край желудка называют малой кривизной, выпуклый край — большой кривизной. Емкость желудка составляет от одного до нескольких литров. В слизистой оболочке находятся трубчатые железы, вырабатывающие *желудочный сок* (2,0 — 2,5 л/сут). Они содержат главные клетки, образующие пищеварительные ферменты, обкладочные клетки, вырабатывающие соляную кислоту, и добавочные клетки, выделяющие мукоидный (слизистый) секрет.

Желудочный сок имеет кислую реакцию (концентрация HCl 0,5%). Соляная кислота обладает бактерицидным действием; активирует пепсин, вызывает денатурацию и набухание белков и тем самым способствуют их последующему расщеплению пепсином. Слизь, содержащая мукоиды, защищает оболочку желудка от механических и химических раздражений. В состав желудочного сока входят ферменты — пепсин, желатиназа, липаза, химозин. Пепсин расщепляет белки до полипептидов, желатиназа гидролизует желатин, липаза расщепляет эмульгированные жиры молока на глицерин и жирные кислоты, химозин створаживает молоко.

Для изучения пищеварения в желудке И.П. Павловым был предложен *метод наложения фистулы* на желудок собаки в сочетании с перерезкой пищевода. У такой собаки во время еды пища не попадала в желудок — *мнимое кормление*. Применение этого метода позволило установить, что желудочная секреция осуществляется рефлекторно. Отделение желудочного сока связано с видом пищи, ее запахом, а также раздражением пищи рецепторов ротовой полости и желудка. Импульсы от рецепторов по чувствительным волокнам достигают пищевого центра в продолговатом мозге, а от него по двигательным нервам поступают к железам желудка, вызывая отделение желудочного сока. Важное значение для пищеварения имеет также гуморальное воздействие на деятельность желез желудка, осуществляемое различными веществами, которые входят в состав пищи, а также биологически активными веществами, образующимися в слизистой оболочке желудка и двенадцатиперстной кишки.

При длительном непоступлении пищи в желудок субъективно возникают ощущения *голода*. В формировании чувства голода ведущая роль принадлежит центральной нервной системе. При этом от пустого желудка к головному мозгу идут потоки нервных импульсов. Эти ощущения исчезают в процессе еды, когда пища начинает поступать в желудок, и не возобновляются, пока желудок наполнен. Следует отличать понятия голода и *аппетита*. Для устранения ощущения голода основное значение имеет количество поглощаемой пищи. Аппетит же характеризуется избирательным отношением к качеству пищи и зависит от множества психологических факторов.

При сокращении стенок желудка пища перемешивается с желудочным соком. Перистальтическими движениями она перемещается вдоль стенок к пилорическому отделу. При поступлении кислой пищевой массы в пилорический отдел происходит раздражение рецепторов слизистой этой части желудка, что приводит к раскрытию сфинктера в двенадцатиперстную кишку. Щелочная реакция в ней меняется на кислую, это вызывает рефлекторное закрытие сфинктера.

Иногда в результате попадания недоброкачественной пищи или сильно раздражающих веществ происходит рвота, которая появляется в результате возбуждения центра рвотного рефлекса в продолговатом мозге. При этом содержимое верхних отделов кишечника возвращается в желудок и вместе с его содержимым выбрасывается через пищевод в полость рта благодаря антиперистальтике и сильным сокращениям диафрагмы и брюшных мышц.

Наиболее крупные пищеварительные железы — поджелудочная железа и печень.

Поджелудочная железа расположена позади желудка на задней брюшной стенке. В ней различают правый утолщенный конец — головку, средний отдел — тело, левый суживающийся конец — хвост. Железа состоит из экзокринной части, вырабатывающей панкреатический сок (поступает в двенадцатиперстную кишку по выводному протоку поджелудочной железы), и эндокринной (островкой) части, секретирующей в кровь гормоны *инсулин* и *глюкагон*.

Сок поджелудочной железы имеет щелочную реакцию и содержит ряд пищеварительных ферментов. *Трипсиноген* — профермент, переходящий в двенадцатиперстной кишке под влиянием энтерокиназы (входит в состав кишечного сока) в трипсин. *Трипсин* в щелочной среде действует на белки и промежуточные продукты распада, расщепляя их до аминокислот. *Амилаза*, *мальтаза* и *лактаза* расщепляют углеводы. *Липаза* в присутствии жёлчи расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты. *Нуклеазы* расщепляют нуклеиновые кислоты до нуклеотидов.

Секреция панкреатического сока осуществляется рефлекторно (1,5 — 2 л/сут).

Печень расположена в брюшной полости под диафрагмой. Структурной и функциональной единицей ее является долька. Печень состоит из долек, разделенных прослойками соединительной ткани. Дольки образованы печеночными клетками; между ними находятся жёлчные и кровеносные капилляры. В центре дольки проходит вена, в междольковой соединительной ткани расположены сосуды и нервы. В ворота печени входят воротная вена и печеночная артерия, а выходят печеночная вена и слагающийся из правого и левого жёлчных протоков общий печеночный проток. Общий печеночный проток, сливаясь с протоком жёлчного пузыря, образует общий жёлчный проток, который вместе с протоком поджелудочной железы открывается в двенадцатиперстную кишку.

Образование жёлчи происходит непрерывно независимо от того, находится ли пища в пищеварительном канале. Вне процесса пищеварения жёлчь поступает в жёлчный пузырь. Отделение жёлчи усиливается во время еды. Жёлчь имеет щелочную реакцию, содержит помимо воды жёлчные кислоты (гликохолевую и таурохолевую) и жёлчные пигменты (билирубин и биливердин). Жёлчь не содержит пищеварительных ферментов, но выполняет разнообразные функции, связанные с пищеварением: активирует действие всех пищеварительных ферментов, эмульгирует жиры, способствует всасыванию жирных кислот, обеспечивает щелочную реакцию тонкой кишки, усиливает перистальтику кишечника, усиливает сокоотделение поджелудочной железы. Помимо участия в пищеварении печень выполняет барьерную функцию в организме, обезвреживая ядовитые вещества, образующиеся в процессе обмена веществ или поступившие извне. В клетках печени синтезируется гликоген.

Тонкая кишка — самая длинная часть пищеварительной трубки (5 — 7 м). Она подразделяется на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную. Двенадцатиперстная кишка (длиной около 30 см) имеет форму подковы. В ней пищевая кашица подвергается переваривающему действию сока поджелудочной железы, жёлчи и сока кишечных желез. Кишечный сок выделяется железами, расположенными в слизистой оболочке на протяжении всей тонкой кишки. Входящие в его состав ферменты завершают процесс расщепления питательных веществ: пептидаза — полипептидов; амилаза, мальтаза, инвертаза, лактаза — полисахаридов; липаза — жиров; энтерокиназа переводит трипсиноген в трипсин.

В зависимости от локализации пищеварительного процесса в кишечнике различают полостное и пристеночное пищеварение. Полостное пищеварение происходит в полости кишечника под воздействием пищеварительных ферментов, выделяемых в составе пищеварительных соков. Пристеночное пищеварение осуществля-

ются ферментами, фиксированными на клеточной мембране, на границе внеклеточной и внутриклеточной сред. Мембраны образуют огромное количество микроворсинок (до 3000 на клетке), на которых адсорбируется мощный слой пищеварительных ферментов. *Маятникообразные движения* кольцевых и продольных мышц способствуют перемешиванию пищевой кашицы, *перистальтические волнообразные движения* кольцевых мышц обеспечивает продвижение кашицы к толстой кишке.

Толстая кишка имеет длину 1,5 — 2 м, диаметр в среднем 4 см и включает три отдела: слепую кишку с червеобразным отростком, ободочную и прямую кишку. На границе перехода подвздошной кишки в слепую слизистая оболочка вместе с мышечной образует *илеоцекальный клапан*, выполняющий роль сфинктера, который допускает свободное движение содержимого тонкой кишки в толстую отдельными порциями и препятствует его обратному перемещению. Для толстой кишки, как и для тонкой, характерны перистальтические и маятникообразные движения. Железы толстой кишки вырабатывают небольшое количество сока, который не содержит ферментов, а имеет много слизи, необходимой для формирования кала.

В толстой кишке находится большое количество бактерий. Одни из них вызывают брожение клетчатки, другие — гниение белка; ряд бактерий синтезирует витамины (К и группы В).

Продукты гидролиза клетчатки всасываются и используются организмом. При распаде белков выделяются ядовитые вещества (индол, скатол, фенол и др.), причем часть из них всасывается в кровь, поступает в печень и там обезвреживается. В толстой кишке всасывается вода (до 4л/сут). Пищевые остатки превращаются в каловые массы, скапливаются в прямой кишке и затем удаляются через анальное отверстие. Центр рефлекса дефекации помещается в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга.

Тощая и подвздошная кишки — основные места всасывания, т.е. процесса перехода веществ из органов пищеварительного тракта в кровь и лимфу. Оно осуществляется за счет выростов слизистой тон-

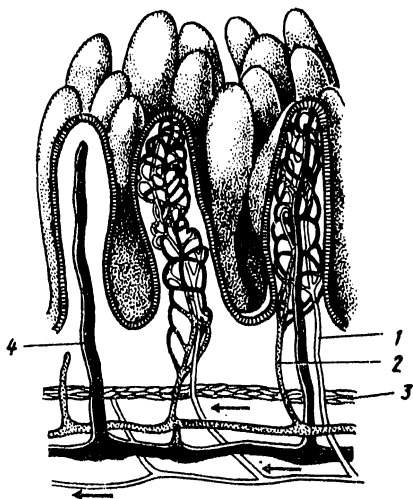


Рис. 39.2. Строение кишечной ворсинки:
1 — артерия, 2 — вена, 3 — гладкие мышцы, 4 — центральный лимфатический сосуд; стрелками показано направление тока крови

кой кишки — ворсинок (рис. 39.2), эпителий которых образует микроворсинки. Внутри микроворсинок проходят микроканалы, по которым всасывающиеся вещества поступают в цитоплазму клеток слизистой и затем в кровеносные и лимфатические сосуды, проходящие внутри ворсинок. Во всасывании большую роль играют диффузия, осмос, фильтрация и сокращение ворсинок. Аминокислоты и глюкоза всасываются в кровь. Глицерин растворим в воде и легко поступает в клетки. Жирные кислоты предварительно соединяются со щелочами, образуя соли, которые в присутствии желчных кислот хорошо растворяются и всасываются. В эпителии ворсинок глицерин и соли жирных кислот взаимодействуют, образуя специфичный для человека жир, который поступает в лимфу. Всасывание воды и солей происходит в желудке, тонкой и толстой кишках.

39.2. Обмен веществ

Обмен веществ — одно из основных свойств живых организмов. Суть его состоит в постоянном обмене веществ и энергии между организмом и внешней средой. Вещества, поступающие с пищей, распадаются на относительно простые химические соединения, которые усваиваются организмом и служат пластическим материалом для его построения. При распаде и превращении различных компонентов пищи выделяется энергия, расходуемая для осуществления ряда функций. Конечные продукты распада выводятся из организма. Совокупность всех химических превращений (т.е. процессов ассимиляции и диссимиляции) в живом организме, обеспечивающих его жизнедеятельность, называют обменом веществ (или метаболизмом). В период роста организма преобладает ассимиляция; во взрослом организме устанавливается относительное равновесие между ассимиляцией и диссимиляцией; в старческом возрасте ассимиляция отстает от диссимиляции.⁵⁰

39.2.1. Обмен белков

Аминокислоты, входящие в состав белков, подразделяют на заменимые и незаменимые. Первые могут синтезироваться в организме и допускают замену другими аминокислотами (серин, глицин, тирозин и др.); отсутствие вторых (даже одной аминокислоты) может нарушить обмен белков в организме (валин, лизин, триптофан и др.). Белки, содержащие все необходимые организму аминокислоты в необходимых количествах, называют полноценными (в основном белки животного происхождения). Белки, в которых отсутствует или находится в недостаточном количестве та или иная незаменимая аминокислота, называют неполноценными (в основном белки растительного происхождения). Два или три неполноценных белка, дополняя друг друга,

могут обеспечить сбалансированное питание человека. Суточная потребность в белках составляет около 80 — 150 г и зависит от интенсивности физической нагрузки. При избытке поступающих с пищей белков они превращаются в жиры и углеводы.

Белки пищи расщепляются ферментами пищеварительных соков до аминокислот, которые всасываются в кровь. С током крови они поступают к клеткам тела, где образуются белки, специфические для человека. Наряду с этим белки служат одним из источников энергии. При распаде 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж. Однако организм использует белки как источник энергии лишь при истощении иных источников — углеводов и жиров. У взрослого организма общее количество белков постоянно, так как их синтезируется столько, сколько подвергается распаду. Показано, что 50% белков печени обновляется через 4, белков мышечной ткани — через 24, белков кожи — через 300 сут. Конечные продукты распада белков — CO_2 , H_2O , мочевина, мочевая кислота и др. — выводятся из организма с мочой и потом. Образующийся при распаде аминокислот аммиак нейтрализуется в печени путем образования мочевины.

В регуляции белкового обмена наиболее важную роль играют гормоны щитовидной железы (тироксин), гипофиза (соматотропный) и коры надпочечников (гидрокортизон, кортикостерон).

39.2.2. Обмен углеводов

Углеводы — основной источник энергии в организме. При расщеплении 1 г высвобождается 17,6 кДж. Суточное потребление углеводов должно составлять около 500 г. При избытке их в пище углеводы могут превращаться в жиры, а при недостатке они могут образовываться из белков и жиров. Сложные углеводы пищи расщепляются в пищеварительном тракте до моносахаридов, которые с током крови попадают в печень, где из них синтезируется гликоген. При нормальном смешанном питании от 3 до 5% глюкозы превращается в гликоген, 25 — в жиры, 70% окисляется до CO_2 и H_2O . В мышцах также синтезируется гликоген. Распад гликогена является основным источником энергии мышечного сокращения. Гормоны адреналин, глюкагон и адренокортикотропный гормон вызывают повышение расщепления гликогена, тогда как инсулин тормозит распад гликогена и способствует его синтезу из глюкозы в печени. Согласованное действие этих гормонов сохраняет определенный уровень глюкозы в крови.

39.2.3. Обмен жиров

Жиры содержат наибольшие запасы энергии. При распаде 1 г выделяется 38,9 кДж энергии. Половина энергетических затрат печени, почек, находящихся в покое сердечной и скелетной мышц

обеспечиваются за счет окисления жирных кислот и глицерина. Из липидов строятся оболочки клеток, липиды входят в состав медиаторов и гормонов, образуют жировые отложения в подкожной клетчатке, сальнике и других тканях и по мере необходимости используются организмом. Суточная потребность в жирах составляет 70 — 80 г. Избыточное употребление в пищу углеводов и белков приводит к отложению жира в организме. В норме у человека 25 — 30% углеводов пищи превращаются в жиры. В регуляции жирового обмена существенную роль играют железы внутренней секреции — надпочечники, гипофиз, щитовидная железа.

Процессы превращения жиров, углеводов и белков строго согласованы между собой. Единство в превращении этих трех групп веществ обусловлено тем, что при их распаде образуются общие промежуточные продукты, из которых в определенных условиях могут образовываться либо аминокислоты, либо углеводы, либо жирные кислоты или же эти общие метаболиты могут вовлекаться в окислительные реакции и расщепляться до CO_2 , H_2O с выделением энергии.

39.2.4. Водно-солевой обмен

Вода составляет около 70% массы тела. Суточная потребность в воде для взрослого организма соответствует 2,5 — 3 л. Воду, которую человек получает в виде питья (1500 мл) и в составе пищевых продуктов (1000 — 1200 мл), называют *экзогенной*. Воду, которая образуется при окислительном распаде в организме белков, жиров и углеводов, называют *эндогенной* (500 мл). Основная масса всей воды содержится в протоплазме клеток (72%). Это *внутриклеточная* вода. *Внеклеточная* вода входит в состав крови, лимфы, спинномозговой жидкости (28%).

В нормальных условиях организм взрослого человека находится в состоянии равновесия относительно потребления воды и ее выделения, которое осуществляется почками — 1200 — 1500 мл, кожей — 800, легкими в виде водяного пара — 500, через кишечник с калом — 100 — 150 мл. Поступление воды контролируется потребностью в ней, проявляющейся в чувстве жажды. Это чувство возникает при возбуждении питьевого центра в гипоталамусе.

Организм нуждается в поступлении не только воды, но и минеральных веществ. В сутки человеку необходимо не менее 8 г натрия, 4 г хлора, 3 г калия, 0,8 г кальция, 2 г фосфора, 15 — 20 мг железа и др. Натрий, калий и хлор необходимы для поддержания кислотно-щелочного равновесия, калий участвует в обеспечении процессов возбудимости нервной и мышечной тканей. Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот, АТФ, некоторых ферментов; в соединении с кальцием и магнием образует костный

скелет. Железо необходимо для гемоглобина, миоглобина, а также ферментов, участвующих в окислительно-восстановительных реакциях. Большое значение имеют микроэлементы: иод входит в состав гормонов щитовидной железы; цинк — поджелудочной; фтор придает прочность эмали зубов; кобальт является компонентом витамина В₁₂; медь необходима для процесса кроветворения, синтеза гемоглобина, влияет на рост.

39.2.5. Витамины

Витаминами называют группу биологически активных органических соединений различной химической природы, поступающих в организм с пищей растительного и животного происхождения. Они присутствуют в пище в ничтожно малых количествах, но играют очень важную роль в процессах обмена, часто являясь составной частью ферментов. Некоторые витамины синтезируются микробной флорой кишечника. При отсутствии какого-либо витамина или его предшественника возникает болезненное состояние — авитаминоз, при недостаточном поступлении витамина с пищей — гиповитаминоз. Авитаминоз и гиповитаминоз могут возникать не только при отсутствии витаминов в пище, но и при нарушении их всасывания, а также при подавлении микрофлоры кишечника антибиотиками.

Витамины делят на *жирорастворимые* (А, D, E, K) и *водорастворимые* (В₁, В₂, В₆, В₁₂, РР, С и др.). Всего в настоящее время известно около 50 витаминов.

Т а б л и ц а 39.1. Важнейшие витамины

Витамины	Физиологическое действие и гиповитаминозы	Источники (пищевые продукты)	Суточная норма
А	Влияет на зрение, рост и развитие. Участвует в образовании зрительного пигмента. При авитаминозе — нарушение сумеречного зрения (куриная слепота), повреждение роговицы глаз, сухость эпителия и его ороговение	Животные жиры, мясо, печень, яйца, молоко. Источники каротина, из которого образуется витамин А, — морковь, абрикосы, крапива	1,5 мг
Д	Регулирует обмен кальция и фосфора. При недостатке — в детском возрасте развивается рахит (нарушается процесс костеобразования)	Рыбий жир, яичный желток, печень. Образуется в коже под влиянием ультрафиолетовых лучей	2,5 мкг
Е	Обладает противоокислительным действием на внутриклеточные липиды. При недостатке — развивается дистрофия скелетных мышц, ослабляется половая функция	Растительное масло, салат	10—15 мг

Витамин	Физиологическое действие и гиповитаминозы	Источники (пищевые продукты)	Суточная норма
К	Участвует в синтезе протромбина, способствует нормальной свертываемости крови. При недостатке — понижается свертываемость крови	Шпинат, салат, капуста, томаты, морковь. Синтезируется микрофлорой кишечника	0,2—0,3 мг
В ₁	Участвует в обмене углеводов, жиров, белков, в проведении нервного импульса. При недостатке — расстройство двигательной активности, параличи, нарушение работы желудочно-кишечного тракта	Зерновые и бобовые культуры, печень, куриный желток	1,5—2 мг
В ₂	Участвует в клеточном дыхании. При недостатке — помутнение хрусталика, поражение слизистой оболочки рта	Пивные дрожжи, печень, сырые яйца, зерновые и бобовые культуры, томаты	2 — 3 мг
РР	Участвует в клеточном дыхании, нормализует функции желудочно-кишечного тракта, печени. При недостатке — развивается пеллагра (воспаление кожи, понос, слабоумие)	Дрожжи, отруби, пшеница, рис, ячмень, арахис; может синтезироваться из триптофана	15 мг
В ₆	Обмен белков, синтез ферментов, обеспечивающих обмен аминокислот, влияет на кроветворение. При недостатке — заболевание кожи, анемия, судороги	Печень, почки, куриный желток, зерновые и бобовые. Синтезируется микрофлорой кишечника	1,5—3 мг
В ₁₂	Всасывается, соединившись с белком желудочного сока. При недостатке — анемия	Печень, почки, мясо. Синтезируется микрофлорой кишечника	2 мкг
С	Участвует в окислительно-восстановительных процессах. Увеличивает устойчивость к инфекциям. При недостатке — цинга (поражение стенок кровеносных сосудов, развитие мелких кровоизлияний в коже, кровоточивость десен)	Шиповник, хвоя, незрелые грецкие орехи, зеленый лук, черная смородина, картофель, капуста	50—100 мг

Ключевые слова и понятия

Амилаза
Анальный сфинктер
Всасывание
Главные клетки
Глотка
Двенадцатиперстная кишка.

Дейтин
Добавочные клетки
Желудок
Желудочная секреция
Жёлчный пузырь
Жёлчь

Зубная формула	Пищеварительный канал
Зубы	Пищевод
Инсулин	Пищевой центр
Кардиальная часть желудка	Подвздошная кишка
Кишечные ворсинки	Поджелудочная железа
Кишечные железы	Полость рта
Кишечный сок	Привратник
Лактаза	Прямая кишка
Лизоцим	Пульпа
Липаза	Ободочная кишка
Малая и большая кривизна желудка	Общий жёлчный проток
Мальтаза	Общий печеночный проток
Маятникообразные движения	Слепая кишка с аппендиксом
Микроворсинки	Слюнные железы
Муцин	Рвота
Нуклеазы	Толстая кишка
Обкладочные клетки	Тонкая кишка
Пепсин	Тощая кишка
Перистальтические движения	Трипсин
Печень	Цемент
Пилорическая часть желудка	Центр рефлекса дефекации
Пищеварительные железы	Эмаль

Проверьте себя

- Укажите последовательность расположения отделов пищеварительного тракта: а) пищевод; б) тощая кишка; в) подвздошная кишка; г) глотка; д) двенадцатиперстная кишка; е) прямая кишка; ж) ободочная кишка; з) слепая кишка; и) желудок.
- Какие пищеварительные соки участвуют в расщеплении следующих веществ: крахмала (1), гликогена (2), белков (3), жиров (4)? а) Слюна; б) желудочный сок; в) желчь; г) панкреатический сок; д) кишечный сок.
- Определите, какие пищеварительные ферменты расщепляют соответствующие вещества — белки (1), жиры (2), углеводы (3), нуклеиновые кислоты (4): а) амилаза; б) мальтаза; в) пепсин; г) трипсин; д) пептидаза; е) липаза; ж) нуклеаза; з) лактаза.
- Где открывается проток поджелудочной железы? а) В желудке; б) в слепой кишке; в) в двенадцатиперстной кишке; г) в подвздошной кишке; д) в тощей кишке.
- Какие процессы протекают в соответствующих отделах пищеварительного тракта (ротовой полости — 1, пищеводе — 2, желудке — 3, тонкой кишке — 4, толстой кишке — 5)? а) Размельчение пищи; б) всасывание воды; в) расщепление белков; г) расщепление жиров; д) всасывание углеводов; е) всасывание аминокислот; ж) всасывание минеральных веществ; з) перистальтические движения; и) маятникообразные движения.
- Какие типы пищеварения встречаются в пищеварительном тракте человека? а) Полостное; б) внутриклеточное; в) пристеночное.
- Какова роль бактерий толстой кишки? а) Синтез витаминов; б) синтез углеводов; в) синтез жиров; г) гниение белков; д) синтез белков; е) брожение углеводов.
- При воспалении желудка (гастрит) возможно понижение количества соляной кислоты в желудочном соке. На какие процессы, протекающие в пищеварительном тракте, это может повлиять? а) Расщепление белков в желудке; б) расщепление белков в кишечнике; в) работу пилорического сфинктера; г) перистальтику кишечника; д) усиление активности бактерий желудка; е) секрецию панкреатического сока; ж) секрецию жёлчи.

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) внешнее дыхание, дыхательные пути, легкие, альвеолы;
 - б) транспорт газов, эритроциты, плазма крови;
 - в) внутреннее дыхание, парциальное давление, диффузия.
2. Описать дыхательные пути (носовую полость, гортань, трахею, бронхи) и органы дыхания (легкие) в связи с их функцией внешнего дыхания.
3. Объяснить механизм дыхательных движений, обеспечивающих смену воздуха в легких.
4. Назвать легочные объемы как показатели функционального состояния аппарата внешнего дыхания.
5. Представить нервную и гуморальную регуляцию дыхания.
6. Объяснить основной принцип газообмена в легких и тканях.
7. Назвать пути переноса углекислого газа и кислорода от легких к тканям и от тканей к легким.

Дыхание — совокупность процессов, обеспечивающих потребление организмом кислорода и выделение углекислого газа. В процессе дыхания различают три этапа: *внешнее* (легочное) дыхание, заключающееся в обмене газов в легких между организмом и средой; *транспорт* газов кровью; *тканевое* дыхание, состоящее из газообмена в тканях и биологического окисления в митохондриях.

40.1. Внешнее дыхание

Внешнее дыхание обеспечивается системой органов дыхания, которая включает носовую полость, гортань, трахею, бронхи и легкие. Полость носа вместе с носоглоткой и гортанью называют *верхними дыхательными путями*, а трахею и бронхи — *нижними дыхательными путями* (рис.40.1).

Все органы дыхания, относящиеся к дыхательным путям, имеют твердый скелет, представленный в стенках полости носа костями и хрящами, а в стенках гортани, трахеи и бронхов — хрящами. Благодаря такому скелету дыхательные пути не спадаются и по ним во время дыхания свободно циркулирует воздух. Изнутри дыхательные пути выстланы слизистой оболочкой, снабженной мерцательным эпителием.

Воздухоносные (дыхательные) пути начинаются с полости носа. Она поделена перегородкой на две половины. На боковых стенках полости расположены носовые раковины, которые делят каждую половину на три носовых хода (верхний, средний и нижний). Полость носа сообщается с наружной средой при помощи ноздрей, а сзади — с глоткой посредством хоан. С носовой

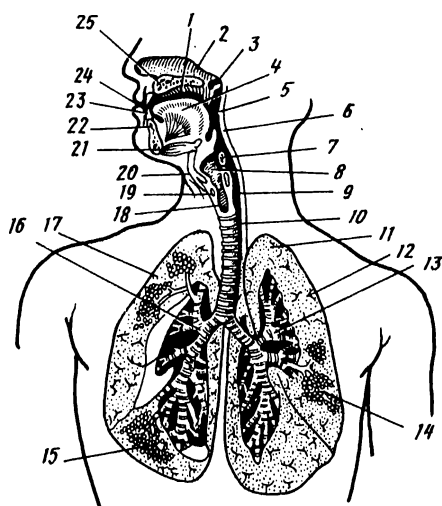


Рис. 40.1. Строение дыхательной системы:

1 — ротовая полость, 2 — носовая полость, 3 — язычок, 4 — язык, 5 — глотка, 6 — надгортанник, 7 — черпаловидный хрящ, 8 — гортань, 9 — пищевод, 10 — трахея, 11 — верхушка легкого, 12, 17 — левое и правое легкое, 13, 16 — бронхи, 14, 15 — альвеолы, 18 — полость трахеи, 19 — перстневидный хрящ, 20 — щитовидный хрящ, 21 — подъязычная кость, 22 — нижняя челюсть, 23 — преддверье, 24 — ротовое отверстие, 25 — твердое небо

полостью связаны воздухоносные околоносовые пазухи лобной, клиновидной и верхнечелюстных костей. Слизистая оболочка носовой полости имеет большое количество кровеносных сосудов. Проходящая по ним кровь согревает воздух. Железы слизистой выделяют слизь, увлажняющую стенки носовой полости и снижающую жизнедеятельность бактерий. На поверхности слизистой находятся лейкоциты, уничтожающие большое количество бактерий. Мерцательный эпителий слизистой задерживает и выводит наружу пыль. Таким образом, в носовой полости воздух согревается, обеззараживается, увлажняется и очищается от пыли. В слизистой оболочке верхней части носовой полости имеются чувствительные обонятельные клетки, образующие орган обоняния.

Воздух проходит через хоаны в верхние отделы глотки (носовая и ротовая часть глотки), а затем в гортань. Скелет гортани состоит из хрящей (щитовидного, перстневидного, двух черпаловидных, надгортанника), соединенных связками и суставами. Надгортанник закрывает вход в гортань во время глотания пищи. Между черпаловидными хрящами и внутренней поверхностью щитовидного натянуты голосовые связки, состоящие из эластических соединительнотканых волокон. При напряжении голосовых связок выдыхаемый воздух вызывает их колебание, в результате чего возникают звуки. Из гортани воздух поступает в трахею.

Скелет трахеи состоит из 16 — 20 неполных хрящевых колец, не позволяющих ей спадаться. Задняя стенка трахеи мягкая и состоит из соединительнотканной перепонки, содержащей гладкие мышцы. Благодаря этому пища свободно проходит по пищеводу, который лежит позади трахеи. На уровне V грудного позвонка трахея делится на два главных бронха: правый и левый, — которые вступают в легкие.

В легких главные бронхи многократно делятся на бронхи 1-го, 2-го и т.д. порядков, образуя бронхиальное дерево. Бронхи 8-го порядка называют дольковыми. Они разветвляются внутри дольки на концевые бронхиолы. Концевые бронхиолы дают начало дыхательным бронхиолам, от которых отходят альвеолярные ходы, заканчивающиеся альвеолярными мешочками. Стенки последних состоят из альвеол. Альвеола имеет форму полушария диаметром 0,2 — 0,3 мм и покрыта сетью капилляров. Стенка альвеолы образована одним слоем плоского эпителия с сетью эластических волокон, расположенных на тонкой базальной мембране. Группу альвеолярных ходов с альвеолярными мешочками, расходящихся от одной дыхательной бронхиолы, называют ацинусом (структурная единица легкого). Из совокупности ацинусов слагаются дольки, из долек — сегменты, из сегментов — доли, из долей — целое легкое.

Правое легкое состоит из трех долей, левое — из двух. В каждое легкое проходят главный бронх и легочная артерия, а выходят две легочные вены. Легкие снаружи покрыты внутренним плевроальным листком. Наружным листком плевры выстлана изнутри грудная полость. Между листками плевры находится щелевидная плевральная полость с небольшим количеством серозной жидкости, которая позволяет листкам свободно скользить друг относительно друга при дыхании. Давление в плевральной полости меньше атмосферного на величину эластической тяги легких (9 мм рт.ст.), т.е. оно составляет около 751 мм рт.ст.

При вдохе происходит расширение грудной полости в результате сокращения наружных межреберных мышц и диафрагмы. Так как давление в плевральной полости отрицательное, при расширении грудной полости растягиваются и легкие. Давление внутри легких становится ниже атмосферного, и наружный воздух проходит в легкие. При усиленном дыхании в акте вдоха участвуют все мышцы, способные поднимать ребра и грудину: большие и малые грудные, лестничные, грудино-ключично-сосцевидные, мышцы плечевого пояса.

Выдох наступает в результате уменьшения объема грудной полости при расслаблении наружных межреберных мышц и диафрагмы и сокращения внутренних межреберных мышц. При активном выдохе сокращаются и мышцы брюшной стенки (косые, поперечные и прямые), что усиливает поднятие диафрагмы.

Находясь в спокойном состоянии, человек вдыхает и выдыхает около 500 см³ воздуха — дыхательный объем. При глубоком вдохе человек может вдохнуть еще около 1500 см³ воздуха — дополнительный объем. После выдоха он способен выдохнуть еще около 1500 см³ — резервный объем. Эти три величины в сумме составляют жизненную емкость легких (около 3500 см³ для взрослого человека). Жизненная емкость легких является показателем подвижности легких и грудной клетки и зависит от пола,

возраста, размеров тела и мышечной силы. Объем воздуха в легких превышает жизненную емкость. Даже при самом глубоком выдохе в них остается около 1000 см^3 остаточного воздуха, поэтому легкие полностью не спадаются.

Регуляция дыхания осуществляется дыхательным центром, расположенным в продолговатом мозге. В нем выделяют отделы вдоха и выдоха. Периодически возникающее в дыхательном центре возбуждение передается в мотонейроны спинного мозга, а оттуда по центробежным волокнам к дыхательным мышцам, вызывая их сокращение. При вдохе легкие расширяются, что раздражает чувствительные окончания блуждающего нерва. Возникшее возбуждение поступает к дыхательному центру и тормозит центр вдоха; происходит выдох. Стенки альвеол возвращаются в исходное состояние, импульсация от рецепторов растяжения легких прекращается. В центре вдоха вновь возникает возбуждение. На деятельность дыхательного центра влияют уровень артериального давления, болевые, температурные воздействия и др. В норме взрослый человек совершает около 16 дыхательных движений в минуту, во время сна — 12.

При раздражении рецепторов слизистой оболочки носа происходит чихание, а при возбуждении рецепторов гортани, трахеи и бронхов — кашель. Эти защитные реакции сопровождаются активным выдохом, при котором струей воздуха выбрасываются слизь, пыль, инородные тела из легких и дыхательных путей.

Гуморальная регуляция дыхания заключается в том, что увеличение в крови концентрации CO_2 повышает возбудимость дыхательного центра, что обуславливает учащение и углубление дыхания.

На дыхательные движения оказывает влияние кора больших полушарий, что выражается в возможности произвольно задерживать дыхание, изменять его ритм и глубину.

40.2. Транспорт газов

Кислород в основном транспортируется к тканям в составе оксигемоглобина (HbO_2). Небольшое количество CO_2 транспортируется от тканей к легким в составе карбгемоглобина (HbCO_2). Большая часть углекислого газа соединяется с водой, образуя угольную кислоту. Угольная кислота в тканевых капиллярах реагирует с солями K^+ и Na^+ , превращаясь в бикарбонаты. В составе бикарбонатов калия эритроцитов (меньшая часть) и бикарбонатов натрия плазмы крови (большая часть) углекислый газ переносится от тканей к легким. Важное значение для образования и распада угольной кислоты имеет фермент карбоангидраза.

40.3. Обмен газов в легких и тканях

Сравнивая состав вдыхаемого и выдыхаемого воздуха, можно обнаружить существенные различия процентного содержания O_2 и CO_2 , что объясняется газообменом в легких.

Т а б л и ц а 40.1. Состав вдыхаемого и выдыхаемого воздуха

Воздух	Содержание газов, %		
	O_2	CO_2	N_2
Вдыхаемый	20,94	0,03	79,03
Выдыхаемый	16,3	4,00	79,70
Альвеолярный	14,2	5,20	80,60

Перенос O_2 из альвеолярного воздуха в кровь и CO_2 из крови в альвеолярный воздух происходит путем диффузии. Парциальное давление O_2 в альвеолярном воздухе выше (100 мм рт.ст.), чем в венозной крови (40 мм рт.ст.), а парциальное давление CO_2 , наоборот, выше в крови (46 мм. рт.ст.), чем в альвеолярном воздухе (38 мм. рт.ст.). Поэтому O_2 и CO_2 диффундируют в противоположных направлениях.

Газообмен в тканях происходит по тому же принципу, что и в легких. Артериальная кровь направляется к тканям, где в результате непрерывно идущих окислительных процессов потребляется O_2 и образуется CO_2 . В клетках напряжение кислорода близко к нулю, в тканевой жидкости 20 — 40 мм рт.ст., а в артериальной крови 100 — 110 мм рт. ст. Напряжение CO_2 в тканевой жидкости около 60 мм рт.ст., а в венозной крови 40 мм рт.ст., вследствие чего кислород будет диффундировать из крови в тканевую жидкость, а углекислый газ — из тканевой жидкости в плазму крови.

Ключевые слова и понятия

Альвеолярные мешочки
Альвеолярный воздух
Ацинус
Бронхи
Бронхиальное дерево
Ворота легкого
Главные бронхи
Гортань
Диффузия кислорода
Доли легкого
Дольки легкого
Дополнительный объем
Дыхательные движения
Дыхательные пути
Дыхательный объем
Дыхательный центр
Жизненная емкость легких

Концевые бронхиолы
Легкие
Мышцы вдоха
Мышцы выдоха
Надгортанник
Носовая полость
Перенос кровью кислорода
Перстневидный хрящ
Плевра
Резервный объем
Сегменты легкого
Трахея
Хоаны
Черпаловидный хрящ
Щитовидный хрящ
Эластическая тяга легкого

Проверьте себя

1. Назовите структурную единицу легких:
а) альвеола; б) бронхиола; в) ацинус; г) альвеолярный ход; д) доля; е) сегмент.
2. Какие условия необходимы для поступления воздуха в легкие при вдохе?
а) Сокращение наружных межреберных мышц; б) расслабление диафрагмы; в) отрицательное давление в плевральной полости; г) давление в плевральной полости, равное атмосферному; д) сокращение диафрагмы.
3. Определите, какие мышцы участвуют в соответствующих процессах (спокойный вдох — 1, спокойный выдох — 2, усиленный вдох — 3, усиленный выдох — 4):
а) наружные межреберные; б) внутренние межреберные; в) диафрагма; г) большая и малая грудные; д) грудино-ключично-сосцевидные; е) лестничные; ж) мышцы живота; з) мышцы плечевого пояса.
4. При ранении у человека была нарушена герметичность грудной полости (пневмоторакс) и воздух попал в межплевральное пространство одного легкого. На какие процессы это повлияет?
а) Возбуждение дыхательного центра; б) сокращение межреберных мышц; в) растяжение легочных альвеол; г) увеличение объема легких; д) передачу импульсов возбуждения от рецепторов альвеол в дыхательный центр; е) передачу импульсов возбуждения от дыхательного центра к дыхательным мышцам.
5. Укажите, какой гуморальный фактор является ведущим в регуляции дыхания:
а) концентрация кислорода в крови; б) концентрация углекислого газа в крови; в, количество гемоглобина в крови; г) количество глюкозы в крови; д) pH крови.
6. Какой механизм лежит в основе процесса переноса кислорода из альвеол в капилляры?
а) Диффузия вследствие разницы парциального давления; б) фильтрация вследствие разницы давления; в) активный транспорт через крупные поры.
7. Как переносятся кровью CO_2 от тканей к легким (1) и O_2 от легких к тканям (2)?
а) В виде оксигемоглобина; б) в растворенном виде плазмой крови; в) в виде карбогемоглобина; г) в виде бикарбонатов K^+ эритроцитов.

Глава 41

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) выделение, почки, легкие, кишечник, потовые железы;
б) нефрон, капсула, мальпигиев клубочек, извитые канальцы, фильтрация, реабсорбция, секреция, первичная, вторичная моча.
2. Описать внутреннее и внешнее строение почки.
3. Охарактеризовать строение нефрона и особенности кровоснабжения почек.
4. Объяснить две фазы образования мочи.
5. Показать нейрогуморальный механизм регуляции работы почек.

Выделение — это процесс удаления конечных продуктов метаболизма, которые уже не могут быть использованы организмом. Основными органами выделения являются почки. Почки способствуют поддержанию постоянства ионного состава, осмотического давления, pH крови и внеклеточной жидкости, удаляют из

организма многие вредные и ядовитые вещества. В выделении участвуют также легкие (выводят CO_2 , H_2O и некоторые летучие вещества), кишечник (соли тяжелых металлов, продукты превращения жёлчных пигментов), потовые железы (выделяют с потом воду, мочевую кислоту, мочевины, аммиак, соли и др.).

41.1. Строение почек

Почки — парные органы бобовидной формы, расположены по бокам от позвоночника на уровне XII грудного и I, II пояснич. ых позвонков в брюшной полости. На внутреннем крае почки находятся ворота, через которые проходят почечная артерия и почечная вена, лимфатические сосуды, нервы и мочеточник. К верхнему полюсу прилегают железы внутренней секреции —

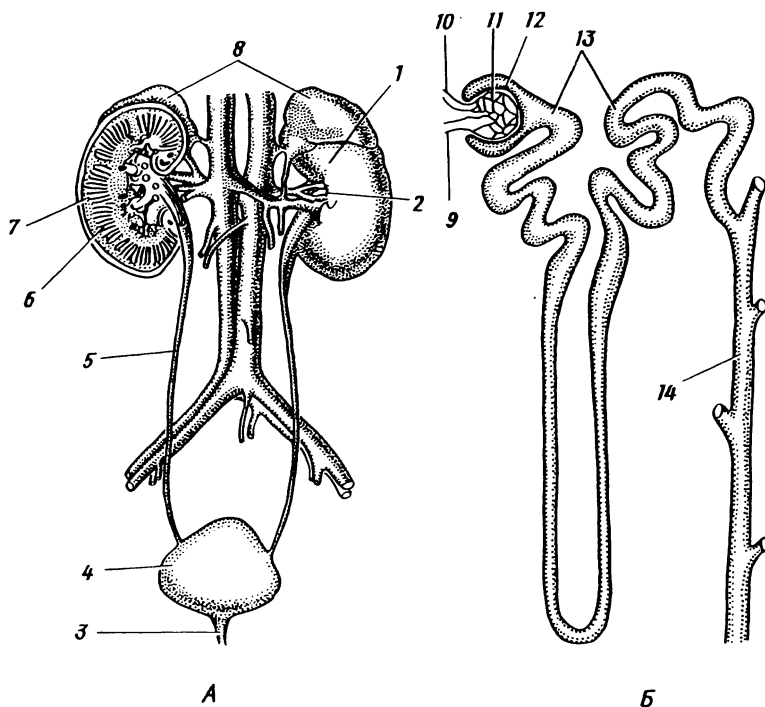


Рис. 41.1. Выделительная система. А — органы выделения; Б — строение нефрона:

1 — почка, 2 — ворота почки, 3 — мочеиспускательный канал, 4 — мочевой пузырь, 5 — мочеточник, 6 — мозговой слой, 7 — корковый слой, 8 — надпочечники, 9, 10 — приносящая и выносящая артерии, 11 — сосудистый клубочек, 12 — капсула, 13 — извитой каналец, 14 — собирательная трубочка

надпочечники. Снаружи почка покрыта соединительнотканной и жировой капсулами. На разрезе почки выделяют два слоя: наружный — *корковый*, в котором расположены нефроны, и внутренний — *мозговой*, в котором проходят почечные канальцы. Канальцы образуют пирамиды, разделенные столбиками коркового вещества. Основания пирамид обращены к корковому слою, вершины — к центру почки, где расположена лоханка, суженный конец которой переходит в мочеточник (рис.41.1).

Единицей строения почки является нефрон. В каждой почке насчитывают около миллиона нефронов. Нефрон состоит из капсулы Боумена — Шумлянського и почечного канальца. Капсула расположена в корковом слое. Она представляет собой чашечку, стенка которой состоит из двух слоев эпителиальных клеток. Между этими слоями находится щелевидное пространство — полость капсулы. Внутри капсулы расположен клубочек капилляров. От капсулы отходит извитой каналец I порядка. Он опускается в мозговой слой, там образует петлю Генле, затем возвращается в корковый слой, получая название извитого канальца II порядка. Последний впадает в собирательную трубочку нефрона. Собирательные трубочки сливаются, образуя более крупные выводные протоки. Они проходят через мозговое вещество и открываются на верхушках пирамид.

В капсулы нефронов входят приносящие артериолы (разветвления почечной артерии) и распадаются на капилляры, образуя мальпигиев клубочек. Капилляры собираются в выносящую артериолу, диаметр которой в два раза меньше диаметра приносящей артериолы. Выносящая артериола вновь распадается на сеть капилляров, оплетающих извитые канальцы и петлю Генле. После этого капилляры образуют вены, впадающие в почечную вену. Следовательно, в почке имеются две системы капилляров, что связано с функцией мочеобразования.

41.2. Образование мочи

Процесс образования и выделения мочи называют диурезом; он протекает в две фазы: *фильтрации* и *реабсорбции*.

В первую фазу образуется первичная моча путем фильтрации плазмы крови из капилляров мальпигиева клубочка в полость капсулы нефрона (благодаря высокому гидростатическому давлению в капиллярах: 70 — 90 мм рт.ст.). Первичная моча отличается от плазмы крови отсутствием в ней молекул белков, которые из-за своих размеров не могут пройти через стенку капилляров и капсулы. За 1 сут профильтровывается около 150 л первичной мочи. В ней содержатся продукты распада (мочевина, мочевая кислота и пр.), а также другие составные части плазмы,

в том числе и необходимые для организма питательные вещества (аминокислоты, глюкоза, витамины, соли и др.).

Первичная моча из капсулы поступает в почечные канальцы, где осуществляется вторая фаза — процесс **реабсорбции**, вследствие чего образуется вторичная моча. В капилляры, оплетающие канальцы, поступают вода, глюкоза, аминокислоты, витамины, некоторые соли. Обратное всасывание может происходить пассивно, по принципу диффузии и осмоса, и активно благодаря деятельности эпителия почечных канальцев при участии ферментных систем с затратой энергии. Кроме реабсорбции в канальцах осуществляется процесс **секреции**, т.е. активный транспорт некоторых веществ из крови в просвет канальца (креатинин, лекарственные вещества).

В 1 сут образуется около 1,5 л вторичной мочи. В ней содержатся 95% воды и 5% твердых веществ: мочевины, мочевая кислота, креатинин, соли калия, натрия и др. При воспалительных процессах в почках и при напряженной мышечной работе в моче может появиться белок. Конечная моча поступает из канальцев в малые, затем большие чашечки и почечную лоханку. По мочеточникам благодаря перистальтике их стенок моча поступает в мочевой пузырь. Растяжение стенок мочевого пузыря (при увеличении его объема до 200 — 300 мл) приводит к рефлекторному мочеиспусканию.

Регуляция деятельности почек осуществляется **нейрогуморальными механизмами**. Симпатические влияния вызывают сужение сосудов почек, соответственно снижая фильтрацию. Кроме того, симпатические нервы стимулируют реабсорбцию натрия. Парасимпатические (блуждающие) нервы расширяют просвет сосудов почек. Парасимпатические нервы также активируют реабсорбцию глюкозы и секрецию органических кислот. В гуморальной регуляции участвует ряд гормонов. Гормон задней доли гипофиза — **вазопрессин** — усиливает реабсорбцию воды в почечных канальцах и таким образом уменьшает диурез. Под влиянием гормона коры надпочечников **альдостерона** увеличиваются реабсорбция ионов Na^+ и секреция K^+ и H^+ в канальцах. **Паратгормон** паращитовидной и **кальцитонин** щитовидной железы регулируют выведение почками неорганического фосфора и кальция.

Ключевые слова и понятия

Большие чашечки
Вторичная моча
Извитой каналец I порядка
Извитой каналец II порядка
Капсула Боумена — Шумлянского
Корковое вещество
Лоханка
Мальпигиев клубочек
Малые чашечки
Мозговое вещество
Мочевой пузырь

Мочеточники
Мочеиспускательный канал
Нефрон
Первичная моча
Петля Генле
Почечные пирамиды
Почки
Реабсорбция
Собираательные трубочки
Фильтрация

Проверьте себя

1. Назовите составные части нефрона:
а) извитые канальцы I порядка; б) мочеточник; в) пирамиды; г) извитой каналец II порядка; д) петля Генле; е) малая чашечка; ж) капсула Боумена — Шумлянского; з) мальпигиев клубочек.
2. Какие процессы наблюдаются при образовании вторичной мочи в почечных канальцах?
а) Фильтрация; б) реабсорбция; в) секреция.
3. Назовите особенности кровоснабжения почек:
а) наличие одной капиллярной сети; б) наличие двух капиллярных сетей; в) высокое давление в капиллярном клубочке капсулы; г) низкое давление в капиллярах капсулы; д) диаметр приносящей артерии больше диаметра выносящей артерии.
4. Выделением какого гормона отвечает организм на недостаток воды?
а) Паратгормона; б) вазопрессина; в) альдостерона; г) кальцитонина; д) адреналина.

Глава 42

ВНУТРЕННЯЯ СРЕДА ОРГАНИЗМА

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) внутренняя среда, кровь, лимфа, тканевая жидкость, гомеостаз;
б) фагоцитоз, нейтрофилы, моноциты, антитела, лимфоциты, иммунитет;
в) автоматия, работа сердца, нервные и гуморальные влияния.
2. Перечислить функции крови и знать ее состав.
3. Иметь представление об иммунитете как о специфической системе защиты организма.
4. Представлять последовательность фаз свертывания крови.
5. Рассказать о составе лимфы и его отличии от плазмы крови.
6. Охарактеризовать строение сердца в связи с его функцией рабочего насоса:
а) особенности строения поперечно-полосатой мышцы сердца; б) оболочки сердца; в) отделы сердца; г) створчатые и полулунные клапаны; д) проводящая система сердца и связанное с ней свойство автоматии.
7. Представлять особенности работы сердца:
а) фазы сердечного цикла; б) регуляцию работы сердца.
8. Показывать особенности строения артерий, капилляров и вен в связи с их функцией и отметить закономерности движения крови по сосудам.
9. Дать понятие об артериальном давлении и пульсе как показателях, характеризующих состояние сердечно-сосудистой системы.
10. Описать два круга кровообращения.
11. Назвать основные компоненты лимфатической системы и отметить ее дренажную (отток жидкости) и другие функции.
12. Понимать необходимость увеличения двигательной активности, закаливания и уменьшения калорийности пищи и ее количества для предупреждения сердечно-сосудистых заболеваний.

Кровь, лимфа, тканевая жидкость образуют внутреннюю среду организма. Из плазмы крови, проникающей через стенки капилляров, формируется тканевая жидкость, которая омывает клетки. Между тканевой жидкостью и клетками постоянно

происходит обмен веществ. Кровеносная и лимфатическая системы обеспечивают гуморальную связь между органами, объединяя обменные процессы в общую систему. Относительное постоянство физико-химических свойств внутренней среды способствует существованию клеток организма в довольно неизменных условиях и уменьшает влияние на них внешней среды. Постоянство внутренней среды — гомеостаз — организма поддерживается работой многих систем органов, которые обеспечивают саморегуляцию жизненно важных процессов, взаимосвязь с окружающей средой, поступление необходимых организму веществ и выводят из него продукты распада.

42.1. Состав и функции крови

Кровь выполняет следующие функции: транспортную, распределения теплоты, регуляторную, защитную, участвует в выделении, поддерживает постоянство внутренней среды организма.

В организме взрослого человека содержится около 5 л крови, в среднем 6 — 8% от массы тела. Часть крови (около 40%) не циркулирует по кровеносным сосудам, а находится в так называемом депо крови (в капиллярах и венах печени, селезенки, легких и кожи). Объем циркулирующей крови может меняться за счет изменения объема депонированной крови: во время мышечной работы, при кровопотерях, в условиях пониженного атмосферного давления кровь из депо выбрасывается в кровяное русло. Потеря $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ объема крови может привести к смерти.

Кровь представляет собой непрозрачную красную жидкость, состоящую из плазмы (55%) и взвешенных в ней клеток, форменных элементов (45%) — эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов.

42.1.1. Плазма крови

Плазма крови содержит 90 — 92% воды и 8-10% неорганических и органических веществ. Неорганические вещества составляют 0,9 — 1,0% (ионы Na, K, Mg, Ca, Cl, P и др.). Водный раствор, который по концентрации солей соответствует плазме крови, называют физиологическим раствором. Его можно вводить в организм при недостатке жидкости. Среди органических веществ плазмы 6,5-8% составляют белки (альбумины, глобулины, фибриноген), около 2% приходится на низкомолекулярные органические вещества (глюкоза — 0,1%, аминокислоты, мочевина, мочевая кислота, липиды, креатинин). Белки наряду с минеральными солями поддерживают кислотно-щелочное равновесие и создают определенное осмотическое давление крови.

42.1.2. Форменные элементы крови

В 1 мм^3 крови содержится 4,5 — 5 млн. эритроцитов. Это безъядерные клетки, имеющие форму двояковогнутых дисков диаметром 7 — 8 мкм, толщиной 2 — 2,5 мкм (рис.42.1). Такая форма клетки увеличивает поверхность для диффузии дыхательных газов, а также делает эритроциты способными к обратимой деформации при прохождении через узкие изогнутые капилляры. У взрослых людей эритроциты образуются в красном костном мозге губчатого вещества костей и при выходе в кровяное русло теряют ядро. Время циркуляции в крови составляет около 120 сут, после чего они разрушаются в селезенке и печени. Эритроциты способны разрушаться и тканями других органов, о чем свидетельствует исчезновение "синяков" (подкожных кровоизлияний).

В эритроцитах содержится белок — гемоглобин, состоящий из белковой и небелковой частей. Небелковая часть (*гем*) содержит ион железа. Гемоглобин образует в капиллярах легких непрочное соединение с кислородом — *оксигемоглобин*. Это соединение по цвету отличается от гемоглобина, поэтому артериальная кровь (кровь, насыщенная кислородом) имеет ярко-алый цвет. Оксигемоглобин, отдавший кислород в капиллярах тканей, называют *восстановленным*. Он находится в венозной крови (крови, бедной кислородом), которая имеет более темный цвет, чем артериальная. Кроме того, в венозной крови содержится нестойкое соединение гемоглобина с углекислым газом — *карбгемоглобин*. Гемоглобин может входить в соединения не только с кислородом и углекислым газом, но и с другими газами, например с угарным газом, образуя прочное соединение *карбоксигемоглобин*. Отравление угарным газом вызывает удушье. При уменьшении количества гемоглобина в эритроцитах или уменьшении числа эритроцитов в крови возникает анемия.

Лейкоциты (6 — 8 тыс./мм³ крови) — ядерные клетки размером 8 — 10 мкм, способные к самостоятельным движениям. Различа-

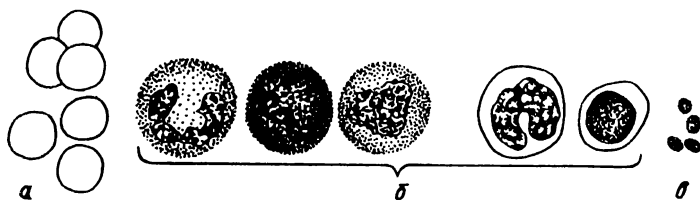


Рис. 42.1. Клетки крови человека:

а — эритроциты, б — зернистые и незернистые лейкоциты, в — тромбоциты

несколько типов лейкоцитов: базофилы, эозинофилы, нейтрофилы, моноциты и лимфоциты. Они образуются в красном костном мозге, лимфатических узлах и селезенке, разрушаются в селезенке. Продолжительность жизни большинства лейкоцитов — от нескольких часов до 20 сут, а лимфоцитов — 20 лет и более. При острых инфекционных заболеваниях число лейкоцитов быстро нарастает. Проходя сквозь стенки кровеносных сосудов, *нейтрофилы* фагоцитируют бактерии и продукты распада тканей и разрушают их своими лизосомными ферментами. Гной состоит главным образом из нейтрофилов или их остатков. И.И.Мечников назвал такие лейкоциты *фагоцитами*, а само явление поглощения и разрушения лейкоцитами чужеродных тел — **фагоцитозом**, что является одной из защитных реакций организма.

Увеличение числа *эозинофилов* наблюдается при аллергических реакциях и глистных инвазиях. *Базофилы* продуцируют биологически активные вещества — гепарин и гистамин. Гепарин базофилов препятствует свертыванию крови в очаге воспаления, а гистамин расширяет капилляры, что способствует рассасыванию и заживлению.

Моноциты — самые крупные лейкоциты; способность к фагоцитозу у них наиболее выражена. Они приобретают большое значение при хронических инфекционных заболеваниях.

Различают *T-лимфоциты* (образуются в вилочковой железе) и *B-лимфоциты* (образуются в красном костном мозге). Они выполняют специфические функции в реакциях иммунитета.

Тромбоциты (250 — 400 тыс./мм³) — мелкие безъядерные клетки; участвуют в процессах свертывания крови.

42.1.3. Свертывание крови

Свертывание крови — важнейший защитный механизм, предохраняющий организм от кровопотерь. Он представляет собой цепь реакций, в результате которых растворенный в плазме *фибриноген* превращается в нерастворимый *фибрин*. На этот процесс влияют 13 факторов свертывания крови, но наиболее важны четыре: фибриноген, протромбин, тромбопластин и ионы Ca^{2+} . Гладкая, несмачиваемая поверхность внутренней стенки сосуда препятствует свертыванию крови. При поражении сосуда разрушаются тромбоциты и тканевые клетки, в результате чего высвобождается неактивный тромбопластин. Под влиянием факторов свертывания крови и Ca^{2+} образуется активный *тромбопластин*, при участии которого белок плазмы крови *протромбин* переходит в *тромбин*. Тромбин катализирует переход фибриногена в фибрин. Образующийся при этом сгусток, состоящий из нитей фибрина и клеток крови, закупоривает сосуд, что препятствует дальнейшей кровопотере.

Наряду со свертывающей системой существует противосвертывающая система. К ней относят белок *фибринолизин*, растворяющий в сосудах сгустки фибрина. При нарушении деятельности противосвертывающей системы в сосудах образуются тромбы.

42.1.4. Группы крови

При переливании небольших доз крови от *донора* (человека, дающего кровь) *реципиенту* (принимающему кровь) необходимо учитывать группу крови. Известна система АВ0, включающая четыре группы крови. В крови имеются особые белковые вещества: в эритроцитах *агглютининогены* (А и В), в плазме — *агглютинины* (α и β). Если агглютинин α встречается с агглютининогеном А или агглютинин β с — агглютининогеном В, то происходит реакция агглютинации (склеивание эритроцитов). Наличие тех или иных агглютининов и агглютининогенов в крови представлено в табл. 42.1.

Т а б л и ц а 42.1. Группы крови

Название группы	Агглютининогены в эритроцитах	Агглютинины в плазме
I (0)	нет (0)	α, β
II (A)	A	β
III (B)	B	α
IV (AB)	AB	нет (0)

При переливании крови учитывают агглютининогены донора и агглютинины реципиента. Агглютинины донора значительно разводятся и теряют способность агглютинировать эритроциты реципиента. Людей с I группой крови называются *универсальными донорами*, так как эту группу можно переливать всем четырем группам. Людей с IV группой называют *универсальными реципиентами*, так как им можно переливать любую группу крови. Кровь II группы может быть перелита II и IV группам, кровь III группы может быть перелита III и IV группам. При переливании больших доз крови используют только одногруппную кровь. В настоящее время предпочитают переливать одногруппную кровь и в небольших дозах.

42.1.5. Иммуитет

Иммуитет — способ защиты организма от генетически чужеродных веществ и инфекционных агентов. Защитные реакции организма обеспечиваются клетками — *фагоцитами*, а также белками — *антителами*. Антитела вырабатывают плазматические

клетки, которые образуются из В-лимфоцитов в ответ на появление в организме чужеродных белков — антигенов. Антитела связываются с антигенами, образуя комплекс антиген — антитело, в котором антиген теряет свои патогенные свойства.

Различают естественный иммунитет, выработанный самим организмом без искусственных вмешательств, и искусственный — возникающий при введении в организм специальных веществ. Естественный иммунитет может быть *врожденным* и *приобретенным*. В первом случае организм получает иммунные тела от матери через плаценту или с материнским молоком. Во втором случае антитела в организме образуются после перенесенного заболевания.

Искусственный иммунитет может быть *активным* и *пассивным*. Активный иммунитет вырабатывается при введении в организм вакцины, содержащей ослабленные или убитые возбудители заболеваний или их токсины. Такой иммунитет сохраняется долго. Принцип создания лечебных вакцин и введение их в медицинскую практику принадлежат французскому ученому Л. Пастеру. Пассивный иммунитет возникает при введении в организм лечебной сыворотки с уже готовыми антителами. Такой иммунитет сохраняется недолго — 4 — 6 нед. Сыворотку получают из крови животных (чаще всего лошадей), которым вводят постепенно возрастающие дозы микроорганизмов или их токсинов.

42.2. Лимфа

Лимфа — бесцветная жидкость; образуется из тканевой жидкости, содержит в 3 — 4 раза меньше белков, чем плазма крови; реакция лимфы щелочная. В ней присутствует фибриноген, поэтому она способна свертываться. В лимфе нет эритроцитов, в небольших количествах содержатся лейкоциты, проникающие из кровеносных капилляров в тканевую жидкость. Лимфа, оттекающая от разных органов и тканей, имеет различный состав в зависимости от особенностей их обмена веществ (лимфа, оттекающая от печени, имеет наибольшее количество белка, от кишечника — липидов).

42.3. Кровообращение

Благодаря кровообращению кровь осуществляет связь всех органов тела человека и выполняет свойственные ей функции. Движение крови по сосудам обеспечивается органами кровообращения, которые представлены центральным пульсирующим органом — сердцем и сосудами — артериями, капиллярами и венами.

42.3.1. Сердце

Сердце — это полый четырехкамерный мышечный орган конусовидной формы, массой около 300 г (размер его соответствует сжатой в кулак кисти руки). Широкое основание сердца

направлено вверх, кзади и вправо, а суженная часть — верхушка — вниз, кпереди и влево. Снаружи сердце покрыто перикардом, имеющим два листка: париетальный и висцеральный. Между листками расположена полость, содержащая небольшое количество жидкости (она уменьшает трение между листками при сокращении сердца). Париетальный листок образует вокруг сердца серозный мешок — околосердечную сумку. Висцеральный листок перикарда является наружной оболочкой сердца — эпикардом. Средняя оболочка — миокард — состоит из поперечно-полосатой мышечной ткани особого строения.

Особенности строения следующие: волокна сердечной мышцы состоят из цепочки одно- и двоядерных клеток — *миоцитов*, между которыми имеются перегородки; соседние волокна связаны между собой цитоплазматическими мостиками. Межклеточные соединения в сердце не препятствуют проведению возбуждения, благодаря чему мышца сердца подчиняется закону "все или ничего" (на раздражение отвечает либо возбуждением всех волокон, либо не реагирует вовсе; в нервных клетках и скелетных мышцах каждая клетка возбуждается изолированно). Мускулатура в левом желудочке наиболее мощная. Третья, внутренняя, оболочка сердца — эндокард — выстилает полость сердца и образует створки — *клапаны*.

Сердце делится на правую и левую половины сплошной продольной перегородкой. В правой половине течет венозная кровь, в левой — артериальная. Каждая из половин состоит из двух отделов: предсердия и желудочка, полости которых связаны между собой предсердно-желудочковым отверстием. Отверстие в левой половине закрывается *двустворчатым клапаном*, а в правой — *трехстворчатым*. С помощью сухожильных нитей створки связаны с сосочковыми мышцами стенок желудочков, это не позволяет клапанам выворачиваться в сторону предсердий и не допускает обратного тока крови из желудочков в предсердия. Кроме створчатых сердце имеет *полулунные клапаны*. Они расположены на границе левого желудочка и аорты и правого желудочка и легочного ствола. Эти клапаны открываются в сторону артерий и препятствуют обратному току крови. В правое предсердие поступает венозная кровь от всех органов (кроме легких) по верхней и нижней полым венам и коронарным венам сердца, а в левое предсердие — артериальная кровь по четырем легочным венам (рис. 42.2).

Сердечная мышца обладает свойством автоматии, т.е. способностью сокращаться под влиянием импульсов, возникающих в самом сердце. Импульсы возбуждения возникают в определенных участках миокарда, образующих проводящую систему сердца (синусный узел, предсердно-желудочковый, пучок Гиса). В правом предсердии (в синусном узле) ритмично возникает возбуждение, которое затем распространяется на волокна всего

миокарда. Автоматическое сокращение сердца продолжается и при его изоляции из организма.

Работа сердца заключается в ритмическом нагнетании крови из вен в артерии. Эта функция выполняется благодаря попеременным ритмическим сокращениям и расслаблениям мышечных волокон миокарда. Систола (сокращение) и диастола (расслабление) согласованы и составляют цикл работы сердца. В нем различают три фазы: систола предсердий, систола желудочков, диастола предсердий и желудочков. При частоте сердечных сокращений 75 ударов/мин первая фаза длится 0,1 с, вторая — 0,3, третья — 0,4 с. Во время общей паузы кровь вследствие разности давлений притекает из вен в предсердия, а затем в желудочки. Во время систолы

предсердий кровь из предсердий продолжает поступать в желудочки (обратно в вены она попасть не может, так как при этом устья крупных вен сжимаются кольцевыми мышцами миокарда предсердий). В начале систолы желудочков давление в них повышается, створчатые клапаны захлопываются. Когда давление в желудочках становится выше, чем в аорте и легочном стволе, открываются полулунные клапаны и кровь поступает в эти артерии. Во время диастолы желудочков полулунные клапаны захлопываются, так как давление крови в артериях становится выше, чем в желудочках.

В норме частота сердечных сокращений взрослого человека колеблется от 60 до 80 в 1 мин, у спортсменов 40 — 50, у новорожденных 140. При больших физических нагрузках частота сердцебиений увеличивается. Таким образом, она зависит от условий, в которых находится организм, а также от возраста человека. Объем крови, выбрасываемый сердцем за одну систолу, называют систолическим объемом. Величина систолического объема зависит от размеров сердца, состояния миокарда и организма в целом. У взрослого человека он равен 120 — 160 мл, при этом в сосуды из каждого желудочка поступает по 60 — 80 мл. У спортсменов он может увеличиваться до 170 — 190 мл. Минутный объем — количество крови, которое сердце выбрасывает в легочный ствол и аорту за 1 мин, равен 4,5 — 5,0 л. Эти показатели характеризуют функциональное состояние сердечной мышцы.

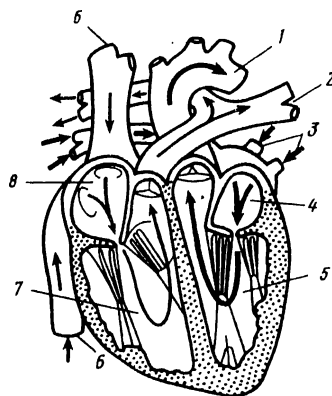


Рис. 42.2. Строение сердца:
1 — аорта, 2 — легочные артерии,
3 — легочные вены, 4 — левое
предсердие, 5 — левый желу-
дочек, 6 — полые вены, 7 — правый
желудочек, 8 — правое предсердие

При работе сердца возникают звуки, называемые тонами сердца. Первый тон (систолический) возникает в начале систолы желудочков и обусловлен сокращением мускулатуры желудочков, а также захлопыванием створчатых клапанов. Второй (диастолический) — высокий и менее продолжительный, чем первый, зависит от замыкания полулунных клапанов. При некоторых заболеваниях характер тонов изменяется и появляются шумы.

Регуляция сердечной деятельности осуществляется *блуждающим (парасимпатическим) нервом*, который вызывает урежение ритма и уменьшение силы сердечных сокращений, и *симпатическими волокнами*, оказывающими ускоряющее и усиливающее действие. Центры, регулирующие деятельность сердца, находятся в продолговатом и спинном мозге. Кроме того, имеются центры регуляции сердечной деятельности в гипоталамусе и коре больших полушарий. Изменение работы сердца происходит рефлекторно в ответ на самые различные раздражения, действующие на организм (теплота, холод, боль, изменения в мышцах во время работы, повышение давления в сосудах и т.д.).

Большую роль в регуляции деятельности сердца играют различные гуморальные влияния. Гормон надпочечников адреналин учащает и усиливает работу сердца, ацетилхолин (медиатор) обладает противоположным эффектом, гормон тироксин учащает сердечный ритм. При резких физических нагрузках или состоянии эмоционального напряжения мозговой слой надпочечников выбрасывает в кровь большие количества адреналина, что приводит к резкому усилению сердечной деятельности.

42.3.2. Сосуды

Артерии — сосуды, несущие кровь от сердца к органам и тканям. Стенка артерии состоит из трех оболочек: *наружной* (соединительнотканной), *средней* (гладкомышечной) и *внутренней*, выстланной изнутри одним слоем плоских клеток (эндотелием). Развитая мышечная оболочка и эластические волокна придают стенкам артерии упругость и прочность. Различают артерии эластического типа (ближайшие к сердцу крупные сосуды), мышечного типа (средние и мелкие артерии, которые оказывают сопротивление кровотоку и тем самым регулируют приток крови к органу) и артериолы — последние разветвления артерии, переходящие в капилляры (рис. 42.3).

Капилляры — мельчайшие кровеносные сосуды, через стенки которых осуществляются обменные процессы между кровью и тканями. Их стенка состоит из одного слоя клеток эндотелия, расположенного на соединительнотканной пластинке. Диаметр капилляра составляет от 5 до 30 мкм, длина всех капилляров тела человека — около 100 000 км. Движение жидкости через капиллярную стенку происходит в результате разности гидро-

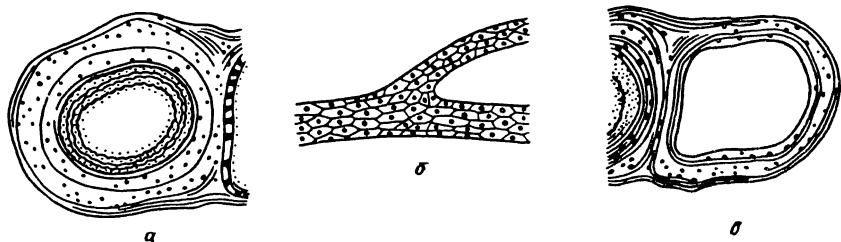


Рис. 42.3. Строение сосудов:

а — артерия, б — капилляр, в — вена

статического давления крови и гидростатического давления окружающей ткани, а также под действием разности осмотического давления крови и межклеточной жидкости. В артериальном конце капилляра растворенные в крови вещества фильтруются в тканевую жидкость. В венозном его конце давление крови уменьшается, осмотическое давление белков плазмы способствует поступлению жидкости и продуктов метаболизма обратно в капилляры.

Вены — сосуды, по которым кровь течет от органов к сердцу. Стенки их (как и у артерий) также состоят из трех слоев, но они тоньше и беднее эластическими волокнами. Поэтому вены менее упруги и могут спадаться. Большинство вен снабжено клапанами, которые препятствуют обратному току крови.

Движение крови по сосудам определяется двумя силами: разностью давлений между артериями и венами, которое создается и поддерживается работой сердца, и сопротивлением стенок сосудов току крови. Количество крови, проходящей через орган, зависит от разности давлений в артериях и венах этого органа и сопротивления течению крови в его сосудистой сети. Скорость течения крови обратно пропорциональна суммарной площади поперечного сечения сосудов. Скорость кровотока в аорте составляет 0,5 м/с, в капиллярах — 0,0005, в венах — 0,25 м/с. Кровь движется по артериям непрерывно, хотя сердце выбрасывает ее отдельными порциями. Такая непрерывность тока крови обеспечивается эластичными стенками крупных артерий, которые во время систолы желудочков, переполняясь кровью, растягиваются, а затем, возвращаясь в исходное состояние (во время диастолы), проталкивают кровь в нижележащие сосуды.

Для движения крови по венам недостаточно одного давления, создаваемого сердцем. Существуют дополнительные факторы: клапаны вен, сокращение близлежащих скелетных мышц, которые сжимают стенки вен, проталкивая кровь к сердцу; присасывающее действие крупных вен при увеличении объема грудной полости и отрицательное давление в ней.

Величина артериального давления подвергается колебаниям в зависимости от фаз деятельности сердца и дыхания. Различают систолическое давление (отражает состояние миокарда левого желудочка и равно 110 — 120 мм рт.ст.), диастолическое (характеризует тонус стенок артерий — 60 — 80 мм рт.ст.) и пульсовое (разность между систолическим и диастолическим давлением). Значительное повышение артериального давления наблюдается при тяжелой физической нагрузке, понижение — при больших кровопотерях, сильных травмах, отравлениях и др. С возрастом эластичность стенок артерий уменьшается, поэтому давление в них становится выше, причем систолическое давление повышается в большей степени, чем диастолическое.

Кровь перекачивается из области высокого давления в область более низкого давления. В начале кровеносного русла давление в аорте и крупных артериях на 110 — 120 мм рт.ст. превышает атмосферное, в артериях — на 60 — 70, в артериальном и венозном концах капилляра — на 30 и 15 соответственно. В венах конечностей оно равно 5 — 8 мм рт.ст., в крупных венах грудной полости и при впадении их в правое предсердие почти равно атмосферному и зависит от фаз дыхания. Во время вдоха, когда грудная клетка расширяется, давление в венах понижается и становится ниже атмосферного, при выдохе повышается обычно на 2 — 5 мм рт. ст. Разность давлений в начале и в конце круга кровообращения обеспечивает движение крови по сосудам.

Ритмические колебания стенок артерий, обусловленные поступлением крови в аорту при систоле левого желудочка, называют артериальным пульсом. Пульс можно обнаружить на ощупь там, где артерии лежат более поверхностно: в области лучевой артерии нижней трети предплечья, в поверхностной височной артерии и тыльной артерии стопы. Определенные характеристики пульса отражают состояние сердечно-сосудистой системы.

Центральная регуляция гемодинамики осуществляется *сосудодвигательным центром* продолговатого мозга. Импульсы возбуждения передаются на мышечную стенку сосуда через симпатические и парасимпатические нервы. Симпатические нервы оказывают сосудосуживающий эффект (кроме сосудов сердца, головного мозга, легких). Парасимпатические нервы — сосудорасширяющий эффект.

Гуморальная регуляция просвета сосудов обеспечивается рядом веществ: сосудорасширяющих (ацетилхолин, гистамин и др.) и сосудосуживающих (адреналин, вазопрессин, серотонин и др.)

42.3.3. Круги кровообращения

Кровеносные сосуды тела объединяют в *большой и малый круги кровообращения*. Сосуды большого круга снабжают кровью органы, сосуды малого круга обеспечивают газообмен в легких (рис. 42.4).

Большой круг начинается из левого желудочка аортой, от которой отходят правая и левая коронарные артерии сердца, снабжающие кровью различные отделы сердечной мышцы. Коронарные вены от сердечной мышцы несут кровь непосредственно в правое предсердие. Аорта имеет *восходящую часть*, которая переходит в *дугу аорты*. От дуги аорты отходят справа налево плечеголовной ствол (делится на правую общую сонную артерию и левую подключичную), левая общая сонная и левая подключичная.

Далее *нисходящая часть* аорты, переходя в грудную полость, получает название *грудной аорты*. Она дает ветви к органам грудной полости, а затем, миновав диафрагму, переходит в брюшной отдел. *Брюшная аорта* направляет ветви к органам брюшной полости и органам таза, потом распадается на правую и левую подвздошные, которые снабжают кровью органы малого таза и нижние конечности.

От верхней части тела и верхних конечностей кровь собирается в *верхнюю полую вену*. За счет слияния двух общих подвздошных вен образуется *нижняя полая вена*.

Верхняя и нижняя полые вены, собирая кровь от верхней и нижней частей туловища, впадают в правое предсердие. От всех непарных органов брюшной полости (желудка, тонкой и толстой кишок, поджелудочной железы и селезенки) венозная кровь попадает в непарную *воротную вену печени*. Воротная вена образует в печени капиллярную сеть (воротную систему), из печени две печеночные вены впадают в нижнюю полую вену.

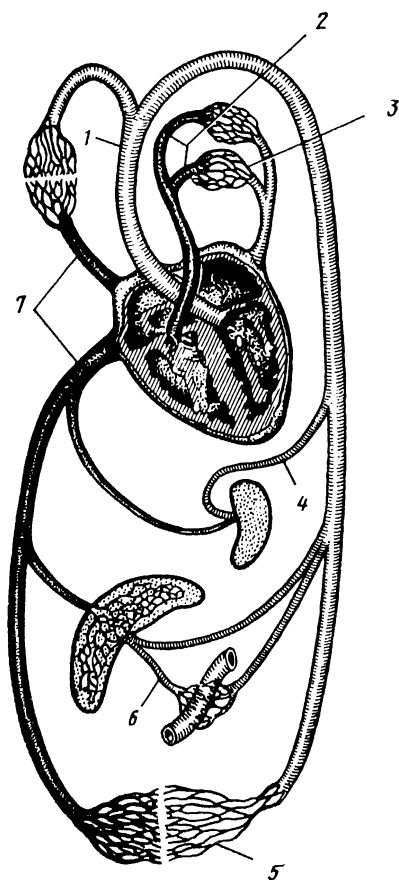


Рис. 42.4. Большой и малый круги кровообращения:

1 — аорта, 2 — легочные артерии, 3 — легочные вены, 4 — артерии внутренних органов, 5 — капилляры, 6 — воротная вена печени, 7 — верхняя и нижняя полые вены

Малый круг начинается от правого желудочка легочным стволом, который делится на правую и левую легочные артерии, идущие в легкие. Из каждого легкого выходит по две легочные вены, впадающие в левое предсердие.

42.4. Лимфообращение

Лимфатическая система выполняет следующие функции: является дополнительной системой оттока жидкости от органов; выполняет кроветворную и защитную функции (в лимфатических узлах происходит размножение лимфоцитов и фагоцитирование болезнетворных микроорганизмов, а также вырабатываются иммунные тела); участвует в обмене веществ (всасывание продуктов распада жира).

Началом лимфатической системы являются замкнутые лимфатические капилляры, в них фильтруется тканевая жидкость, образуя лимфу. Из сетей лимфатических капилляров берут начало более крупные лимфатические сосуды, снабженные клапанами. По лимфатическим сосудам лимфа направляется в грудной лимфатический проток. Она поступает от всех органов, за

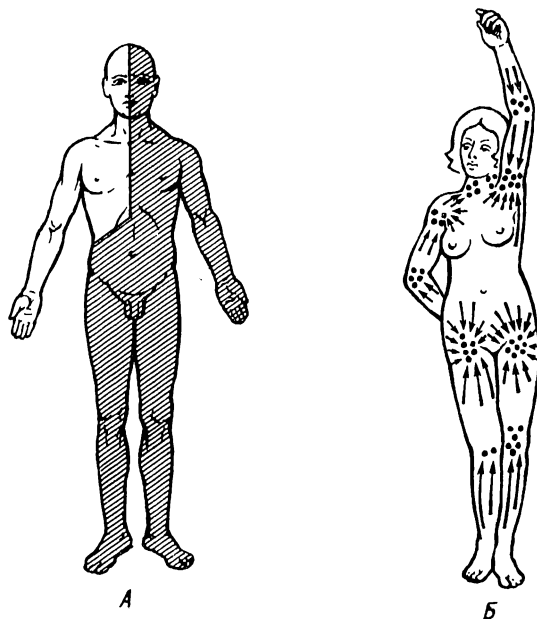


Рис. 42.5. Лимфообращение. А — отток лимфы в левый грудной лимфатический проток (заштриховано) и в правый (светлое); Б — расположение лимфатических узлов

исключением правой половины головы, правой руки и правой части груди. Из этих участков тела лимфа собирается в *правый лимфатический проток*. Лимфатические протоки впадают в вены большого круга. По ходу лимфатических сосудов имеются *лимфатические узлы* (рис. 42.5). В них лимфа обогащается лейкоцитами, там же задерживаются и обеззараживаются микроорганизмы. При попадании бактерий в лимфатические узлы последние распухают и становятся болезненными.

Факторы движения лимфы по сосудам следующие: а) ритмическое сокращение стенок крупных лимфатических сосудов; б) наличие клапанов в лимфатических сосудах; в) присасывающее действие расширенного грудного лимфатического протока в момент увеличения объема грудной полости при вдохе и отрицательное давление в грудной полости; г) сокращение скелетных мышц.

42.5. Предупреждение сердечно-сосудистых заболеваний

В большинстве случаев патологические изменения в системе кровообращения возникают из-за нерационального питания, частых стрессовых состояний, гиподинамии, курения и т.д.

При избыточном потреблении высококалорийной пищи в крови увеличивается содержание жироподобных веществ — липопротеинов и холестерина. Насыщенные жирные кислоты и холестерин объединяются в комплексы, которые откладываются на внутренней оболочке артерий. Образуются *атеросклеротические бляшки*, которые могут сузить просвет сосуда. Если атеросклерозом поражаются коронарные сосуды сердца, то уменьшается приток крови к сердечной мышце. У таких людей повышаются свертываемость крови, легче образуются тромбы. Чаще тромбы образуются в венах в связи с замедлением в них тока крови.

Малоподвижный образ жизни приводит к застою венозной крови и лимфы в нижних конечностях, уменьшению венозного притока к сердцу, уменьшению количества функционирующих капилляров. Возникает кислородное голодание сердечной мышцы. Даже умеренная физическая нагрузка уменьшает содержание жировых частиц и холестерина в крови, опасность тромбообразования, усиливает выброс крови из кровяных депо.

Ключевые слова и понятия

Автоматия сердца
Артериальный пульс
Артерии мышечного типа
Артерии эластического типа
Артериолы
Большой круг кровообращения

Вены
Грудной лимфатический проток
Давление крови
Диастола
Закон "все или ничего"
Капиллярная сеть

Капилляры
Кровообращение
Лимфа
Лимфатическая система
Лимфатические капилляры
Лимфатические сосуды
Малый круг кровообращения
Минутный объем
Миокард
Перикард
Полулунные клапаны
Правый лимфатический проток
Предсердно-желудочковый узел

Проводящая система сердца
Пучок Гиса
Сердце
Синусный узел
Систола
Систолический объем
Створчатые клапаны
Тоны сердца
Центры регуляции работы сердца и сосудов
Цикл работы сердца
Эндокард
Эпикард

Проверьте себя

- Какие жидкости составляют внутреннюю среду организма?
а) Лимфа; б) желудочный сок; в) тканевая жидкость; г) первичная моча; д) кровь; е) жёлчь.
- С какими компонентами крови (эритроциты — 1, лейкоциты — 2, тромбоциты — 3, плазма крови — 4) связаны следующие функции крови?
а) Транспорт кислорода от легких к тканям; б) свертывание крови; в) фагоцитоз; г) образование иммунных тел; д) поддержание постоянства pH крови.
- Какие вещества относятся к факторам свертывания крови?
а) Тромбопластин; б) липаза; в) тироксин; г) фибриноген; д) пепсин; е) протромбин.
- Где в организме возникают возбуждения, обеспечивающие ритмическую работу сердца?
а) Продолговатый мозг; б) спинномозговые узлы; в) проводящая система сердца; г) двигательная область коры больших полушарий.
- Какие из перечисленных сосудов (крупные артерии — 1, мелкие артерии — 2, капилляры — 3, вены — 4) обеспечивают следующие функции?
а) Обмен веществ между кровью и тканями; б) непрерывность тока крови; в) наибольшее сопротивление току крови; г) депонирование крови.
- В какие фазы сердечного цикла закрыты полулунные клапаны?
а) Систола предсердий; б) систола желудочков; д) общая пауза.
- Укажите, какие сосуды впадают в правое предсердие:
а) легочный ствол; б) нижняя полая вена; в) верхняя полая вена; г) печеночная вена; д) легочные вены; е) легочные артерии; ж) коронарные вены.
- Укажите, какие сосуды и отделы сердца относятся к малому (1) и большому (2) кругам кровообращения:
а) левое предсердие; б) левый желудочек; в) правое предсердие; г) правый желудочек; д) легочные вены; е) аорта; ж) легочные артерии; з) сонные артерии; и) верхняя полая вена; к) нижняя полая вена; л) воротная вена печени; м) легочный ствол.
- Почему при больших кровопотерях падает давление крови?
а) Уменьшается систолический объем сердца; б) уменьшается сопротивление в периферических сосудах; в) уменьшается количество циркулирующей крови.
- Почему резкий удар в живот может привести к остановке сердца?
а) Происходит раздражение рецепторов органов брюшной полости (кишечника); б) возникает возбуждение в ядрах блуждающего нерва в продолговатом мозге; в) волокна блуждающих нервов оказывают тормозящий эффект на сердце; г) все выше перечисленное.
- Если человек некоторое время стоит неподвижно, у него наблюдается отек ступней и лодыжек. Почему?
а) Увеличивается приток крови к нижним конечностям; б) растягиваются стенки вен нижних конечностей; в) увеличивается проницаемость капилляров; г) уменьшается венозный и лимфатический отток крови; д) не сокращаются скелетные мышцы, сжимающие стенки вен и лимфатических сосудов.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) возбудимость, проводимость, нервное волокно, потенциал покоя и потенциал действия;
 - б) рефлекторные дуги условных и безусловных рефлексов, возбуждение, торможение, высшая нервная деятельность.
2. Показать подразделение нервной системы на отделы: центральную и периферическую; соматическую и вегетативную.
3. Охарактеризовать строение и функции отделов центральной нервной системы.
4. Назвать отделы переднего мозга и их функции; отметить своеобразие строения коры и функций больших полушарий человека как центра высшей нервной деятельности.
5. Охарактеризовать строение вегетативной нервной системы в связи с ее функцией — обеспечением приспособления организма к изменяющимся условиям среды.
6. Показать рефлекторный принцип деятельности нервной системы.
7. Сравнить безусловные рефлексы, лежащие в основе регуляции вегетативных функций, и условные рефлексы, обеспечивающие высшую нервную деятельность.
8. Показать пути формирования и торможения условных рефлексов и отметить сопровождающие эти явления нервные процессы.
9. Отметить качественные особенности высшей нервной деятельности человека.
10. Охарактеризовать значение эмоций, памяти и сна в деятельности нервной системы.

Нервная система регулирует работу органов, осуществляет согласованную деятельность разных систем органов, обеспечивает связь организма с внешней средой, а также сознательную деятельность людей.

Выполнение этих функций связано с особенностями строения и функционирования нервных клеток, их отростков и соединений (синапсов). Основными свойствами нервного волокна и тела нервной клетки являются возбудимость и проводимость. Наиболее характерным свойством клеточной мембраны не только нейронов, но и всех живых клеток является поддержание разности потенциалов между цитоплазмой и внеклеточной жидкостью — потенциала покоя, причем внутренняя сторона мембраны заряжена отрицательно по отношению к наружной. Потенциал покоя обусловлен неравенством концентраций ионов K^+ , Na^+ и Cl^- по обе стороны клеточной мембраны и неодинаковой проницаемостью мембраны для этих ионов.

Разность потенциалов у большинства клеток создается диффузией ионов K^+ из цитоплазмы в наружную среду, а ионов Cl^- — из наружной среды в цитоплазму. Если на поверхность

нервного волокна или клетки наносится раздражение, то нарушается проницаемость мембраны: ионы натрия устремляются внутрь, заряд меняется на противоположный и возникает потенциал действия (возбудимость). Изменения, вызываемые раздражением, быстро распространяются на соседние участки мембраны (проводимость).

43.1. Рефлекторный принцип деятельности нервной системы

Нервная регуляция носит рефлекторный характер. Рефлексом называют ответную реакцию организма на раздражение рецепторов, осуществляемую через центральную нервную систему (ЦНС). Путь, по которому распространяется возбуждение при осуществлении рефлекса, называют **рефлекторной дугой** (рис.43.1). Рефлекторные дуги состоят из следующих компонентов: *рецептора*, воспринимающего раздражение; *чувствительного* (центросремительного) *нервного волокна*, по которому возбуждение передается от рецептора в ЦНС; *нервного центра* — группы вставочных (ассоциативных) нейронов, расположенных на различных уровнях ЦНС и передающих нервные импульсы с чувствительных нервных клеток на двигательные; *двигательного* (центробежного) *нервного волокна*, передающего возбуждение от ЦНС к *исполнительному органу*, деятельность которого изменяется в результате рефлекса.

Различают рефлексы **соматические** (обеспечивающие движение

скелетных мышц) и **вегетативные** (регулирующие функции внутренних органов и тонус сосудов). Наиболее простая рефлекторная дуга (двухнейронная) содержит чувствительный и двигательный нейроны, между которыми имеется один синапс (дуга коленного рефлекса). Рефлекторные дуги большинства рефлексов включают не два, а большее количество нейронов: чувствительный, один или несколько вставочных и двигательный. Посредством вставочных нейронов осуществляется связь с вышележащими отделами ЦНС и передается инфор-

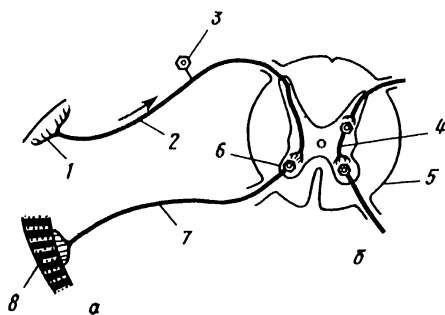


Рис. 43.1. Рефлекторная дуга:

а — двухнейронная, *б* — трехнейронная; *1* — рецептор, *2* — чувствительный (центросремительный) нерв, *3* — чувствительный нейрон в спинномозговом ганглии, *4* — вставочный нейрон, *5* — спинной мозг, *6* — двигательный нейрон в передних рогах спинного мозга, *7* — двигательный (центробежный) нерв, *8* — рабочий орган

мация об адекватности ответа исполнительного органа полученному раздражению.

Большое значение для рефлекторной реакции наряду с возбуждением имеет торможение. Этот нервный процесс заключается в задержке возбуждения в ответ на раздражение или в ослаблении уже возникшего в ЦНС возбуждения. Взаимосвязь возбуждения и торможения обеспечивает согласованную работу всех органов и организма в целом.

43.2. Строение нервной системы

Нервная система анатомически подразделяется на центральную и периферическую (нервы, нервные узлы, сплетения, нервные окончания). В зависимости от характера иннервации органов и тканей нервную систему делят на соматическую и вегетативную. Соматическая нервная система регулирует произвольные движения скелетной мускулатуры и обеспечивает чувствительность. Вегетативная нервная система регулирует деятельность внутренних органов, кровеносной системы, желез внутренней секреции и обмен веществ.

Центральный отдел соматической нервной системы состоит из спинного и головного мозга. Спинной и головной мозг покрыт тремя соединительнотканными мозговыми оболочками.

Спинной мозг расположен в позвоночном канале от I шейного до I — II поясничных позвонков (рис.43.2). Передней и задней продольными бороздами спинной мозг делится на две симметричные половины. В центре проходит спинномозговой канал, вокруг которого сосредоточено серое вещество. Наружный слой спинного мозга образован белым веществом, состоящим из отростков нейронов, которые формируют проводящие пути. На поперечных срезах серое вещество напоминает контур бабочки и состоит из передних, задних, боковых рогов и промежуточной части, соединяющей их.

В передних рогах расположены двигательные нейроны (*моторные нейроны*), аксоны которых иннервируют скелетные мышцы, в задних — *вставочные нейроны*, связывающие чувствительные и двигательные нейроны, а в боковых рогах — *вегетативные нейроны*, аксоны которых идут на периферию к вегетативным узлам. От спинного мозга отходит 31 пара смешанных спинномозговых нервов, каждый из которых начинается двумя корешками: передним (двигательным) и задним (чувствительным). В состав передних корешков входят также вегетативные волокна. На задних корешках находятся спинномозговые узлы (скопления чувствительных нервных клеток). В межпозвоночных отверстиях двигательные и чувствительные корешки соединяются, образуя смешанные нервы. Каждая пара спинномозговых нервов иннервирует строго определенный участок тела.

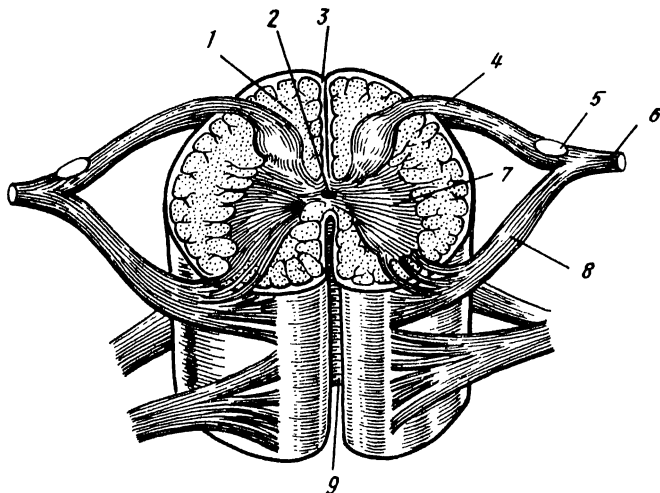


Рис. 43.2. Поперечный разрез спинного мозга:

1 — белое вещество мозга, 2 — спинномозговой канал, 3 — задняя продольная борозда, 4 — задний корешок спинномозгового нерва, 5 — спинномозговой узел, 6 — спинномозговой нерв, 7 — серое вещество мозга, 8 — передний корешок спинномозгового нерва, 9 — передняя продольная борозда

Спинной мозг выполняет две важные функции: рефлекторную и проводниковую. Как рефлекторный центр спинной мозг осуществляет двигательные и вегетативные рефлексы. Двигательные нейроны спинного мозга иннервируют все мышцы туловища и конечностей. С вегетативными центрами спинного мозга связаны важнейшие вегетативные рефлексы: сосудодвигательный, пищевой, дыхательный, дефекации, мочеиспускания, половой. Рефлекторную функцию спинной мозг осуществляет во взаимодействии с головным мозгом. Проводниковая функция производится за счет восходящих и нисходящих путей белого вещества.

Головной мозг находится в мозговом отделе черепа. Масса головного мозга у взрослых людей составляет около 1400 — 1600 г. Он состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, заднего (мост и мозжечок) и продолговатого. *Полушария переднего мозга* человека являются эволюционно более новыми и достигают наибольшего развития (до 80% массы мозга). Продолговатый мозг, варолиев мост (задний мозг), средний и промежуточный образуют *ствол головного мозга*. От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов. Первые две пары нервов — обонятельные (I) и зрительные (II) — начинаются от больших полушарий, а остальные — от скоплений серого вещества (ядер в стволе мозга). Внутри головного мозга находятся полости —

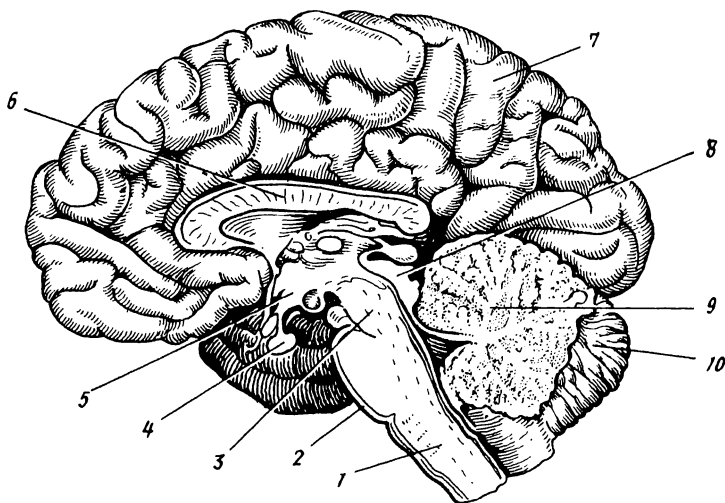


Рис. 43.3. Продольный разрез головного мозга.

1 — продолговатый мозг, 2 — варолиев мост, 3 — средний мозг, 4 — гипофиз, 5 — промежуточный мозг, 6 — мозолистое тело, 7 — полушарие переднего мозга, 8 — четверохолмие, 9 — червячок, 10 — полушарие мозжечка

мозговые желудочки, заполненные спинномозговой жидкостью. Желудочки сообщаются между собой и со спинномозговым каналом (рис.43.3).

Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга. Белое вещество продолговатого мозга находится снаружи, серое — внутри в виде отдельных скоплений нейронов — *ядер*. Среди них ядра четырех пар черепно-мозговых нервов (IX — XII). Продолговатый мозг выполняет две функции: рефлекторную и проводниковую. В сером веществе расположены центры дыхания, сердечной деятельности, сосудодвигательный, центры безусловных пищевых рефлексов (сосания, глотания, отделения пищеварительных соков), защитных рефлексов (кашля, чихания, мигания, слезоотделения, рвоты). С деятельностью продолговатого мозга, кроме того, связаны рефлексы положения тела, изменения тонуса шейных мышц и мышц туловища. Белое вещество продолговатого мозга образует *проводящие пути*.

Задний мозг состоит из варолиева моста и мозжечка. *Варолиев мост* содержит ядра с V по VIII пары черепно-мозговых нервов. Проводящие пути моста связывают продолговатый мозг и мозжечок с большими полушариями. *Мозжечок* расположен над продолговатым мозгом. В нем выделяют два боковых полушария и среднюю часть — червь. Снаружи полушария покрыты корой, внутри находится белое вещество. Основными функциями моз-

жечка являются координация движений и нормальное распределение мышечного тонуса. При повреждении мозжечка у человека произвольные движения становятся резкими, несоразмерными, теряется способность нормально ходить и стоять, снижается сила мышечных сокращений, нарушается тонус мышц.

Средний мозг (четверохолмие) состоит из двух ножек и крыши (пластинки четверохолмия). В ножках мозжечка проходят восходящие и нисходящие нервные пути. В сером веществе лежат ядра III и IV пар черепно-мозговых нервов. Средний мозг играет важную роль в регуляции мышечного тонуса и в появлении установочных рефлексов, обеспечивающих сохранение правильного положения тела в пространстве. Четверохолмие является центром зрительных и слуховых ориентировочных рефлексов.

Промежуточный мозг включает зрительные бугры (таламус), надбугорную область (эпиталамус), подбугорную область (гипоталамус) и коленчатые тела. Сверху к нему прилегает эпифиз, снизу — гипофиз. *Таламус* является подкорковым центром всех видов чувствительности, за исключением обонятельной. Кроме того, он регулирует и координирует внешнее проявление эмоций (мимику, жесты, изменение дыхания, пульса, давления). В *гипоталамусе* находятся высшие центры вегетативной нервной системы, обеспечивающие постоянство внутренней среды, а также регулирующие обмен веществ, температуру тела. С гипоталамусом связаны чувство голода, жажды и насыщения, регуляция сна и бодрствования. Гипоталамус контролирует деятельность передней доли гипофиза и вырабатывает гормоны, поступающие в заднюю долю гипофиза. В состав *надбугорья* входит *эпифиз*. Ядра *эпиталамуса* принимают участие в работе обонятельного анализатора. В коленчатых телах находятся подкорковые центры зрения и слуха.

Ретикулярная формация — сеть нейронов и нервных волокон, расположенных в спинном мозге и в стволе головного мозга. Она влияет на активность (повышает и понижает) нейронов разных отделов центральной нервной системы (оказывает неспецифические воздействия).

Передний мозг представлен правым и левым полушариями, которые соединены пластинкой белого вещества — мозолистым телом. Серое вещество (кора) находится сверху полушарий, белое — внутри. Белое вещество представляет собой проводящие пути полушарий. Среди белого вещества находятся ядра серого вещества (подкорковые структуры).

Кора больших полушарий представляет собой слой серого вещества толщиной в 2 — 4 мм. Она образована нервными клетками (14 — 17 млрд.), расположенными в шесть слоев на поверхности переднего мозга. Многочисленные складки, извилины и борозды значительно увеличивают площадь коры (до 2000 — 2500 см²). Несколько глубоких борозд делят каждое полушарие на четыре

доли: лобную, теменную, височную и затылочную. Центральная борозда отделяет лобную долю от теменной, боковая — височную долю от лобной и теменной, теменно-затылочная борозда — теменную долю от затылочной. Спереди от центральной борозды в лобной доле находится передняя центральная извилина, позади нее — задняя центральная извилина. Нижнюю поверхность полушарий называют *основанием мозга*.

Различные области коры определяют разные функции, с чем связано выделение в ней ряда зон. Двигательная зона коры расположена в передней центральной извилине лобной доли, зона кожно-мышечной чувствительности — в задней центральной извилине теменной доли. Зрительная зона находится в затылочной доле, слуховая — в височной. Центры обоняния и вкуса функционально связаны между собой и расположены на внутренней поверхности височной и лобных долей. Ассоциативные зоны коры (в частности, теменная доля) связывают различные области коры. Здесь происходит интеграция всех импульсов, поступающих в мозг. Деятельность этих зон лежит в основе высших психических функций человека (памяти, способности к логическому мышлению и обучению, воображению), обеспечивающих возможность целесообразной реакции поведения. Они играют важную роль в формировании условных рефлексов.

С развитием коры у млекопитающих регуляция функций организма перемещается в нее из нижних отделов. Деятельность каждого органа человека находится под контролем коры больших полушарий. Исследования показали, что при любом спинномозговом рефлексе или рефлексе, связанном с деятельностью определенных частей головного мозга, возбуждение передается по проводящим путям в соответствующие участки коры. Наряду с этим кора обеспечивает взаимодействие организма с внешней средой и главное — представляет материальную основу психической деятельности. Качественной особенностью мозга млекопитающих и человека является функциональная асимметрия. Левое и правое полушария неравнозначны по своим функциям. Правое отвечает за образное мышление, левое — за абстрактное, в нем находятся центры письменной и устной речи.

Вегетативная нервная система является частью нервной системы, регулирующей деятельность внутренних органов (дыхания, кровообращения, пищеварения, выделения и др.). Она влияет на обмен веществ и рост; играет ведущую роль в поддержании постоянства внутренней среды и в приспособительных реакциях организма. Центральная часть вегетативной нервной системы расположена в среднем, продолговатом и спинном мозге. Импульсы из нервного центра к рабочему органу проходят по двум последовательно расположенным нейронам (рис.43.4). Тела первых нейронов лежат в центральном отделе нервной системы,

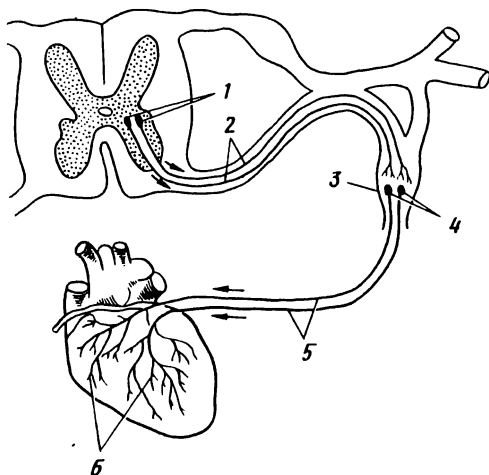


Рис. 43.4. Двигательный путь вегетативной рефлекторной дуги:

1 — тела первых нейронов, 2 — их отростки, 3 — вегетативный нервный узел, 4 — тела вторых нейронов, 5 — их отростки, 6 — окончание их на органе (сердце)

тела вторых — за ее пределами, в узлах вегетативной нервной системы. Вегетативная нервная система не имеет собственных чувствительных путей. Они являются общими для соматической и вегетативной нервной системы. Деятельность вегетативной нервной системы не подчинена воле человека.

Вегетативная нервная система состоит из двух частей: симпатической и парасимпатической. Центральный отдел симпатической нервной системы образуют нейроны боковых рогов спинного мозга на уровне всех его

грудных и трех верхних поясничных сегментов. Их отростки заканчиваются в нервных узлах двух цепочек, расположенных по обеим сторонам позвоночника. В этих ганглиях расположены тела вторых двигательных нейронов, отростки которых заканчиваются в рабочих органах (сосуды, железы, гладкие мышцы внутренних органов и др.). Медиаторами в синапсах симпатической нервной системы являются в основном адреналин и норадреналин.

Центральный отдел парасимпатической нервной системы представлен ядрами в среднем мозге (III пара черепно-мозговых нервов), продолговатом мозге (IV, IX и X пары черепно-мозговых нервов) и в крестцовом отделе спинного мозга (ядра тазового нерва). Парасимпатические ганглии, где находятся тела вторых нейронов, расположены около иннервируемых органов или в них. Медиатором в синапсах парасимпатической нервной системы является ацетилхолин.

К большинству внутренних органов подходят как симпатические, так и парасимпатические нервные волокна (двойная иннервация), которые обычно оказывают противоположные влияния (например, парасимпатическое влияние — ослабление и замедление сердечной деятельности, симпатическое — усиление и ускорение). Это имеет большое значение в приспособлении организма к меняющимся условиям среды.

43.3. Высшая нервная деятельность

Положения о рефлекторной деятельности мозга были высказаны И.М.Сеченовым в 1863 г. в книге "Рефлексы головного мозга". Идеи И.М.Сеченова получили развитие в трудах И.П. Павлова. Он создал экспериментальный метод исследования функций коры больших полушарий — метод условных рефлексов — и установил, что рефлексы являются основой высшей нервной деятельности.

Под высшей нервной деятельностью понимают деятельность высших отделов центральной нервной системы, обеспечивающих наиболее совершенную приспособляемость животных и человека к условиям среды. Основой высшей нервной деятельности у млекопитающих является кора больших полушарий вместе с подкорковыми ядрами переднего мозга.

Всю совокупность рефлексов, происходящих в организме, И.П. Павлов разделил на две группы: безусловные и условные.

Безусловные	Условные
Врожденные, передающиеся по наследству (слюноотделение, глотание, дыхание и т.д.)	Приобретенные организмом в течение жизни
Видовые	Индивидуальные
Имеют постоянные рефлекторные дуги	Не имеют готовых рефлекторных дуг, они формируются при определенных условиях
Относительно постоянные, мало изменяющиеся (при попадании пищи на корень языка происходит глотательное движение)	Непостоянные, могут выработаться и исчезнуть
Осуществляются в ответ на адекватное раздражение	Осуществляются на любое воспринимаемое организмом раздражение; формируются на базе безусловных рефлексов
Осуществляются на уровне спинного мозга и ствола мозга, подкорковых ядер	Осуществляются за счет деятельности коры головного мозга

Для образования условных рефлексов необходимо сочетание во времени двух раздражителей: *безразличного (условного)* для данного вида деятельности (свет, звук и т.п., например для пищеварения) и *безусловного*, вызывающего определенный безусловный рефлекс (пища и др.). Условный сигнал должен предшествовать безусловному. Подкрепление условного сигнала безусловным должно быть неоднократным в отсутствие отвлекающих посторонних раздражителей.

При действии условного раздражителя (например, света) в коре возникает очаг возбуждения. Последующее действие безусловного раздражителя (например, пищи) сопровождается появлением второго очага возбуждения в коре. Между ними возникает временная связь (происходит замыкание, по Павлову). После нескольких сочетаний условного и безусловного раздражителей

связь становится более прочной. Теперь достаточно только одного условного раздражителя, чтобы вызвать рефлекс.

Рефлекторная дуга условного рефлекса содержит следующие отделы: рецептор, реагирующий на условный раздражитель; чувствительный нерв и соответствующий ему восходящий путь с подкорковыми образованиями; участок коры, воспринимающий условный раздражитель (например, зрительный центр); участок коры, связанный с центром безусловного рефлекса (пищевой центр); центр безусловного рефлекса; двигательный нерв; рабочий орган.

Показано, что на основе уже образовавшихся условных рефлексов могут возникать новые условные рефлексы. В течение жизни организма бесчисленное множество образующихся условных рефлексов служит основой его поведения.

Условные рефлексы не только вырабатываются, но и исчезают или ослабевают при изменении условий существования в результате торможения. И.П. Павлов различал два вида торможения условных рефлексов: безусловное (внешнее) и условное (внутреннее). Безусловное (внешнее) торможение возникает в результате действия нового раздражителя достаточной силы. В коре головного мозга при этом возникает новый очаг возбуждения, который вызывает угнетение существующего очага возбуждения. У человека, например, при острой зубной боли перестает болеть сильно пораненный палец. Условное (внутреннее) торможение развивается по закономерностям условного рефлекса, т.е. если действие условного раздражителя не подкрепляется действием безусловного раздражителя. Благодаря торможению в коре исчезает ненужная временная связь.

Таким образом, в коре происходит сложное взаимодействие процессов возбуждения и торможения, причем кора способна различать и разделять отдельные раздражения (анализ) наряду с возможностью обобщать, объединять возбуждения, возникающие в различных ее участках (синтез).

Поведение любого животного гораздо проще, чем поведение человека. *Особенностями* высшей нервной деятельности человека являются высокоразвитая психическая деятельность, сознание, речь, способность к абстрактно-логическому мышлению. Высшая нервная деятельность человека сформировалась исторически в ходе трудовой деятельности и необходимости общения. Опираясь на особенности высшей нервной деятельности человека и животных, И.П. Павлов разработал учение о первой и второй сигнальных системах.

Животные и человек получают сигналы из внешнего мира через соответствующие органы чувств. Восприятие окружающего мира, связанное с анализом и синтезом непосредственных сигналов, которые приходят от зрительных, слуховых, обонятельных и других рецепторов, составляет первую сигнальную систему.

Деятельность этой системы проявляется также в условных рефлексах, формирующихся на любые раздражения из внешней среды, за исключением слова.

Условные рефлексы образуются в результате функционирования клеток коры головного мозга. Вторая сигнальная система возникла и развилась у человека в связи с появлением речи. Она отсутствует у животных. Вторая сигнальная система обусловлена специфической особенностью высшей нервной деятельности человека — восприятием слышимых (произносимых) или видимых (при чтении) слов. *Сигнальное значение слова* связано не с простым звукосочетанием, а с его смысловым содержанием. Развитие словесной сигнализации сделало возможным обобщения и абстракции, находящие свое выражение в понятийной деятельности человека.

Первая и вторая сигнальные системы находятся у человека в тесном взаимодействии и взаимосвязи, так как возбуждение первой сигнальной системы, вызванное конкретными сигналами, передается во вторую сигнальную систему. Первые признаки развития второй сигнальной системы появляются у ребенка во второй половине первого года жизни. Речевые рефлексы второй сигнальной системы формируются благодаря активности нейронов лобных областей и области речедвигательного центра коры больших полушарий.

43.4. Эмоции

Эмоции представляют собой реакции животных и человека на воздействие внешних и внутренних раздражителей, имеющие ярко выраженную субъективную окраску и охватывающие все виды чувствительности. Различают *положительные* эмоции — радость, наслаждение, удовольствие — и *отрицательные* — грусть, печаль, неудовольствие. Разные виды эмоций сопровождаются различными физиологическими изменениями в организме, соответствующими психическими проявлениями. Например, при печали, смущении, испуге понижается тонус скелетной мускулатуры. Печаль характеризуется спазмом сосудов, испуг — расслаблением гладкой мускулатуры. Гнев, радость, нетерпение сопровождаются повышением тонуса скелетной мускулатуры, при радости, кроме того, расширяются сосуды, при гневном расстраивается координация движений, увеличивается содержание сахара в крови и пр.

Эмоциональное возбуждение мобилизует все имеющиеся у организма резервы. Более тонко работает интеллектуальная сфера, память. Возникает резкое возбуждение симпатической части вегетативной нервной системы, в кровь поступает значительное количество адреналина, усиливается работа сердца и повышается артериальное давление, растет газообмен, расширяются бронхи, увеличивается интенсивность окислительных и энергетических процессов в организме. Резко изменяется характер деятельности

скелетных мышц, т.е. они могут включиться в работу одновременно, а не поочередно. Блокируется процесс, тормозящий мышечную деятельность при утомлении.

В процессе эволюции эмоции сформировались как механизм приспособления. Огромную роль в жизни человека играют положительные эмоции. Они важны для сохранения здоровья и работоспособности человека.

43.5. Память

Накопление, хранение и обработка информации — важнейшее свойство нервной системы. Различают два вида памяти: кратковременную и долговременную. В основе *кратковременной памяти* лежит циркуляция нервных импульсов по замкнутым нейронным цепям. Это может продолжаться от нескольких секунд до 10 — 20 мин. Информация, хранящаяся в кратковременной памяти, быстро "стирается". В процессе обучения нервные импульсы неоднократно проходят по одним и тем же нервным путям, оставляя в них след. Материальной основой *долговременной памяти* являются различные структурные изменения в цепях нейронов, вызванные электрохимическими процессами возбуждения. В долговременной памяти информация хранится в доступном для извлечения виде.

В настоящее время найдены *пептиды*, вырабатываемые нервными клетками и влияющие на процесс памяти. Определенная роль в формировании памяти принадлежит эмоциям. При эмоциональном возбуждении усиливается циркуляция нервных импульсов по цепям нейронов. В формировании памяти участвуют нейроны коры больших полушарий (височные доли), ретикулярная формация ствола мозга, гипоталамическая область. Различают зрительную, слуховую, осязательную, двигательную, или моторную, и смешанную память в зависимости от того, какой из анализаторов играет в этом процессе главную роль.

43.6. Сон и бодрствование

Смена сна и бодрствования — одно из проявлений суточных ритмов. Бодрствующий человек активно взаимодействует с окружающей средой, отвечая на внешние раздражения адекватными реакциями. В состоянии сна эта связь с окружающим миром в значительной степени ослабляется, хотя и не исчезает полностью. Во время сна наблюдается падение тонуса скелетной мускулатуры, замедление дыхания и сердечных сокращений, понижение кровяного давления, изменение активности нервных клеток, что можно выявить с помощью электроэнцефалографии.

По данным электроэнцефалографии (ЭЭГ), у человека во сне происходит чередование двух основных фаз сна: фазы медленно-волнового сна — периода глубокого сна, во время которого можно

зафиксировать на ЭЭГ медленную активность (дельта-волны), фазы парадоксального, или быстрого сна, во время которого на ЭЭГ фиксируются ритмы, характерные для состояния бодрствования. В этой фазе наблюдаются быстрые движения глаз, подергивание лицевых мышц; человек видит сны. Возникает эта фаза примерно через каждые полтора часа, ее длительность составляет в среднем 20 мин.

Эти данные позволяют считать, что сон представляет собой чередование различных функциональных состояний головного мозга, а не отсутствие координированной активности нервных клеток. Во время сна в высших отделах головного мозга идет обработка поступившей за период бодрствования информации. Согласно *ретикулярной теории сна и бодрствования*, наступление сна связано с угнетением восходящих влияний ретикулярной формации, активирующих высшие отделы головного мозга.

Кроме того, для чередования сна и бодрствования необходима активность определенных центров промежуточного мозга. В регуляции цикла сон — бодрствование большую роль играют медиаторы — серотонин и норадреналин. В филогенезе сон (быстроволновая фаза) появился сравнительно недавно. У рыб и пресмыкающихся быстроволновой фазы нет. У птиц она составляет менее 1% общей длительности сна. У млекопитающих на долю быстроволнового сна приходится значительное время. Таким образом, быстроволновая фаза сна представляет особенность высокоразвитого мозга.

Ключевые слова и понятия

Анализ и синтез	Парасимпатическая нервная система
Безусловное и условное торможение	Первая и вторая сигнальные системы
Безусловные и условные рефлексы	Передний мозг
Большие полушария	Периферическая нервная система
Вегетативная система	Потенциал действия
Возбудимость	Потенциал покоя
Гипоталамус	Проведение нервного импульса
Головной мозг	Проводимость
Двигательная зона	Продолговатый мозг
Задний мозг	Промежуточный мозг
Коленчатые тела	Рефлекторные дуги
Кора больших полушарий	Симпатическая нервная система
Мозжечок	Синапс
Мозолистое тело	Соматическая нервная система
Мост	Сон
Нервная система	Спинной мозг
Нервные окончания	Средний мозг
Нервные узлы	Таламус
Нервы	Центральная нервная система
Ножки мозга	Четверохолмие
Оболочки мозга	Эмоции
Память долговременная	Эпиталамус
Память кратковременная	

Проверьте себя

1. С каким явлением связаны потенциал покоя (1) и потенциал действия (2):
 - а) внутренняя поверхность мембраны имеет отрицательный заряд, наружная — положительный; б) внутренняя поверхность мембраны имеет положительный заряд, наружная — отрицательный; в) ионы Na^+ не проходят через мембрану в клетку; г) ионы Na^+ проходят через мембрану в клетку.
2. Соотнесите отделы центральной нервной системы (спинной мозг — 1, продолговатый мозг — 2, мозжечок — 3, средний мозг — 4, зрительный бугор — 5, подбугорная область — 6, кора больших полушарий — 7) и их функции:
 - а) работа внутренних органов; б) сокращение скелетных мышц; в) тонус скелетных мышц; г) ориентировочные зрительные рефлексы; д) формирование и проявление эмоций; е) ориентировочные слуховые рефлексы; ж) обмен веществ.
3. Каким участкам коры (лобная доля — 1, теменная доля — 2, затылочная доля — 3, височная доля — 4, внутренняя поверхность височных и лобных долей — 5) соответствуют следующие функциональные зоны?
 - а) Зрительная зона; б) слуховая зона; в) центр обоняния; г) центр вкуса; д) зона кожно-мышечной чувствительности; е) двигательная зона; ж) ассоциативные зоны; з) двигательный центр речи.
4. Назовите исполнительный орган рефлекторной дуги соматического рефлекса (1) и вегетативного рефлекса (2):
 - а) желудок; б) мочевой пузырь; в) скелетные мышцы; г) слюнные железы; д) кишечник; е) сердце.
5. Назовите локализацию центров парасимпатической нервной системы (1) и симпатической нервной системы (2):
 - а) грудные сегменты спинного мозга; б) средний мозг; в) поясничный сегмент спинного мозга; г) продолговатый мозг; д) крестцовый отдел спинного мозга.

Глава 44

ОРГАНЫ ЧУВСТВ (АНАЛИЗАТОРЫ)

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
 - а) органы чувств, рецепторы, нервные волокна, области коры, анализаторы;
 - б) глазное яблоко, сетчатка, палочки, колбочки, зрительный анализатор;
 - в) аккомодация, дальность зрения, близорукость;
 - г) кортиева орган, преддверие, полукружные каналы, рецепторы слуха и равновесия;
 - д) слои кожи, болевые, температурные, тактильные рецепторы;
 - е) ротовая и носовая полости, рецепторы обоняния и вкуса.
2. Объяснить взаимосвязь между центрами коры больших полушарий; анализом и синтезом зрительных, слуховых и других восприятий, позволяющих человеку адекватно реагировать на изменения условий окружающей среды.

Наш организм улавливает различные изменения, происходящие во внешней среде, с помощью органов чувств: осязания, зрения, слуха, вкуса и обоняния. В каждом из них имеются специфические рецепторы, воспринимающие определенный вид раздражения. В зависимости от способа взаимодействия рецептора с раздражителем различают *контактные* (рецепторы кожи,

вкусовые) и *дистантные* (зрительные, слуховые, обонятельные) рецепторы. И.П.Павлов ввел понятие **анализатора** как функциональной системы, состоящей из трех компонентов: *рецептора* (периферической части), *проводниковой* части и *центральной* части, представленной соответствующей областью коры головного мозга. В рецепторе энергия внешнего раздражения трансформируется в нервные импульсы, а затем по чувствительным нервным путям импульсы поступают в соответствующую зону коры, где формируются специфические ощущения.

44.1. Строение и функции органов зрения

Орган зрения — глаз — состоит из глазного яблока и вспомогательного аппарата. К вспомогательному аппарату относят веки, ресницы, слезные железы и мышцы глазного яблока. Веки образованы складками кожи, выстланными изнутри слизистой оболочкой — конъюнктивой. Слезные железы находятся в наружном верхнем углу глаза. Слезы омывают передний отдел глазного яблока и через носослезный канал попадают в полость носа. Мышцы глазного яблока приводят его в движение и направляют в сторону рассматриваемого предмета.

Глазное яблоко имеет шаровидную форму и расположено в глазнице (рис.44.1). Оно содержит три оболочки: *фиброзную* (наружную), *сосудистую* (среднюю) и *сетчатую* (внутреннюю), а также *внутреннее ядро*, состоящее из *хрусталика*, *стекловидного тела* и *водянистой влаги* передней и задней камер глаза.

Задний отдел фиброзной оболочки представлен плотной непрозрачной соединительнотканной белочной оболочкой (*склерой*), передний — прозрачной выпуклой *роговицей*. Сосудистая оболочка богата сосудами и пигментами. В ней выделяют собственно *сосудистую оболочку* (задняя часть), *ресничное тело* и *радужную оболочку*. Основную массу ресничного тела составляет цилиарная (ресничная) мышца, изменяющая своим сокращением кривизну хрусталика. Радужная оболочка имеет вид кольца, окраска которого зависит от количества и характера пигмента, синтезируемого в

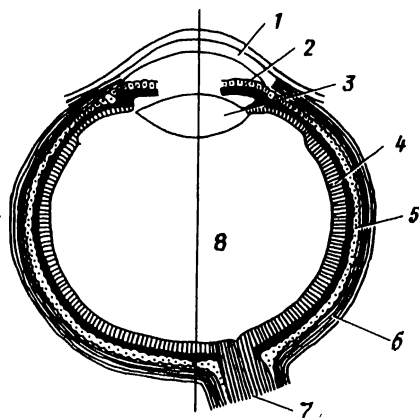


Рис. 44.1. Строение глаза:

1 — роговица, 2 — радужка, 3 — хрусталик, 4 — сетчатка, 5 — сосудистая оболочка, 6 — белочная оболочка, 7 — зрительный нерв, 8 — стекловидное тело

организме. В центре радужки находится отверстие — *зрачок*. Он может сужаться и расширяться благодаря сокращению кольцевых и радиальных мышц, расположенных в радужной оболочке.

В сетчатке различают две части: заднюю — зрительную, воспринимающую световые раздражения, и переднюю, не содержащую светочувствительных элементов, — слепую часть сетчатки. Снаружи сетчатка выстлана пигментным слоем эпителия, который прилежит к сосудистой оболочке. Зрительная часть сетчатки состоит из десяти слоев клеток: наиболее важными являются три слоя, прилегающие к пигментному эпителию, которые содержат светочувствительные рецепторы — *палочки* (130 млн.) и *колбочки* (7 млн.). Колбочки сосредоточены в центре сетчатки (в центральной ямке). Большая их часть образует *желтое пятно* — место наилучшего видения. По направлению к периферии сетчатки число колбочек уменьшается, количество палочек нарастает. По периферии располагаются только палочки. Светочувствительные элементы отсутствуют в области *слепого пятна*. Это место выхода зрительного нерва.

Большую часть полости глазного яблока заполняет прозрачная студенистая масса — *стекловидное тело* (поддерживает форму глазного яблока). *Хрусталик* имеет форму двояковыпуклой линзы, задняя часть которой прилегает к стекловидному телу, а передняя — обращена к радужной оболочке. Прозрачное вещество хрусталика снаружи покрыто капсулой хрусталика, связанной с ресничным телом. При сокращении мышцы ресничного тела меняется кривизна хрусталика и лучи света преломляются так, чтобы изображение объекта зрения попало на желтое пятно сетчатки. Способность хрусталика изменять свою кривизну в зависимости от удаленности предметов называют *аккомодацией*. При нарушении аккомодации могут возникнуть *близорукость* (изображение фокусируется перед сетчаткой) и *дальнозоркость* (изображение фокусируется за сетчаткой). Последним компонентом прозрачного содержимого глаза является водянистая влага — жидкость, заполняющая переднюю и заднюю камеры глаза. Передняя камера расположена между роговицей и радужкой, задняя — между радужкой и хрусталиком.

Лучи света, отражаясь от предметов, проходят через светопреломляющие среды: роговицу, водянистую влагу, хрусталик, стекловидное тело — и собираются на сетчатке. При этом на сетчатке получается действительное, обратное, уменьшенное изображение предмета. Благодаря переработке в коре информации, получаемой от сетчатки и рецепторов других органов чувств, мы воспринимаем предметы в их естественном положении.

Световые раздражения воспринимаются палочками и колбочками сетчатки. Палочки более чувствительны к свету и обеспечивают зрение в сумерках и темноте, колбочки осуществляют дневное и цветовое зрение. В палочках имеется красный

пигмент — родопсин, а в колбочках — иодопсин. Под влиянием света в результате фотохимических реакций эти вещества распадаются, а в темноте восстанавливаются. Для восстановления родопсина необходим витамин А. Если же витамин А в организме отсутствует, то образование родопсина нарушается и развивается *куриная слепота*, т.е. неспособность видеть при слабом свете или в темноте.

Восприятие цветовых ощущений связано с колбочками. Согласно *трехкомпонентной теории Гельмгольца*, в сетчатке имеется три типа колбочек, воспринимающих красный, зеленый и сине-фиолетовый цвета. Распознавание всех остальных цветов зависит от комбинации трех основных цветов. Одинаковые и одновременные раздражения трех типов колбочек дают ощущения белого цвета. Фотохимические реакции в колбочках и палочках вызывают нервные импульсы, которые передаются в зрительный нерв, а затем в центральную часть анализатора (затылочную область коры).

44.2. Орган слуха и равновесия

Орган слуха и равновесия включает три отдела: наружное, среднее и внутреннее ухо. *Наружное ухо* состоит из ушной раковины и наружного слухового прохода. Ушная раковина представлена эластическим хрящом, покрытым кожей, и служит для улавливания звука. Наружный слуховой проход — канал длиной 3,5 см, который начинается наружным слуховым отверстием и заканчивается слепо барабанной перепонкой. Он выстлан кожей и имеет железы, выделяющие ушную серу.

За барабанной перепонкой расположена полость *среднего уха*, состоящая из барабанной полости, заполненной воздухом, слуховых косточек и слуховой (евстахиевой) трубы. Слуховая труба связывает барабанную полость с полостью носоглотки, что способствует уравниванию давления по обе стороны барабанной перепонки. Только при этом условии возможны нормальные колебания барабанной перепонки. Слуховые косточки — *молоточек*, *наковальня* и *стремечко* — соединены между собой подвижно (рис.44.2). Молоточек рукояткой сращен с барабанной перепонкой, головка молоточка прилегает к наковальне, которая другим концом соединяется со стремечком. Стремечко широким основанием соединяется с перепонкой овального окна, ведущего во внутреннее ухо.

Внутреннее ухо расположено в толще пирамиды височной кости; состоит из костного лабиринта и расположенного в нем перепончатого лабиринта. Пространство между ними заполнено жидкостью — *перилимфой*, полость перепончатого лабиринта — *эндолимфой*.

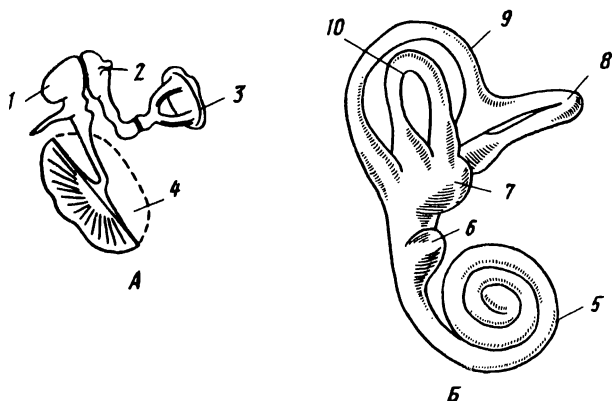


Рис. 44.2. Слуховые косточки (А) в среднем ухе и общий вид внутреннего уха (Б):

1 — молоточек, 2 — наковальня, 3 — стремечко, 4 — барабанная перепонка, 5 — улитка, 6 — круглый мешочек, 7 — овальный мешочек, 8 — 10 — полукружные каналы

Костный лабиринт содержит три отдела: преддверие, улитку и полукружные каналы. Улитка относится к органу слуха, остальные его части — к органу равновесия.

Улитка представляет собой костный канал, закрученный в виде спирали. Ее полость разделена тонкой перепончатой перегородкой — основной мембраной. Она состоит из многочисленных (около 24 тыс.) соединительнотканых волокон разной длины. На основной мембране помещаются рецепторные волосковые клетки кортиева органа — периферического отдела слухового анализатора.

Звуковые волны через наружный слуховой проход достигают барабанной перепонки и вызывают ее колебания. Эти колебания усиливаются (почти в 50 раз) системой слуховых косточек и передаются перилимфе и эндолимфе, затем воспринимаются волокнами основной мембраны. Высокие звуки вызывают колебания коротких волокон, низкие — более длинных, расположенных у вершины улитки. Эти колебания возбуждают рецепторные волосковые клетки кортиева органа. Далее возбуждение передается по слуховому нерву в височную долю коры больших полушарий, где происходит окончательный анализ и синтез звуковых сигналов. Ухо человека воспринимает звуки с частотой от 16 до 20 000 Гц.

Вестибулярный аппарат представлен преддверием и полукружными каналами и является органом равновесия. В преддверии имеются два мешочка, заполненные эндолимфой. На дне и во внутренней стенке мешочков расположены рецепторные волосковые клетки, к которым примыкает отолитовая мембрана с особыми кристаллами — отолитами, содержащими Ca^{2+} . Три полукружных

канала расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Основания каналов в местах их соединения с преддверием образуют расширения — *ампулы*, в которых расположены волоковые рецепторные клетки.

Рецепторы отолитового аппарата возбуждаются при ускоряющихся или замедляющихся прямолинейных движениях. Рецепторы полукружных каналов раздражаются при ускоренных или замедленных вращательных движениях за счет передвижения эндолимфы. Возбуждение рецепторов вестибулярного аппарата сопровождается рядом рефлекторных реакций: изменением тонуса мышц, сокращением мышц, способствующих выпрямлению тела и сохранению позы. Импульсы от рецепторов вестибулярного аппарата по вестибулярному нерву поступают в центральную нервную систему. Вестибулярный анализатор функционально связан с мозжечком, который регулирует его деятельность. Чувство равновесия связано не только с возбуждением рецепторов вестибулярного аппарата, но и с возбуждением рецепторов мышц, сухожилий, рецепторов подошв ног.

44.3. Обонятельный и вкусовой анализаторы

Обонятельный анализатор обеспечивает восприятие запаха. Обонятельные рецепторы находятся в слизистой оболочке верхней части носовой полости. Раздражителями обонятельных клеток служат молекулы пахучих веществ вдыхаемого воздуха. Импульсы от обонятельных рецепторов поступают в обонятельную зону коры по обонятельному нерву.

Периферический отдел вкусового анализатора представлен совокупностью *вкусовых почек*, расположенных в эпителии сосочков языка. У детей, а иногда и у взрослых вкусовые почки могут находиться на губах, на наружной и внутренней поверхностях надгортанника, голосовых связках. Вкусовая почка состоит из вкусовых (рецепторных) клеток, раздражителями для которых являются растворимые в воде вещества. Рецепторы, специфичные к восприятию сладкого, расположены на кончике языка, горького — на корне, кислого и соленого — по бокам языка. Центральные отделы вкусового и обонятельного анализаторов сосредоточены на внутренней поверхности височной и лобной долей коры больших полушарий.

44.4. Кожный анализатор

44.4.1. Строение и функции кожи

Кожа образует наружный покров тела, площадь которого составляет 1,5 — 1,6 м². Производными кожи являются волосы, ногти, сальные, потовые и молочные железы. *Функции кожи* многообразны: защитная (от вредных воздействий и проникновения

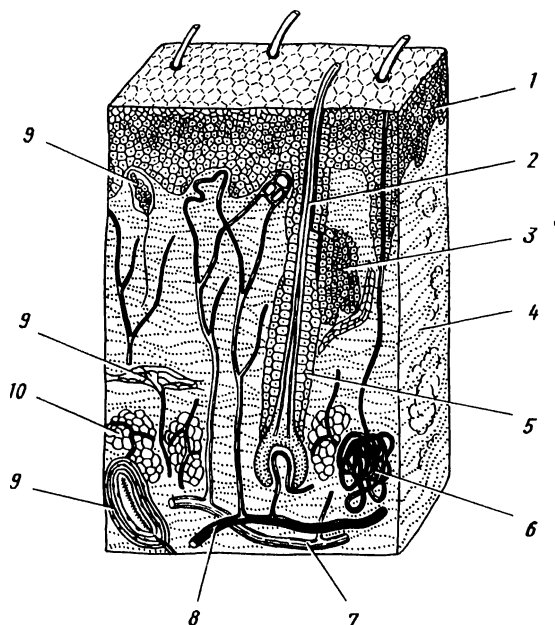


Рис. 44.3. Строение кожи человека:

1 — эпидермис, 2 — волос, 3 — сальная железа, 4 — собственно кожа, 5 — эпителиальное корневое влагалище, 6 — потовая железа, 7 — кожная артерия, 8 — кожная вена, 9 — нервное окончание, 10 — жировая клетчатка

микроорганизмов); терморегуляция (через кровеносные сосуды кожи, потовые железы, подкожную жировую клетку); выделительная (благодаря потовым железам); рецепторная (в коже находятся болевые, температурные, тактильные рецепторы); депо крови (в сосудах кожи депонируется до 1л крови); обмен витаминов (в коже содержится предшественник витамина D, который под влиянием ультрафиолетовых лучей превращается в витамин D).

Кожа состоит из *эпидермиса* и собственно кожи — *дермы*. К дерме прилежит подкожная жировая клетчатка (рис.44.3). Толщина кожи колеблется от 0,5 до 3 — 4 мм.

Эпидермис представлен многослойным плоским ороговевающим эпителием, в котором выделяют пять слоев: *базальный* (здесь происходит размножение базальных клеток кожи, благодаря чему возобновляются все слои эпидермиса, и находятся пигментные клетки, содержащие в цитоплазме пигмент — меланин, защищающий организм человека от ультрафиолетовых лучей); *шиповатый* (состоит из клеток, соединенных между собой при помощи отростков); *зернистый* (клетки содержат в цитоплазме гранулы

специального белка кератогиалина); *блестящий* (ядра клеток разрушены, а цитоплазма пропитана веществом, образовавшимся из кератогиалина); *роговой* (самый поверхностный, состоит из ороговевших клеток, содержащих кератин; этот слой полностью обновляется за 7—11 сут). От количества пигмента, содержащегося в клетках эпидермиса, зависит цвет кожи человека.

В дерме различают два слоя: сосочковый и сетчатый. *Сосочковый слой* состоит из рыхлой соединительной ткани. Он образует многочисленные сосочки, вдающиеся в эпидермис. От него зависит рисунок кожи. В сосочковом слое имеются гладкие мышечные клетки, кровеносные и лимфатические сосуды, нервные окончания. *Сетчатый слой* образован плотной соединительной тканью. Пучки коллагеновых и эластических волокон образуют сеть и придают коже прочность. В этом слое расположены потовые и сальные железы и корни волос. За дермой следует подкожный слой жировой клетчатки. Она состоит из рыхлой соединительной ткани, содержащей жировые отложения.

В коже расположены потовые и сальные железы. Потовые железы — трубчатые железы, сосредоточенные на границе сетчатого слоя и подкожной жировой клетчатки (порядка 2,5 млн.). Выводные протоки открываются на поверхности кожи порами. Потовыми железами богата кожа ладоней, подошв ног, подмышечных впадин. С потом выделяются вода (98%), NaCl, мочевиная кислота, аммиак, мочевина и др. При потоотделении происходят теплоотдача и удаление продуктов обмена.

Сальные железы расположены в сетчатом слое, на границе с сосочковым. Их протоки открываются в волосяную сумку. Они выделяют секрет — кожное сало, которое смазывает волосы и смягчает кожу, сохраняя ее эластичность.

Роговыми производными кожи являются волосы и ногти. Волос состоит из корня и стержня. Корень волоса заканчивается расширением — волосяной луковицей, в которую снизу вдается волосяной сосочек с сосудами и нервами. За счет деления клеток волосяной луковицы происходит рост волоса. Корень волоса снаружи окружен волосяной сумкой. К волосяной сумке прикрепляется гладкая мышца, поднимающая волос. В месте перехода волоса в стержень образуется углубление — волосяная воронка, в которую открываются протоки сальных желез.

Стержень включает мозговое вещество (построено из ороговевших клеток, которые содержат зерна пигмента и мелкие пузырьки воздуха) и корковое вещество (состоит из ороговевших клеток, заполненных воздухом и гранулами меланина). Снаружи волос покрыт кутикулой, представленной роговыми чешуйками. К старости в ороговевших клетках (роговых чешуйках) мозгового и коркового вещества снижается количество пигмента и нарастает количество пузырьков газа — волосы седеют.

Ногти представляют собой выпуклые в поперечнике роговые пластинки, лежащие на тыльной поверхности концевых фаланг. Ноготь лежит в ложе, состоящем из росткового эпителия и соединительной ткани. Кожа ногтевого ложа богата кровеносными сосудами и нервными окончаниями.

44.4.2. Кожная рецепция (чувствительность)

Кожа содержит рецепторы, воспринимающие раздражения из внешней среды: болевые, температурные (тепловые и холодовые), тактильные (чувствительность к прикосновению и давлению). Болевые раздражения воспринимаются свободными нервными окончаниями. Болевые ощущения возникают при действии любого раздражителя очень большой силы, сигнализируют об опасности для организма и вызывают проявление оборонительных рефлексов. Различные рецепторы кожи располагаются на разной глубине: *холодовые* — более поверхностные (ближе к эпидермису), *тепловые* — в глубоких слоях дермы и подкожном слое. Холодовые рецепторы могут возбуждаться не только понижением температуры, но и действием тепла (выше 45 °С). Наибольшей чувствительностью обладает кожа губ, носа; наименьшей — кожа спины, живота, подошв ног. Центральный отдел *кожного* анализатора находится в задней центральной извилине.

Ключевые слова и понятия

Аккомодация	Овальное окно
Барабанная перепонка	Отолиты
Близорукость	Палочки
Болевая рецепция	Передняя и задняя камеры глаза
Вестибулярный аппарат	Перилимфа
Вкусовой анализатор	Полукружные каналы
Вкусовой сосочек	Потовые железы
Внутреннее ухо	Преддверие
Волосы	Ресничное тело
Глазное яблоко	Сальные железы
Дальновзоркость	Сетчатка
Дерма	Слепое пятно
Евстахиева труба	Слуховой анализатор
Желтое пятно	Сосудистая оболочка глаза
Жировая клетчатка	Среднее ухо
Зрительный анализатор	Стекловидное тело
Кожный анализатор	Стремечко
Колбочки	Тактильная рецепция
Кортиев орган	Температурная рецепция
Костный и перепончатый лабиринты	Улитка
Круглое окно	Ушная раковина
Молоточек	Фиброзная оболочка глаза
Наковальня	Хрусталик
Наружное ухо	Центральное ядро глаза
Ногти	Эндолимфа
Обонятельный анализатор	Эпидермис

Проверьте себя

1. Какие отделы включает анализатор?
а) Рецептор; б) сосуд; в) железа; г) проводниковый отдел; д) мышца; е) участок коры.
2. Назовите компоненты зрительного анализатора:
а) кортиева орган; б) палочки; в) колбочки; г) тактильные рецепторы; д) зрительный нерв; е) передняя центральная извилина; ж) затылочная доля коры.
3. Когда человек опускается в горячую воду, у него в первый момент может возникнуть ощущение холода. Почему?
а) Холодовых рецепторов больше, чем тепловых; б) холодные рецепторы расположены более поверхностно; в) холодные рецепторы при определенных условиях могут возбуждаться теплом.
4. У собаки удалены височные доли коры больших полушарий. Можно ли у нее выработать условные рефлексы при использовании звука в качестве условного раздражителя?

Глава 45

ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) экзокринные, эндокринные, смешанные железы;
б) гипоталамус, передняя доля гипофиза, тропные гормоны;
в) стрессовый раздражитель, адреналин, адренокортикотропный гормон, глюкокортикоиды, общий адаптационный синдром.
2. Дать общую характеристику железам человека.
3. Представлять строение и свойства гормонов.
4. Описать строение и функции желез внутренней секреции:
а) гипофиза; б) эпифиза; в) щитовидной железы; г) паращитовидной железы; д) надпочечника; е) тимуса; ж) поджелудочной железы; з) половых желез.

Железы человеческого тела делят на две основные группы: внешней (экзокринные) и внутренней (эндокринные) секреции (рис. 45.1). Экзокринные железы имеют выводные протоки, через которые выделяют свой секрет на поверхность слизистых оболочек или кожи. К ним относят слюнные железы, печень, молочные, сальные, потовые и др. Эндокринные железы не имеют выводных протоков и выделяют свой секрет — гормоны — в кровь и лимфу. Это гипофиз, щитовидная, паращитовидные железы, надпочечники, эпифиз, вилочковая железа. Кроме желез внешней и внутренней секреции существуют железы смешанной секреции — половые и поджелудочная.

Гормоны — химические соединения, обладающие высокой биологической активностью и в малых дозах дающие значительный физиологический эффект, — играют ведущую роль в гуморальной регуляции функций организма. По химической природе гормоны делят на три группы: полипептиды и белки (инсулин); аминокислоты и их производные (тироксин, адреналин); стероиды

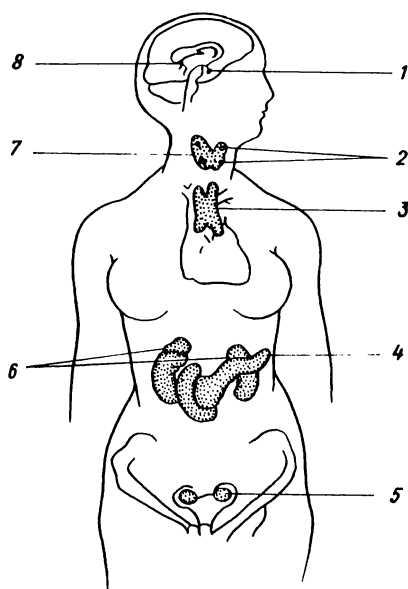


Рис. 45.1. Расположение желез внутренней секреции:

1 — гипофиз, 2 — околощитовидные железы, 3 — щитовидная железа, 4 — поджелудочная железа, 5 — половые железы, 6 — надпочечники, 7 — околощитовидная железа, 8 — эпифиз

(половые гормоны). Гормоны циркулируют в крови в свободном состоянии и в виде соединений с белками. Связанные с белками гормоны, как правило, переходят в неактивную форму. Для гормонов характерны *дистантный характер действия* (органы и системы, на которые действуют гормоны, расположены далеко от места их образования), а также *строгая специфичность действия* и *высокая биологическая активность*.

Гормоны могут оказывать свое влияние различными путями: через нервную систему, гуморально, непосредственно воздействуя на органы и ткани. Действие гормонов заключается в регуляции и интеграции функций организма, в обеспечении адаптации организма к меняющимся условиям внешней среды и поддержании равновесия внутренней среды (гомеостаза).

Железы внутренней секреции имеют различное местоположение, но они тесно связаны между собой. Нарушение функции одной железы приводит к изменению деятельности других. Нарушения бывают двоякого рода: усиление деятельности желез — **гиперфункция** (образуется и выделяется в кровь увеличенное количество гормонов); ослабление деятельности — **гипофункция** (количество гормонов, образующихся и выделяющихся в кровь, уменьшается).

Гипоталамус (отдел промежуточного мозга) — высший центр регуляции эндокринных функций. Он объединяет нервные и эндокринные регуляторные механизмы в единую нейроэндокринную систему, оказывая влияние на эндокринные железы либо по нисходящим нервным путям, либо через гипофиз (гуморально).

Гипофиз (нижний придаток мозга) — небольшая по величине железа (масса 0,5 — 0,7 г), находится у основания мозга и помещается на клиновидной кости в углублении турецкого седла. Он состоит из трех долей: передней, промежуточной и задней.

Передняя доля выделяет тропные гормоны: соматотропный, гонадотропный, тиреотропный, адренокортикотропный. Соматотропный гормон регулирует рост. Гиперфункция в детском возрасте приводит к *гигантизму*, у взрослого человека возникает *акромегалия* (увеличение размеров носа, нижней челюсти, кистей рук и стоп ног). При гипофункции в детском возрасте происходит задержка роста — *карликовость*. Гипофизарные карлики характеризуются нормальным развитием психики и правильными пропорциями тела. Гипофункция у взрослых приводит к изменению обмена веществ: либо к общему ожирению, либо к резкому похуданию.

К гонадотропным гормонам относят фолликулостимулирующий — способствует росту половых клеток; лютеинизирующий — усиливает образование половых гормонов и рост желтого тела; лютеотропный — способствует образованию желтого тела и синтезу прогестерона; пролактин — усиливает выработку молока молочными железами.

Тиреотропный гормон действует на щитовидную железу, стимулируя ее функцию. Адренокортикотропный гормон усиливает синтез гормонов коры надпочечников.

Промежуточная доля гипофиза выделяет интермидин, влияющий на пигментацию кожи.

Задняя доля гипофиза выделяет два гормона: вазопрессин и окситоцин. Вазопрессин влияет на гладкую мускулатуру артериол, увеличивая их тонус и повышая артериальное давление; усиливает обратное всасывание воды из канальцев почек в кровь, угнетая мочеобразование. Уменьшение образования вазопрессина является причиной несахарного диабета, когда выделяется большое количество мочи, не содержащей сахара. Окситоцин действует на гладкую мускулатуру матки, усиливая ее сокращение в конце беременности, а также стимулирует выделение молока. Задняя доля гипофиза имеет прямую связь с ядрами гипоталамуса; в них вырабатываются вазопрессин и окситоцин. По аксонам нервных клеток эти гормоны поступают в заднюю долю гипофиза.

Эпифиз расположен в полости черепа, над таламусом между холмами среднего мозга (масса около 0,2 мг). Выделяет гормон мелатонин, тормозящий действие гонадотропных гормонов. Секреция эпифиза изменяется в зависимости от освещенности: свет подавляет синтез мелатонина. После удаления эпифиза наступает преждевременное половое созревание.

Щитовидная железа (масса 30 — 40 г) расположена на шее впереди гортани. В ней различают две доли и перешеек. Железа покрыта снаружи соединительнотканной капсулой. Каждая доля состоит из отдельных пузырьков — фолликулов, где образуются гормоны, богатые йодом: тироксин, трийодтиронин и др. Основной функцией этих гормонов является стимуляция окислительных процессов в клетках, регуляция водного, белкового, жирового,

углеводного и минерального обменов, роста и развития организма. Оказывают действие на функции центральной нервной системы и высшую нервную деятельность.

При недостаточной функции щитовидной железы, проявляющейся в детском возрасте, возникает *кретинизм* (задержка роста, психического и полового развития). При гипофункции у взрослого человека развивается *микседема* (снижение основного обмена, ожирение, апатия, понижение температуры тела, слизистый отек тканей). При гиперфункции возникает *базедова болезнь* (увеличение щитовидной железы, повышение возбудимости нервной системы, основного обмена, снижение массы тела, пучеглазие). В горных районах, при недостатке в воде иода, люди болеют *зобом* (в щитовидной железе разрастается секреторная ткань).

Паращитовидные железы — парные образования (масса 0,2 — 0,5 г), тесно прилегающие к щитовидной железе (иногда с каждой стороны расположено по две отдельные железы). Вырабатывают паратгормон, вызывающий повышение уровня Ca^{2+} в плазме. Удаление паращитовидных желез и снижение кальция приводят к судорогам. При усилении секреции паратгормона в результате мобилизации фосфатов и кальция из костей повышается уровень кальция в крови; костная ткань перерождается, усиливается выделение фосфатов с мочой.

Антагонистом паратгормона является кальцитонин (вырабатывается особыми клетками фолликулов щитовидной железы). Он снижает уровень Ca^{2+} в крови, тормозя его выделение из костей.

Надпочечники — парные железы, расположены на верхних полюсах почек (масса около 15 г). Они состоят из двух слоев: наружного (коркового) и внутреннего (мозгового).

В *корковом веществе* вырабатываются три группы гормонов: глюкокортикоиды, минералокортикоиды и половые гормоны.

Глюкокортикоиды (кортизон, кортикостерон и др.) влияют на обмен углеводов, белков, жиров, стимулируют синтез гликогена из глюкозы, обладают способностью угнетать развитие воспалительных процессов, подавляют синтез антител, вызывают обратное развитие тимуса и лимфоидной ткани. Велика роль глюкокортикоидов при больших мышечных напряжениях, действии сверхсильных раздражителей, недостатке кислорода. При этом вырабатывается значительное количество глюкокортикоидов, обеспечивающих приспособление организма к чрезвычайным условиям.

Минералокортикоиды (альдостерон и др.) регулируют обмен натрия и калия, действуя на почки. Альдостерон усиливает обратное всасывание натрия в почечных канальцах и усиливает выведение калия. Регулирует водно-солевой обмен, тонус кровеносных сосудов, способствует повышению давления.

Половые гормоны коры надпочечников (андрогены, эстрогены, прогестерон) обуславливают развитие вторичных половых признаков. При недостаточной функции коры надпочечников развивается

заболевание, называемое *бронзовой болезнью*. Кожа приобретает бронзовую окраску, наблюдаются повышенная утомляемость, потеря аппетита, тошнота, рвота. При гиперфункции надпочечников отмечается увеличение синтеза гормонов, особенно половых. При этом меняются вторичные половые признаки. Например, у женщин появляются борода, усы и т.д.

Мозговой слой надпочечников вырабатывает адреналин и норадреналин. Адреналин повышает систолический объем, ускоряет частоту сердечных сокращений, расширяет коронарные сосуды и сужает кожные, увеличивает кровоток в печени, скелетных мышцах и мозге, повышает уровень сахара в крови, усиливает распад жиров. Его действие аналогично действию симпатической нервной системы.

Норадреналин выполняет функцию медиатора при передаче возбуждения в синапсах. Он замедляет частоту сердечных сокращений, снижает минутный объем.

Выделение адреналина может происходить рефлекторно при всех состояниях, связанных с усилением обмена веществ, при мышечной работе, переохлаждении, психических травмах и т.д. Изменения, наступающие в организме в ответ на действие чрезвычайных (стрессорных) раздражителей, получили название *общего адаптационного синдрома* (этот термин принадлежит канадскому ученому Г. Селье). Адреналин воздействует на гипоталамус, вызывая образование адренокортикотропного гормона передней доли гипофиза. Этот гормон стимулирует выработку в надпочечниках глюкокортикоидов, которые можно назвать защитными (адаптивными) гормонами.

Вилочковая железа (тимус) помещается за грудиной и состоит из двух долей. Наибольшую массу имеет у новорожденных; после наступления полового созревания ее развитие прекращается и железа постепенно атрофируется. В железе размножаются и дифференцируются клетки — предшественники Т-лимфоцитов. Зрелые *Т-лимфоциты* (ответственны за развитие иммунитета) из тимуса заселяют периферические лимфоидные органы. Тимус вырабатывает гормон тимозин, участвующий в регуляции нервно-мышечной передачи, углеводного обмена, обмена кальция.

Поджелудочная железа является железой смешанной секреции. Она выделяет пищеварительные ферменты в двенадцатиперстную кишку по выводному протоку, а гормоны — непосредственно в кровь. Эндокринная часть образована островками Лангерганса, неравномерно расположенными по всей железе. Островки состоят из нескольких видов клеток. Одна группа клеток вырабатывает гормон глюкагон, способствующий превращению гликогена печени в глюкозу, в результате чего повышается уровень сахара в крови. Другие клетки вырабатывают инсулин, повышающий проницаемость клеточных мембран для глюкозы. Это благоприятствует ее расщеплению в тканях, отложению

гликогена и уменьшению сахара в крови. Уровень глюкозы в крови (0,12%) регулируется инсулином и глюкагоном. При недостаточности функции поджелудочной железы развивается *сахарный диабет*. При этом заболевании ткани не усваивают глюкозу, вследствие чего ее содержание в крови и выделение с мочой увеличиваются.

Половые железы — семенники у мужчин и яичники у женщин — также относятся к железам смешанной секреции. За счет внешнесекреторной функции образуются сперматозоиды и яйцеклетки. Эндокринная функция связана с выработкой мужских и женских половых гормонов. В семенниках вырабатываются андрогены: тестостерон и андростерон. Они стимулируют развитие полового аппарата и вторичных половых признаков, характерных для мужчин (рост бороды, усов, развитие мускулатуры и др.), увеличивают образование белка в мышцах, повышают основной обмен, необходимы для созревания сперматозоидов.

В яичниках образуются женские половые гормоны — эстрогены. В фолликулах синтезируется эстрадиол, под влиянием которого происходит рост половых органов, формирование вторичных половых признаков, характерных для женщин (форма тела, развитие молочных желез и др.). Другой гормон, прогестерон, вырабатывается клетками желтого тела, которое образуется на месте лопнувшего фолликула яичника. Это — гормон беременности. Он способствует имплантации яйцеклетки в матке, задерживает созревание и овуляцию фолликулов, стимулирует рост молочных желез.

В мужских половых железах помимо андрогенов вырабатывается небольшое количество женских половых гормонов, а в женских одновременно с эстрогенами образуется небольшое количество андрогенов. При нарушении функции яичников или семенников изменяется соотношение продукции этих гормонов. Такое нарушение называется *интерсексуальностью* и проявляется наличием некоторых особенностей у мужчин, свойственных женщинам, а у женщин — некоторыми мужскими чертами.

Ключевые слова и понятия

Адаптационный синдром Селье

Адреналин

Акромегалия

Андростерон

Бронзовая болезнь

Вазопрессин

Вилочковая железа

Гигантизм

Гиперфункция

Гипоталамус

Гипофункция

Глюкокортикоиды

Задняя доля гипофиза

Инсулин

Интермедин

Кальцитонин

Карликовость

Корковый и мозговой слои надпочечника

Кретинизм

Мелатонин

Микседема

Минералокортикоиды

Надпочечники

Нейроэндокринная регуляция

Норадреналин
Окситоцин
Островки Лангерганса
Паратгормон
Паращитовидные железы
Передняя доля гипофиза
Поджелудочная железа
Прогестерон
Промежуточная доля
Сахарный диабет
Семенники
Стресс

Тестостерон
Тимозин
Тироксин
Триодтиронин
Тропные гормоны
Щитовидная железа
Экзокринные железы
Эндокринные железы
Эпифиз
Эстрогены
Яичники

Проверьте себя

1. Какие железы могут быть отнесены к железам внешней секреции?
а) Гипофиз; б) печень; в) эпифиз; г) слюнные железы; д) надпочечники.
2. Соотнесите железы внутренней секреции (тимус — 1, гипофиз — 2, щитовидная железа — 3, надпочечники — 4, поджелудочная железа — 5) с выделяемыми ими гормонами:
а) адреналин; б) тироксин; в) тимозин; г) вазопрессин; д) окситоцин; е) инсулин; ж) норадреналин; з) кальцитонин.
3. Укажите связь между измененной активностью желез (гипофиз — 1, щитовидная железа — 2, надпочечники — 3, поджелудочная железа — 4, половые железы — 5) и соответствующими нарушениями организма:
а) сахарный диабет; б) интерсексуальность; в) карликовость; г) несахарный диабет; д) микседема; е) акромегалия; ж) базедова болезнь; з) гигантизм; и) бронзовая болезнь.

Глава 46

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Усвоив материал этой главы, вы должны уметь:

1. Охарактеризовать приведенные ниже термины и понятия и объяснить взаимосвязь между ними:
а) половые клетки, зигота, эмбриональное и постэмбриональное развитие, онтогенез;
б) менструальный цикл, овуляция;
в) оплодотворение, дробление, гастрюляция, органогенез;
г) хорион, амнион, аллантаис, плацента.
2. Описать строение мужской и женской половой систем.
3. Представлять периоды и особенности овариально-менструального цикла.
4. Описать периоды эмбриональной (внутриутробной) фазы развития человека: начальный, зародышевый, плодный.
5. Охарактеризовать периоды постэмбриональной фазы развития ребенка.
6. Отметить закономерности возрастных изменений организма: неравномерное созревание отдельных систем и органов, возрастные скачки и ускорение темпов биологического развития в современную эпоху (акселерация).

Половое размножение обеспечивает смену поколений человеческих популяций. При слиянии женской и мужской половой клеток образуется зигота, дающая начало новому организму. Он

наследует признаки отца и матери. Половые клетки образуются в половых органах: яйцеклетки — в яичниках, сперматозоиды — в семенниках.

46.1. Мужская и женская половые системы

Мужская половая система представлена семенниками (яичками), семявыносящими протоками, придаточными половыми железами (предстательная железа, семенные пузырьки) и половым членом (рис.46.1). Яички лежат в мошонке, специальном кожно-мышечном мешке, расположенном вне полости тела. В процессе эмбрионального развития семенники формируются в брюшной полости и опускаются в мошонку через специальный канал в брюшной стенке незадолго до рождения. В семенниках образуются сперматозоиды и вырабатываются половые гормоны. Зрелые сперматозоиды выталкиваются в результате мышечных сокращений из семенника в семявыносящий проток. Затем они смешиваются с секретом предстательной железы и семенных пузырьков и образуют семенную жидкость — сперму. Семенная

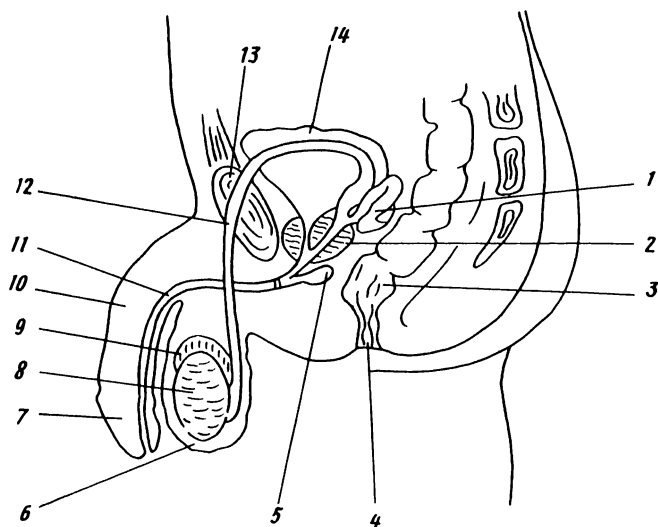


Рис. 46.1. Мужской таз:

1 — семенной пузырек, 2 — предстательная железа, 3 — прямая кишка, 4 — анальное отверстие, 5 — купферова железа, 6 — мошонка, 7 — головка полового члена, 8 — яичко (семенник), 9 — придаток семенника, 10 — половой член, 11 — мочеиспускательный канал, 12 — семявыносящий проток, 13 — лобковая кость, 14 — мочевой пузырь

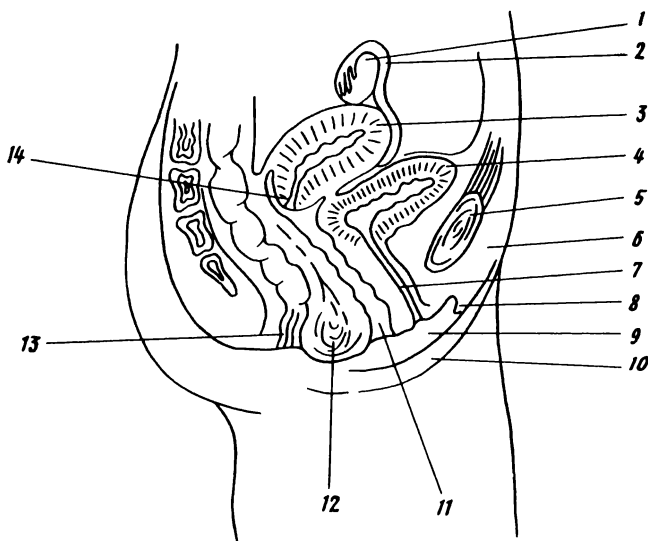


Рис. 46.2. Женский таз:

1 — яичник, 2 — яйцевод (маточная труба), 3 — матка, 4 — мочевого пузыря, 5 — лобковая кость, 6 — лобок, 7 — мочеиспускательный канал, 8 — клитор, 9 — малая срамная губа, 10 — большая срамная губа, 11 — влагалище, 12 — мышцы промежности, 13 — прямая кишка, 14 — шейка матки

жидкость поступает наружу через мочеиспускательный канал. Этот канал проходит внутри полового члена.

Женская половая система представлена яичниками, маточными трубами, маткой и влагалищем, большими и малыми половыми губами и клитором (рис 46.2). Яичники — парные органы, находятся в брюшной полости. В эмбриональный период в яичниках размножаются первичные половые клетки, к моменту рождения их размножение прекращается и они превращаются в *ооциты первого порядка*. Каждый ооцит окружен эпителиальными клетками и образует пузырек — *фолликул*.

Лишь небольшая часть ооцитов яичника женщины созревает в течение плодового периода (длится с 12 — 13 до 50 — 55 лет). По мере роста ооцита фолликулярный эпителий разрастается, в нем появляется полость с жидкостью. В среднем один раз в 28 дн. созревший фолликул разрывается и яйцеклетка попадает в брюшную полость. Этот процесс называют *овуляцией*. Обычно созревает один фолликул поочередно то в одном, то в другом яичнике. Незрелая яйцеклетка попадает через бахромчатую воронку в маточную трубу. Во время передвижения яйцеклетки по маточной трубе (обеспечивается колебанием ресничек

эпителиальных клеток маточной трубы и перистальтическими движениями ее мышечной стенки) происходит ее окончательное созревание (второе деление мейоза). Здесь же яйцеклетка может быть оплодотворена сперматозоидом.

Образовавшаяся диплоидная зигота начинает делиться. Зародыш затем попадает в матку и внедряется в ее слизистую оболочку. Если оплодотворения не произошло, то яйцеклетка разрушается при прохождении через матку. Матка — полый мышечный орган грушевидной формы, выстланный слизистой оболочкой. В ней развивается зародыш, а во время родов сокращением мышц матки плод выталкивается наружу. Матка заканчивается шейкой, несколько выступающей во влагалище и открывающейся в него. В шейке расположены самые мощные сфинктеры (кольцевые мышцы) человеческого тела. Они должны удерживать в матке плод и околоплодную жидкость до рождения ребенка.

Влагалище представляет собой мышечную трубку, которая идет от матки наружу и служит для поступления семени (во время полового акта) и в качестве родового канала (во время родов). Вход во влагалище расположен между кожными складками — половыми губами (большими и малыми). У передней точки соединения половых губ находится клитор — чувствительный орган величиной с горошину. Вход во влагалище у девушек закрыт соединительнотканной пленкой — девственной плевой. Рядом со входом во влагалище находится отверстие мочеиспускательного канала.

В деятельности женской половой системы наблюдается определенная цикличность. У большинства женщин, достигших половой зрелости, половые циклы характеризуются маточными кровотечениями — менструациями, которые повторяются регулярно, как правило, через 28 дн. Каждый месяц под влиянием фолликулостимулирующего гормона (ФСГ) в одном из яичников начинает созревать фолликул. Растущий фолликул выделяет женский половой гормон — эстроген, который стимулирует секрецию лютеинизирующего гормона (ЛГ). Этот гормон вместе с ФСГ вызывает окончательное созревание фолликула, после чего наступает овуляция (обычно на 12 — 17-й день менструального цикла). Под влиянием ЛГ клетки разрушенного фолликула растут и образуют желтое тело — временную железу внутренней секреции в составе яичника.

Желтое тело выделяет гормон прогестерон, который задерживает созревание следующего фолликула и подготавливает слизистую матки для принятия зародыша. Если оплодотворения яйцеклетки не произошло, то желтое тело на 13 — 14-й день после овуляции перестает выделять прогестерон. При уменьшении количества прогестерона и эстрогена желтое тело претерпевает обратное

развитие. Слизистая матки отторгается, расширенные кровеносные сосуды матки вскрываются, и кусочки слизистой вместе с кровью поступают во влагалище. Менструация продолжается от 3 до 5 дн. Затем слизистая матки начинает восстанавливаться.

В отсутствие гормонов желтого тела, подавляющих секрецию гипофизарных гормонов, секреция ФСГ и ЛГ возобновляется и цикл повторяется. Началом цикла считают 1-й день менструации. В менструальном цикле выделяют три периода: менструация — отторжение слизистой матки и маточное кровотечение — 3 — 5 дней; постменструальный — с 5-го по 14 — 15-й день цикла (восстанавливается слизистая матки, в яичнике происходит рост очередного фолликула); предменструальный — овуляция, образование желтого тела, продуцирующего прогестерон.

Оплодотворение возможно в течение 12 — 24 ч после овуляции, пока яйцеклетка сохраняет свою жизнеспособность. Способность к оплодотворению сперматозоидов сохраняется 2 — 4 сут. Для предотвращения оплодотворения используют различные противозачаточные средства, в частности презервативы, которые, кроме того, препятствуют распространению венерических заболеваний и СПИДа.

46.2. Развитие организма

В развитии человека выделяют эмбриональный (внутриутробный) и постэмбриональный периоды.

Эмбриональное развитие человека (продолжается в среднем 280 сут) делят на три периода: начальный (1-я неделя развития), зародышевый (2 — 8-я недели), плодный (с 9-й недели развития до рождения ребенка).

Во время полового акта во влагалище попадает 2 — 5 мл спермы, которая содержит в 1 мл от 30 до 100 млн. сперматозоидов. Однако в полость матки проникает всего несколько миллионов сперматозоидов, и лишь около 100 достигает верхней части маточной трубы. Их транспорт длится 5 — 30 ч.

Моноспермное оплодотворение происходит обычно в начале маточной трубы. Затем зигота передвигается по трубе в матку (в это время происходит дробление и формируется бластула). Через 5 — 5 ¹/₂ сут бластула попадает в матку, на 6 — 7-е сутки происходит ее имплантация (погружение в слизистую оболочку матки и последующее прикрепление к ней).

Зародышевый период начинается с гаструляции и закладки внезародышевых органов: аллантоиса, желточного мешка, амниона и хориона. *Аллантоис* представляет собой мешок, связанный с кишкой зародыша. Он пронизан кровеносными сосудами и образует основную часть плодной *плаценты*. У человека *желточный мешок* практически не содержит желтка, его основная роль — кроветворение, кроме того, в его стенке формируются

первичные половые клетки, затем мигрирующие в зачатки половых желез. *Амнион* представляет собой мешок, наполненный жидкостью, которая окружает зародыш и защищает его от механических повреждений. Этот мешок разрывается при родах, когда "отходят воды". *Хорион* — ворсинчатая оболочка, расположенная поверх амниона; образует часть плаценты.

Питание зародыша и газообмен осуществляются через плаценту, которая начинает образовываться на 14-й день и формируется к концу 2-го месяца внутриутробного развития. *Ворсинки* (части хориона), обращенные к стенке матки, разрастаются, разветвляются, погружаются в слизистую матки, обильно снабженную кровеносными сосудами. За счет этой части матки образуется материнская часть плаценты, за счет ворсинчатого хориона — ее детская часть. Ветвящиеся ворсинки хориона погружены в лакуны, заполненные материнской кровью. Кровь матери и плода не смешивается, а питание и выделение продуктов диссимиляции, газообмен происходят диффузно. Плацента имеет вид диска, укрепленного в слизистой матки. Хорион секретирует прогестероноподобные гормоны, которые поддерживают нормальное течение беременности.

В конце 3-й недели у зародыша начинают закладываться органы: формируются нервная, пищеварительная, кровеносная и другие системы. На 5-й неделе образуются зачатки рук и ног. Между 6-й и 8-й неделями намечаются черты лица, глаза смещаются с боковой поверхности кпереди. К 8-й неделе заканчивается закладка органов. Зародыш имеет длину 4 см и массу 5 г.

Во время имплантации, органогенеза и формирования плаценты зародыш очень чувствителен к неблагоприятным воздействиям (например, к лекарственным препаратам, принимаемым матерью, многим инфекционным болезням, переносимым ею, и др.).

С 9-й недели начинается плодный период внутриутробного развития, в течение которого происходит становление структуры и функций органов и систем плода. В конце II месяца дифференцирована головка и туловище, III — конечности. На V месяце мать начинает ощущать движения плода, может быть прослушано сердцебиение. В конце VI месяца созревают внутренние органы. На VIII месяце плод жизнеспособен, но нуждается в условиях внутриутробного развития. К моменту рождения (внутриутробный возраст 40 недель) плод имеет массу не менее 2500 г и длину не менее 47 см.

Беременность заканчивается родами. Первый период родов называется *раскрытием шейки матки* и продолжается от 2 до 20 ч, второй период — *изгнание плода* — длится от 2 до 100 мин. Гормон гипофиза, окситоцин, вызывает сокращение мышц матки, которые обеспечивают рождение ребенка. Раздается первый крик новорожденного. С этого момента кровь ребенка начинает

обогащаться кислородом через легкие. Врач перевязывает пуповину. Третий период — *отхождение плаценты* — начинается через 15 — 20 мин после рождения ребенка. Матка продолжает сокращаться, плацента отделяется от матки и вместе с остатками пуповины и оболочками плода выходит наружу.

Постэмбриональный период развития ребенка включает периоды: *новорожденности* — первые 4 недели после рождения; *грудной* — с 4-й недели до конца 1-го года жизни; *ясельный* (преддошкольный) — от 1 до 3 лет; *дошкольный* — с 3 до 6 лет; *школьный* — с 6 до 17 — 18 лет.

Рост и развитие организма с момента рождения до наступления половой зрелости протекают неравномерно в различные периоды. В период новорожденности, в грудном возрасте и ясельном у ребенка происходит ускорение формообразования и созревания структур головного мозга. Это приводит к функциональному скачку: росту познавательных возможностей ребенка как в преддошкольном, так и дошкольном периодах (от 3 до 7 лет).

Школьный период более всего характеризуется возрастными скачками в развитии ребенка. В младшем школьном возрасте завершается дифференцировка клеток больших полушарий, создаются условия для высших форм (аналитико-синтетических) деятельности мозга. Период полового созревания (пубертатный) у девочек продолжается от 12 до 16 лет, у мальчиков с 13 до 17 — 18 лет и сопровождается наиболее сложными перестройками в организме, подготовкой к репродуктивной функции (функции размножения). В этот период отмечаются наиболее высокие темпы роста и увеличения массы тела. Максимальный скачок роста у мальчиков наблюдается между 12,5 — 15,5 годами, у девочек — между 10,5 — 13,5 годами. У мальчиков скачок роста в этот период составляет 10 см, у девочек — 8 — 9 см, в основном за счет удлинения туловища. Через 3 мес после ростового скачка наступает резкое увеличение мышечной массы, а через полгода — увеличение массы тела. Скачкообразные изменения массы тела отмечаются и в размерах внутренних органов — сердца, печени, желудка.

С 12 — 13 лет у мальчиков наблюдается увеличение размеров семенников. В семенниках начинают созревать сперматозоиды и усиливается выработка мужских половых гормонов. Они попадают в кровь и вызывают развитие вторичных половых признаков: появляются волосы на лобке, через 2 года — волосы в подмышечных впадинах и на лице, происходят разрастание хрящей гортани и следующая за этим ломка голоса. Плечи становятся более широкими, а таз остается узким.

У девочек с 10 — 12 лет наблюдаются рост волос на лобке, набухание в области сосков, рост волос в подмышечных впадинах; интенсивно растет скелет: расширяются кости таза, плечи остаются узкими. Первые менструации совпадают с окончанием максималь-

ного темпа роста в длину. В течение года после первой менструации наблюдается период относительного бесплодия, так как не всегда первые менструации предшествуют выходу яйцеклетки из яичника.

Пубертатный период является результатом усиления гормональной функции в системе гипоталамус — гипофиз — надпочечники — половые железы. Следствием этого является повышение уровня половых гормонов в крови у девочек и мальчиков. Рост и развитие подростков требуют полноценного питания, усиленной двигательной активности. Курение и употребление спиртного задерживает умственное и физическое развитие. Завершением полового созревания не заканчиваются процессы роста и развития. В юношеском возрасте (17 — 21 год у юношей и 16 — 20 лет у девушек) продолжается рост тела в длину (на 1 — 2 см в год), завершается формирование систем органов.

Одна из особенностей роста и развития детей нашего столетия — акселерация. Она проявляется в ускорении психического и физического развития детей. Взрослый человек в наше время на 10 см выше, чем 100 лет назад. Наблюдается ускорение темпов полового созревания. Акселерация связана с изменением социальных условий, характером питания, с миграцией населения и повышением возможности смешения рас и народностей. Вероятно и влияние физических факторов: изменение солнечной активности, повышение радиационного фона, насыщенность атмосферы электромагнитными колебаниями от растущей сети радио и телевидения.

Ключевые слова и понятия

Акселерация	Овуляция
Аллантоис	Оплодотворение
Амнион	Период полового созревания
Беременность	Плацента
Большие и малые половые губы	Плодный период
Влагалище	Половой член
Внутренние половые органы	Постэмбриональный период
Внутриутробный период развития	Предстательная железа
Грудной период	Прогестерон
Девственная плева	Роды
Дошкольный период	Семенники
Желтое тело	Семенные пузырьки
Женская половая система	Сперма
Зародышевый период	Сперматозоиды
Имплантация зародыша	Шейка матки
Клитор	Школьный период
Лобок	Фолликул
Матка	Хорион
Маточные трубы	Эстроген
Мошонка	Яичники
Мужская половая система	Яйцеклетка
Наружные половые органы	Ясельный период
Овариально-менструальный цикл	

Проверьте себя

1. Определите, с какими органами (влагалище — 1, яичник — 2, маточные трубы — 3, семенные пузырьки — 4, мочеиспускательный канал — 5, матка — 6, семенник — 7, предстательная железа — 8) связаны следующие процессы:
а) образование яйцеклеток; б) оплодотворение; в) поступление сперматозоидов в половую систему женщины; г) образование жидкой части спермы; д) созревание яйцеклетки; е) развитие плода; ж) выведение спермы из организма мужчины; з) формирование сперматозоидов.
2. Когда вероятнее всего происходит овуляция ?
а) На 1 — 3-й день менструального цикла; б) на 12 — 17-й день; в) на 25-й день.
3. Какой гормон можно назвать гормоном беременности ?
а) Лютеинизирующий; б) эстроген; в) фолликулостимулирующий; г) прогестерон.
4. У евнухов, охранявших гаремы, были удалены семенники. Почему у них сохранялся высокий голос, характерный для мальчиков?

ОТВЕТЫ НА ВОПРОСЫ РУБРИКИ "ПРОВЕРЬТЕ СЕБЯ"

Глава 1

1. а, в.
2. а, в, г.
3. д, з, ж, б, и, г, а, в, е.
4. б, г.
5. 1) в, ж; 2) г; 3) е; 4) а; 5) б, д, з.

Глава 2

1. 1) б, ж, з, н; 2) а, в, д, е, к, л, м.
2. а, г, е.
3. а, в, д, ж.
4. б, в, г, ж.
5. 1) б, в, г, д, ж, з; 2) а, б, в, е, ж, з.
6. б.

Глава 3

1. 1) в, з; 2) б, д; 3) а, г, е, ж.
2. 1) б, г, д, ж, з, к; 2) а, б, в, г, д, е, ж, з, и.
3. 1) а, г, д, е, к; 2) б, з, л; 3) в, д, ж, и.
4. б, г, е.
5. б, в, д, ж, з, к.
6. д.
7. б.
8. б, в, д.
9. а, б, г, е.

Глава 4

1. 1) б, е, ж, ; 2) а, в, г, и; 3) д, 4) з.
2. в, г, е, ж, з.
3. 1) а, б, в; 2) а, б, г, д.
4. 1) б; 2) б; 3) г.
5. а, б, в, г, е.
6. а.
7. 1) а, б, в, е, ж, з, и; 2) д.

Глава 5

1. б.
2. 1) б; 2) а; 3) г.
3. в, г.
4. б.
5. 1) а, б, в, д, ж, и; 2) а, б, в, г, д, е, ж, и; 3) а, б, д, ж, и.

6. 1)а; 2)б; 3)а.
7. 1)б; 2)а; 3)б.
8. 1)б; 2)г.

Глава 6

- 1.б.
2. 1)а,д,е,ж; 2)б,в,г,з.
3. 1)а,в,г,д,е,ж; 2)б,з.
4. 1)б,в,е,з,к; 2)а,г,д,ж,и.
5. 1)в,г,д,е,ж; 2)а,б,в,з.

Глава 7

- 1.а,б,г,д,ж.
- 2.а,г,д,з.
- 3.б,г.
- 4.а,в,г,д,ж.
5. 1)ж,з; 2)а,д,и; 3)б,в,г,е,к.
- 6.б,в,д,ж,и,к,л,м.
- 7.б.
- 8.а.

Глава 8

1. 1)д; 2)а; 3)в.
- 2.а,б,г,е.
- 3.г,д.
- 4.г.
- 5.мРНК: У-А-У-Г-Г-Ц-А-У-Ц-Ц-А-А-У-У-Г-А-У-А-У-У-У-У-А-А полипептид:
Тир-Гли-Иле-Глн-Лей-Иле-Фен-Стоп.
- 6.мРНК: А-У-Г-У-У-У-У-А-У-Г-А-А; А-У-Г-У-У-Ц-У-А-Ц-Г-А-Г
ДНК: ТАЦААААТАЦТТ ТАЦААГАТГЦТЦ
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
АТГТТТТАТГ АА АТГТТЦТАЦГАГ

В связи с вырожденностью генетического кода возможны и другие варианты.

- 7.г.
- 8.г.
- 9.б,г.
- 10.а.

Глава 9

1. 1) в,е; 2) а,е; 3)б,д.
2. 1) б,г; 2) в; 3)а,д.
3. а)Аа х Аа (при полном доминировании); Аа х Аа (при неполном доминировании); Аа х аа; б)АаВb х АаВb; АаВb х аabb.
- 4.г,е.
5. 1)в,д,ж; 2)а,б,г,е.
- 6.а,в,д,е,з.
- 7.Примем: А — комолость, а — рогатость.
а) аа х АА, потомки Аа все комолые;
б) Аа х аа, потомки Аа,аа 1:1;
в) Аа х Аа, потомки $\frac{1}{4}$ АА; $\frac{2}{4}$ Аа; $\frac{1}{4}$ аа 3:1.
- 8.Примем: А — черная шерсть, а — коричневая; В — коротконогость, в — нормальная длина ног.
а) Р АаВb х АаВb (Решетка Пеннета, см. разд. 9.2).
 $\frac{3}{16}$ черных с нормальной длиной ног ($\frac{3}{16} \times 480 = 90$); $\frac{1}{16}$ коричневых

с нормальной длиной ног ($1/16 \times 480 = 30$). б) Следует повязать кобеля с коричневыми длинноногими суками (Анализирующее скрещивание, см. разд. 9.3). Если в потомстве не окажется коричневых длинноногих щенят, то это свидетельствует о гомозиготности кобеля.

9. Пример: AA—красная, Aa—розовая, aa—белая окраска цветов (см. разд. 9.4.1). Aa x Aa — потомки $1/4$ AA, $2/4$ Aa, $1/4$ aa (40 растений с красными цветками, 80 — с розовыми, 40 — с белыми).

10. а) если родители гомозиготны IaIa x IbIb, то дети — IaIb;

б) если родители гетерозиготны IaIo x IbIo, то дети — IaIb, IaIo, IbIo, IoIo;

в) если один из родителей гомозиготен, а другой гетерозиготен, т.е.

IaIa x IbIo IaIb, IaIo

P , то дети (см. табл. 9.2).

IbIb x IaIo IaIb, IbIo

11. Вероятность рождения белых детей или негров в браке двух мулатов составит $1/16$, или 6,25% (см. разд. 9.4.2).

12.в.

13.а,в.

14. Примем: X^h — гемофилия, X^H — норма (см.разд. 9.6)

P $X^H X^h$ x $X^H Y$; F₁. $X^H X^H$, $X^H X^h$, $X^H Y$, $X^h Y$.

Девочки здоровы, но 50% — носители гена гемофилии; мальчики в 50% случаях больны.

Глава 10

1.г.

2. 1)в; 2)г; 3)а,е,ж; 4)б.

3.б,в,г,д.

4.б,в.

Глава 11

1. 1)е; 2)з; 3)б,в,к; 4)д,и; 5)а,в,ж,к.

2.б,д.

3. Полное доминирование.

4. Примем: А — отсутствие малых коренных зубов; а — норма.

P Aa x aa; F₁ Aa, aa; 50% детей унаследуют этот признак.

5. Примем: А — близорукость, а — норма; В — карие глаза, b — голубые.

P AaBb x AaBb (Решетка Пеннета, см. разд. 9.2).

Вероятность рождения голубоглазых с нормальным зрением составила 6,25%; голубоглазых, близоруких — 18,75%.

6. Примем: А — норма, а — фенилкетонурия.

а) P Aa x Aa; дети: 75% ($1/4$ AA, $2/4$ Aa) здоровы, 25% ($1/4$ aa) больны.

б) P AA x aa; дети (Aa) все здоровы;

P Aa x aa; дети (Aa,aa), 50%здоровы.

7. Возможные генотипы родителей: IaIa, IaIo, IaIb.

Возможные генотипы детей: IaIb, IaIa, IaIo, IbIo.

Указанный мужчина может быть отцом ребенка, однако для решения вопроса об отцовстве суд должен использовать и другие данные.

8.г.

Глава 12

1.б,г,д.

2. 1)б,д,ж; 2)а,г,е; 3)б,в,з.

3.в.

4.д,г,а,б,в,е.

5.б,г.

Глава 13

1. в.
2. 1) б, г, д; 2) а, б, в, г,
3. в.
4. 1) б, в, д; 2) б, в, д; 3) а, в; 4) г, д, е; 5) в, д.
5. а, б.
6. а, б, г, е, ж.
7. 1) б, в, д; 2) а, 3) г, е.

Глава 14

1. б, г, е.
2. в, г, ж.
3. б, г, д.
4. 1) б, г; 2) е, 3) а.
5. г.

Глава 15

1. 1) в, д, и; 2) а, г, е, з; 3) б, ж.
2. б, д, е.
3. г.
4. а, б.
5. б, г.
6. а, б, д.
7. 1) в, г, д, е, ж; 2) а, б, г, д.

Глава 16

1. д.
2. д.
3. г, д.
4. б.
5. $\text{CO}_2 \rightarrow \text{фотосинтез} \rightarrow \text{биомасса} \rightarrow \text{дыхание} \rightarrow \text{CO}_2$
6. г.

Глава 17

1. 1) а, б, г, д, е, ж, з, и; 2) в, е.
2. 1) а, б, в, г, д, е; 2) з.

Глава 18

1. 1) а, б, в, г, д, е, ж, з; 2) а, в, д, з.
2. 1) б, в, г, д, е, з; 2) б, в, е, ж, з.
3. б.

Глава 19

1. 1) а, д, е, ж; 2) б, в, г.
2. 1) б, в; 2) а, в.
3. 1) в, г; 2) а, б, д, е.

Глава 20

1. г, ж, к, л.
2. 1) б, г, д, ж; 2) а, в, е, з.
3. 1) а, б, е, ж, з, и, л; 2) в, г, д, к, м.

Глава 21

1. 1)а,д; 2)б,в,г,е.
- 2.б.
- 3.б,в.
- 4.а,б,д,
5. 1)а,б,в,д; 2)г.

Глава 22

1. 1)а,г,е,ж; 2)а,в,е,и; 3)б,в,д,з,и.
- 2.б,в,г.
3. 1)б,г,д,ж,з; 2)а,б,в,е,и.

Глава 23

1. 1)б,з,и,н; 2)ж; 3)е; 4)г; 5)з,и; 6)к; 7)г; 8)в; 9)м;
10)к; 11)б; 12)а; 13)л.
2. 1)а,в,г,е,ж; 2)а,б,в,г,д,ж,з,и; 3)г,д,ж,з,и.
3. 1)б,г,д,е; 2)д,ж; 3)а,в.
- 4.а,б,в,г,е,з,и.
5. 1)б,в,г,з,и; 2)а,б,д,е,ж,к.

Глава 24

1. 1)в; 2)г; 3)д; 4)а; 5)б.
2. 1)б,е; 2)а,д,ж,з; 3)г; 4)в,и.
- 3.г.
- 4.б.
- 5.в.
- 6.д.
- 7.Саркодовые.

Глава 25

- 1.а,г,д.
2. 1)а,б,в,г,д; 2)а,е.
- 3.а,в,и.
4. 1)а,б; 2)в; 3)в; 4)а,б.
- 5.б.
- 6.б.

Глава 26

- 1.в.
- 2.г,д.
- 3.д.
4. 1)б; 2)а,г; 3)в,д,е.
- 5.Печеночный сосальщик.

Глава 27

- 1.в.
- 2.г.
- 3.б.
- 4.а,д.
- 5.в.
- 6.д.
- 7.Аскарида.

Глава 28

1. б, в, д, ж, з, и, л.
2. 1) а, г, д, е, з; 2) а, б, в, г, е, ж.
3. б, в, д.
4. 1) б, в; 2) а; 3) г, д; 4) е, ж.

Глава 29

1. 1) б, г, з, к; 2) б, в, д, е, и, л; 3) а, д, ж, и.
2. 1) б, д; 2) в, ж; 3) г; 4) е; 5) ж, и; 6) а; 7) з.

Глава 30

1. б, г, д, ж, и, л, м, о.
2. 1) а, в, д, ж; 2) б, г, е, з.
3. 1) а, б; 2) в, г, д, е, ж.

Глава 31

1. 1) а, б; 2) в, г, д.
2. 1) б, г; 2) а, в, д, е.
3. а, в, д, е, ж, з.
4. 1) а, б; 2) в, г, д; 3) е; 4) ж, з.
5. 1) а, в; 2) б, г; 3) б, г; 4) б, д; 5) б, д.
6. 1) б; 2) б; 3) в; 4) в; 5) в.

Глава 32

1. 1) а, б, г; 2) в, д.
2. 1) а; 2) б, в, г.
3. а, б, в, г, ж, и, л.
4. б, в, г.
5. 1) а; 2) б.
6. 1) а, в, д, з; 2) б, г, е, ж.

Глава 33

1. г, ж.
2. а, б, в, г, з, и, к.
3. в, д.
4. а, б, г, д, ж, л.
5. а.
6. в, г, д, е, ж, з, и.
7. 1) г; 2) в, д, е; 3) а, б.

Глава 34

1. б.
2. а, г.
3. 1) а, б, г, д, е, ж, з; 2) к; 3) и.

Глава 35

1. б.
2. а, в, д.
3. в.
4. б, г.
5. а, б.
6. г.
7. г.
8. 1) а; 2) а, б, в, г, д; 3) ж; 4) а, в, з, и; 5) г.
9. г.

Глава 36

1. а.
2. в.
3. а.
4. г.
5. б.
6. д.
7. 1) в; 2) а; 3) ж; 4) е; 5) б; 6) г; 7) д.
8. К отряду Грызуны.

Глава 37

1. 1) а, ж; 2) в; 3) б, г, д, е; 4) б, д, е, з; 5) е.
2. 1) а, в; 2) б; 3) г.
3. 1) а, г, д, з; 2) б, в, е, ж.

Глава 38

1. а, г, д.
2. в.
3. в.
4. 1) б, к; 2) г; 3) в, д; 4) е, ж; 5) и, а; 6) з.
5. б, г.
6. а, в, д, е.
7. 1) б, д, к, л, н; 2) в, ж, з; 3) а, г, и; 4) е.
8. д.
9. 1) б, д, е; 2) а, г; 3) в, ж.
10. 1) в; 2) г; 3) б; 4) а; 5) д.
11. б.
12. Прекращение синтеза АТФ.

Глава 39

1. г, а, и, д, б, в, з, ж, е.
2. 1) а, г, д; 2) г, д; 3) б, г, д; 4) б, г, д.
3. 1) в, г, д; 2) е; 3) а, б, з; 4) ж.
4. в.
5. 1) а, б, д, ж; 3) б, в, г, ж; 4) б, в, г, д, е, ж, з, и; 5) б, з.
6. а, в.
7. а, г, е.
8. а, в, д.

Глава 40

1. в.
2. а, в, д,
3. 1) а, в; 2) б, в; 3) а, в, г, д, е, з; 4) б, ж.
4. а, д, е.
5. б.
6. а.
7. 1) б, в, г; 2) а, б.

Глава 41

1. а, г, д, ж, з.
2. б, в.
3. б, в, д.
4. б.

Глава 42

1. а, в, д.
2. 1) а; 2) в, г; 3) б; 4) б, д.
3. а, г, е.
4. в.
5. 1) б; 2) б, в; 3) а, г; 4) б.
6. а, д.
7. б, в.
8. 1) а, г, д, ж, м; 2) б, в, е, з, и, к, л.
9. е.
10. г.
11. б, г, д.

Глава 43

1. 1) а, в; 2) б, г.
2. 1) а, б; 2) а, в; 3) б, в; 4) в, г, е; 5) д; 6) а, ж; 7) а, б, в, г, д, е, ж.
3. 1) ж, з; 2) д, ж; 3) а; 4) б; 5) в, г.
4. 1) в; 2) а, б, г, д, е.
5. 1) б, г, д; 2) а, в.

Глава 44

1. а, г, е.
2. б, в, д, ж.
3. б, в.
4. Нет.

Глава 45

1. б, г.
2. 1) в; 2) г, д; 3) б; 4) а, ж; 5) е.
3. 1) в, г, е, з; 2) д, ж; 3) и; 4) а; 5) б.

Глава 46

1. 1) в; 2) а; 3) б, д; 4) г; 5) ж; 6) е; 7) з; 8) ж.
2. б.
3. г.
4. Неполное развитие вторичных половых признаков.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абрикос 279
Автотрофы 233
Адреналин 437, 434
Аистообразные 442
Азолла 256
Аккомодация См. Аппарат аккомодационный
Акроном 317
Аксон 374
Акула 343
Амеба 286
— дизентерийная 286
— кишечная 286
— обыкновенная 286
Амфибии 349
— безногие 349
— бесхвостые 349
— хвостатые 349
Анализатор 441
Анаэроб 232
Андрогены 454
Антенна 317
Антеннулы 317
Антеридий 253, 242
Антиген 447
Антитело 416
Анус 396, 397
Аорта 423
— брюшная 423
— восходящая 423
— грудная 423
— нисходящая 423
Аппарат аккомодационный глаза 442
— вестибулярный 444
— голосовой 404
— Гольджи 42
— грызущий 323
— колющий 323
— лижущий 323
— ловчий 273
— митотический 65
— мочеполовой 456, 457
— опорно-двигательный 377
— ротовой 323
— сосущий 323
Аппендикс 396
Артериолы 420
Артерии 420
Артерия легочная 424
— сонная 423
Архегоний 242, 252, 253, 254
Археобактерии 232
Аскарида человеческая 307
Атавизмы 185
Ацетилхолин 434
Аэренхима 265

Бабочки 327
Базофил 415
Бактериофаг 228, 230

- Бактерии 232
- автотрофные 233
- анаэробные 12, 232
- аэробные 232
- гетеротрофные 232
- нитрифицирующие 59, 220
- патогенные 230
- сапрофитные 232
- фототрофные 49
- хемоавтотрофные 49
- Балантидий кишечный 292
- Бацилла 232
- Бедро 386
- Беззубка 333
- Безногие 349
- Белка 369
- Белок 24, 29
- Бесхвостые 349
- Береза 279
- Блоха человеческая 327
- Боб 279
- Бобовые 281
- Божья коровка 327
- Борозда 366, 430, 432, 433
- Боярышник 264
- Бровь 442
- Бронхи 403
- Бронхиола конечная 405
- респираторная (дыхательная) 405
- Брюшина 390
- висцеральная 390
- париетальная 390
- Брюшко 316, 324
- Бугры зрительные 342
-
- Вазопрессин 451, 411
- Вакуоль 285, 286, 291
- пищеварительная 284
- сократительная 284
- Варан 354
- Веко 441
- Вена 421, 423, 424
- верхняя полая 423
- воротная 423
- нижняя полая 423
- печеночная 336
- Венчик 273
- Вены 421
- кардинальные 336
- легочные 424
- Верблюд 370
- Вещество кости губчатое 378
- межклеточное 378
- мозга белое 375
- — серое 429, 375
- мозговое 429, 432
- Вирион 232
- Видоизменения (метаморфозы) корня 268
- листьев 273
- побега 270
- Виноград 279
- Вирусы 228
- РНК-содержащие 229
- ДНК-содержащие 229
- Вишня 279
- Влагалище 457, 458
- листовое 270
- Власоглав 310
- Вобла 345
- Водопровод большого мозга 430
- Водоросли бурые 246, 247
- зеленые 244, 245
- красные 246, 247
- синезеленые 234
- Возбудимость 375

Волокна древесинные 263
— коллагеновые 378
— лубяные 263
— мышечные 374
— нервные 374
Волос 447
Волосок железистый 262
Вольвокс 246
Воробьинообразные 351
Ворон 353
Ворона серая 354
— черная 354
Ворота печени 395
— почки 409, 410
Ворсинки кишечные 396, 397
Вошь головная 323
— лобковая 327
— платяная 326

Гамета женская 68, 242
— мужская 68, 242
Гаметогенез 74
Гаметофит 242, 252, 253, 276
— женский 242, 252, 257, 276
— мужской 242, 257
— обоеполый 242, 253
— раздельнополый 253
Ганглий 313
— надглоточный 313
— парасимпатический 434
— подглоточный 313
— симпатический 434
— спинномозговой 428
Ген 101, 107
Гемоглобин 414
Гермафродитизм 304, 305, 76
Гетеротроф 211, 49
Гиббон 370
Гипоталамус 432

Гипофиз 432, 450
Глаз 441
— фасеточный (сложный) 320
Глазок 320
Глотка 404
— клеточная 284
Глюкокортикоиды 452
Голень 383
Голова 316, 323, 382
Головогрудь 320
Голосеменные 257, 268, 260
Голубеобразные 357, 361
Горилла 270
Гормоны 449
— половые женские 449
— — мужские 449
Горох 281
Гортань 404
Гребешки 333
Грибы 236
— высшие 237
— низшие 236
— съедобные 237
— ядовитые 237
Грудина 382
Грудь 384, 316
Грызуны 368
Гусеобразные 362

Двоякодышащие 360
Двудольные 280, 274
Двукрылые 327
Двусторонне-симметричные 299
Деление простое 71
— множественное 71
Дендриты 374
Дентин 391
Дерма 446, 447

Диафиз 378
Диафрагма 384
Диск зрительного нерва 441
ДНК 29
Дно желудка 393
— полости рта 391
Доли щитовидной железы 451
Дольки молочной железы 367
— печени 395
Доля височная 433
— гипофиза задняя 451
— — передняя 451
— мозга височная 433
— — затылочная 433
— — лобная 433
— — теменная 433
Дуги позвонков 381
Дыхальце 324
Дыхание двойное 360
Дятлообразные 362

Жабры 341, 344
Жгутик 45, 285
Железа альвеолярная (ацинозная) 405
— антеннальная 317
— вилочковая (зобная) 453, 450
— женская молочная 367
— кожная 365
— пахучая 365
— поджелудочная 337
— подчелюстная 491, 492
— потовая 445, 447
— предстательная 456
— сальная 445, 447
— серозно-слизистая 443
— слезная 441
— слюнная 392

— трубчатая 447
— щитовидная 451
— экзокринная (внутренней секреции) 449
— эндокринная (внешней секреции) 449, 450
Железы кожи 447
— надпочечные 452
— околощитовидные 452
— половые 454
— потовые 447
— сальные 447
— смешанные 449
— экзокринные 449
— эндокринные 449
Желудок 393
Желудочек сердца 417, 420, 424
Желудочки мозга 431
Жесткокрылые 327
Жилкование листа 271
— пальчатое 271
— параллельное 271
— перистое 271
Жужжалица 327
Жуки 327

Завязь 274
Зайцеобразные 369
Зародыш 277
Земноводные 346
Зигота 277, 289
Злаки 281
Злаковые 281
Змеи 354
Зона корня всасывания 267
— корневых волосков 267
— проведения 267
— растяжения 267

— роста (деления) 267

Зонтик 274

— сложный 275

Зооспора 71

Зрачок 442

Зубы 340, 391, 392

Иммунитет 416, 417

Инфузории 291

Канал мочеиспускательный
456, 457

— полукружный 444

— семяизвергательный 341

— спинномозговой 341

Канальцы почечные 338

Канатик семенной 456

Капилляры 420

— легких 405

— лимфатические 424

Капсула почечная 409, 410

— суставная 380

Карповые 345

Кислота нуклеиновая См.
ДНК, РНК

Кистеперые 345

Кисть 274

Китообразные 369

Кишечнополостные 294

Кишка двенадцатиперстная
395

— подвздошная 396, 397

— толстая 396

— тонкая 395

— тощая 396, 397

Клапан двухстворчатый 418

— полулунный 420, 419

— предсердно-желудочко-
вый 418, 419

— трехстворчатый 418

Клапаны сердца 417

Клетка 34

— интерстициальная 295

— костная 378

— нервная 295, 374

— паренхиматозная 264

— половая 295

— прокариотическая 35

— спутник 264

— эпителиально-мускульная
295

— эукариотическая 36, 38, 42

Клешни 318

Клещ пастбищный 322

— таежный 322

— чесоточный 323

Клещи 322, 316

Клитор 457, 458

Клубень 268

Клубеньки 268

Клубочек сосудистый 338

Клювоголовые 354

Ключица 347, 352, 359

Кожа 445, 446, 447, 448

Кокк 232

Колбочки 442

Колос 274

— сложный 275, 281

Кольцо годичное 270

— нервное окологлоточное 317

Комар малярийный 290

Комплекс Гольджи 42

Конечности 359, 365, 383

Конъюгация 285, 292

Копуляция 285

- Кора больших полушарий 351, 353, 432
- мозжечка 431
- Корень 265
- боковой 266
- воздушный 269
- главный 266
- вытягивающий 269
- придаточный 266
- Корешки задние спинного мозга 430
- передние 430
- Корешок зародышевый 278
- Корзинка 275
- Корка 263
- Корневище 270
- Корнеклубень 268
- Корнеплод 268
- Коробочка 279
- Кости головы 382, 383
- конечности верхней 383
- — нижней 383
- туловища 382
- Косточки слуховые 443, 444
- Кость бедренная 383
- большая берцовая 383
- височная 382
- затылочная 382
- клиновидная 382
- лобковая 383
- лобная 382
- небная 383
- плоская 379
- решетчатая 382
- скуловая 383
- смешанная 379
- строение 377
- трубчатая 379
- Кривизна желудка большая 393
- малая 393
- Кровь 413, 416
- Крокодилы 355
- Круг кровообращения большой 422
- — малый 424
- Кутикула 308, 447
- Ламинария 246, 247, 248
- Ластоногие 369
- Легкие 405
- альвеолярные 366, 405
- губчатые 359
- мешковидные 348
- ячеистые 353
- Лейкопласт 44
- Лейкоциты 415
- Лепесток 273
- Лизосома 42
- Лимфа 417
- Лимфоциты 415
- Линия боковая 343
- Лист 270
- непарноперистый 271
- пальчатосложный 271
- парноперистосложный 271
- простой 271
- сидячий 270
- сложный 271
- черешковый 270
- Лишайники 248, 249
- Ложноножка 285
- Локоть 383
- Лоханка почечная 408, 409, 410
- Лопатка 383
- Луковица 270
- волосая 447
- Лямблия 289

- Макрогамета 289
- Макроэволюция 170
- Макроэлементы 19
- Максиллы 323
- Мандибулы 323
- Мантия 323
- Матка 457
- Мегаспора 253
- Медуза 294
- Мезоглея 294
- Мезодерма 81
- Мезофилл 271
- Мембрана биологическая 38
 - плазматическая 40
- Меристемы 261, 262
 - апикальные 261
 - боковые 261
 - вставочные 261
 - вторичные 262
 - первичные 262
- Метанефридий 317
- Метелка 281
- Мешки воздушные 360
- Мешок альвеолярный 405
 - зародышевый 460
 - кожно-мускульный 299
 - легочный 321
 - слезный 441
- Мешочек волосистой 447
- Мидии 333
- Микроспора 253
- Микроспорогенез 253
- Микротрубочка 44
- Микрофиламент 44
- Миксоцель 317
- Миокард 418
- Миофибрилла 44, 374
- Митохондрия 43
- Млекопитающие 386
- Многоклеточные 178
- Многолетник 280
- Многощетинковые 311
- Мозг 430
 - головной 430
 - желтый 378
 - задний 431
 - костный 372
 - красный 379
 - продолговатый 341
 - промежуточный 432
 - спинной 429
 - средний 432
- Молоточек 443
- Моллюски 329, 332
- Моноспермия 76
- Москиты 323
- Мох олений 250
- Мхи зеленые 251
 - листостебельные 251
 - сфагновые 251
- Моховидные 253
- Мошонка 456
- Мочеточник 409, 456, 457
- Мочка 392
- Мухи 327
- Мухомор 237
- Мышцы головы 386
 - груди 384
 - живота 386
 - конечности верхней 386
 - — нижней 386
 - скелетные 383
 - туловища 384
 - шеи 386
- Надпочечники 409
- Надгортанник 404
- Наковальня 443

Насекомоядные 368
Насекомые 323
Непарнокопытные 437
Нерв зрительный 443
— обонятельный 445
— слуховой 444
Нервы двигательные 374
— смешанные 375
— спинномозговые 429
— черепномозговые 430
— чувствительные 374
Нефрон 410
Нейрон 427
— вставочный 429
— двигательный 429
— центробежный 428
— центростремительный 428
— чувствительный 429
Ноготь 447
Ногочелюсть 318,320
Норадреналин 434

Обезьяна 370
Оболочка зародышевая 354
— серозная 390
— сетчатая 441
— слизистая 392, 393, 395, 396, 403
— сосудистая 441
— фиброзная 441
— ядерная 45
Однодольные 274, 280
Одноклеточные 36
Околоплодник сочный 279
— сухой 279
Околоцветник 273
Окончания двигательные 374
— нервные 375
— чувствительные 375

Оплодотворение внутреннее 76
— двойное 277
— наружное 76
— перекрестное 76
Опыление 276
Орган 375
— вкуса 445
— зрения 441
— кортиев 444
— обоняния 445
— слуха и равновесия 443
Организм 16, 372
— доклеточный 228
— многоклеточный 36
— одноклеточный 36
— паразитический 205
— симбиотический 206
Организмы доклеточные 228
— доядерные 231
— ядерные 235
Органы 375
— вегетативные 265
— генеративные 265, 273
— гомологичные 171, 175
— кожи 445
— мочевые 408
— половые мужские 456
— половые женские 457
— чувств 440
Осетровые 345
Остеобласт 379
Остеон 378
Остеоцит 378
Острица 310
Отделы позвоночника 381
— крестцовый 382
— туловищный 382
— хвостовой 382
— шейный 382

- Пазуха листа 269
- — лобная 404
- Папоротниковидные 253
- Паренхима ассимиляционная 264
- водоносная 264
- воздухоносная 264
- губчатая 272
- древесинная 263
- запасающая 278
- лубяная 263
- печени 395
- столбчатая 272
- Парнокопытные 369
- Партеногенез 78
- Пауки 322
- Паукообразные 320
- Пелликула 287
- Пеницилл 235
- Первозвери 367
- Перепонка барабанная 361, 443
- мигательная 360
- Перепончатокрылые 328
- Перикард 418
- Перо 358
- Пестик 274
- Петля Генле 410
- Печень 395
- Пингвины 361
- Пирамида почечная 408, 411
- Пищеварение внутриклеточное 52
- полостное 395, 396
- Пищевод 391, 393
- Пиявки 314
- Плазмодий малярийный 290
- Пластида 43
- Пластинка листовая 270
- лопастная 271
- раздельная 271
- рассеченная 271
- расчлененная 271
- цельная 271
- Пластинки костные 378
- кровяные 414
- Плацента 460, 461
- Плацентарные 368
- Плечо 386
- Плод многосемянной 279
- односемянной 279
- простой 279
- сложный 279
- Побег удлинённый 269
- укороченный 273
- Позвонки грудные 382
- копчиковые 382
- крестцовые 382
- поясничные 382
- шейные 382
- Позвоночные 337
- Покров волосистой 324, 358, 364
- Покрытосеменные 260
- Полинуклеотид 28
- Полипептид 88
- Полипы коралловые 298
- Полиспермия 76
- Полость барабанная 443
- вторичная тела 312
- живота 395, 397
- мантийная 329
- носа 403, 404
- околосоердечной сумки 418
- первичная тела 309
- плевры 403, 406
- смешанная тела 317
- рта 391

- суставная 380
- Полужесткокрылые 326
- Полуобезьяны 370
- Полусустав 379
- Полушария большого мозга 430, 432
- мозжечка 431
- Померанец 279
- Помидор 281
- Потенциал действия 428
- мембранный 427
- покоя 427
- Початок 274, 281
- Почка вегетативная 269
- верхушечная 269
- голая 269
- закрытая 269
- пазушная 269
- придаточная 269
- смешанная 269
- цветочная 269
- Почки вкусовые 392
- Почечка 378
- Пояс конечности верхней 386
- — нижней 386
- плечевой 383, 386
- тазовый 383
- Предплечье 383
- Предсердие левое 418
- правое 418
- Пресмыкающиеся 351
- Приматы 370
- Пробка 262
- Прокариоты 35, 231
- Пронатор 387
- Простейшие 283
- Проток выводной железы 449
- желчный 394, 395
- правый лимфатический 424
- семявыносящий 456
- Протоки лимфатические 424
- Протонефридии 301
- Проход наружный слуховой 443
- Прусак 326
- Прямокрылые 326
- Птицы бескилевые 361
- килегрудые 361
- Пузырь желчный 395, 341
- мочевого 409
- плавательный 341, 344
- Пузырьки синаптические 44
- Пути дыхательные 403
- Пучок Гиса 418
- предсердно-желудочковый 418
- Пчелы 326
- Пшеница 275
- Пыльник 274
- Пятно желтое 442
- слепое 442
- “
- Равнокрылые 327
- Радужка 441
- Разгибатель пальцев кисти 386
- стопы 386
- Размножение бесполое 70
- вегетативное 71
- половое 70, 72
- Рак речной 317
- Ракообразные 317
- Растение двудомное 280
- однодомное 280
- Растения семенные 256
- споровые 253
- цветковые 280

Ребра 382
 Рептилии 351
 Ресница 441
 Ресничка 45
 Рефлекс безусловный 435
 — вегетативный 428
 — двигательный 428
 — коленный 428
 — оборонительный 434
 — соматический 428
 — условный 435
 Рибосома 33
 Рис 281
 Рога спинного мозга 429
 Роговица 441
 Рогозуб 345
 Рот 391
 — клеточный 291
 Рудименты 185
 Рукокрылые 368
 Рыльце 274

 Саламандра 349
 Самоопыление 276
 Саранчовые 326
 Саркодовые 285
 Связки голосовые 404
 Сгибатель запястья локтевой 386
 — — лучевой 386
 Секреция 449
 Сельдевые 345
 Семенник 309
 Семя 278
 Семядоля 278
 Семязачаток 256
 Семяпочка 256
 Сердце двухкамерное 342
 — трехкамерное 348

— четырехкамерное 417
 Сетчатка 441
 Сеть эндоплазматическая
 гладкая 42
 — шероховатая 42
 Симбиоз 206
 Синапс 375, 387
 Синтез белка 92
 Система вегетативная нервная
 428, 433
 — выделительная 408
 — дыхательная 403
 — корневая мочковатая 265
 — — стержневая 265
 — костная 377
 — кровеносная 417, 422
 — лимфатическая 417, 424
 — мочевыделительная 410,
 411, 456, 457
 — мышечная 383
 — нервная парасимпатическая
 434
 — — симпатическая 434
 — — соматическая 429
 — органов чувств 375, 440
 — переноса электронов 59
 — периферическая нервная
 429
 — пищеварительная 390
 — половая 456
 — сердечно-сосудистая 417
 — сигнальная первая 436
 — — вторая 437
 — эндокринная 449
 Скелет 377
 — свободной конечности
 верхней 383
 — — — нижней 383
 Склера 441

- Скорпионы 322
- Слепни 328
- Сложноцветные 275
- Слоевидные 242, 249
- Слой дермы кожи сетчатый 447
- — — сосочковый 447
- почек мозговой 410
- корковый 410
- эпидермиса кожи базальный 446
- — — блестящий 447
- — — зернистый 446
- — — роговой 447
- — — шиповатый 447
- Соединения костей непрерывные 379
- — — прерывистые 379
- Соплодие 279
- Сосальщик печеночный 302
- Сосочек волосяной 447
- Сосочки языка 392
- Сосуды лимфатические 424
- Сошник 383
- Соцветие 274
- зачаточное См. Почка
- простое 274
- сложное 275
- Сперматозоид 73, 75, 76, 247, 251, 456
- Спирогира 245
- Сплетение нервное 429
- Спора 236, 242
- Спорангий 242
- Споровики 289
- Спорофит 242, 238
- Спорынья 238
- Стафилококк 232
- Ствол легочный 403, 406
- мозга 429, 430
- симпатический 429, 430
- Стебелек 279
- Стебель 269, 273, 275
- Стенка клеточная 40
- Столбик 274
- Стопа 383
- Страусовые 361
- Стремечко 443, 444
- Стрептококк 232
- Стручок 279
- Сумка волосяная 447
- околосердечная 418
- Сумчатые 368
- Супинатор 387
- Суставы 380
- Сухожилие 384
- Сфагнум 251
- Сфинктер желудка пилорический 394
- Сцифоидные 296
- Таз 383
- Тараканы 326
- Тело глаза ресничное 441
- — стекловидное 441, 442
- желтое яичника 458
- поджелудочной железы 394
- Телофаза 63, 66
- Теория Опарина А.И., Холдена Д.Ж. 7
- Ч. Дарвина 138
- Ж.-Б. Ламарка 157
- Тимус 453
- Тиоксин 449, 454
- Ткань 373
- выделительная 265
- жировая 373
- костная 373

— механическая 263,374
— нервная 374
— образовательная 261
— основная 264
— покровная 262
— проводящая 263
— хрящевая 373

Ткани мышечные 374

— соединительные 373
— эпителиальные 373

Трахеида 263

Трахеи 263, 324

Трихинелла 310

Трихоцисты 284

Тромбоциты 415

Труба маточная 457

— слуховая 443

Трубка нервная 85

— пищеварительная 392, 393

— пыльцевая 256, 258, 259

— ситовидная 264

Трубочка собирательная 410

Туфелька инфузория 291

Тыква 279

Тычинка 274

Узел вегетативной нервной системы 434

— головной нервный 300

— лимфатический 425

— спинномозговой 429

Усик 323

Устрицы 333

Устье 262

Утконос 367

Ухо внутреннее 443

— наружное 443

— среднее 443

Фаланги пальцев кисти 383

— — стопы 383

Фитогормоны 240

Фитоценоз 282

Флоэма 267, 272

Фолликул яичника 454

Фотосинтез 284

Хвойные 257, 258

Хвоцевидные 255

Хищные 369

Хламидомонада 244

Хлорелла 244

Хлоропласт 43

Хорда 334,335

Хроматин 45, 284

Хромопласт 44

Хромосома 45

Хроматофор 244

Хрусталик 441

Хрящ гортани перстневидный 404

— — черпаловидный 404

— — щитовидный 404

Цветковые 280

Цветок обоеполый 274

— разнополый 274

Цветоложе 273

Цветоножка 273

Целом 312

Центр клеточный 44

Центриоль 44

Цепень бычий 304,305

— свиной 306

Цепочка брюшная нервная 313

Цианобактерии 234

Циклоп 320

Циста 285
Цитоплазма 41

Чашелистик 273
Чашечка 273
Человек разумный 192, 370
Челюстноротые 343
Челюсть верхняя 391
— нижняя 391
Черви кольчатые 311
— дождевые 311
— круглые 307
— ленточные 303
— плоские 299
— ресничные 300
Череп лицевой 383
— мозговой 382
Черепахи 355
Чехлик корневой 266
Чечевичка 263
Чешуекрылые 327
Член мужской половой 456
Членистоногие 315

Швы межкостные 379
Шишка женская 257
— мужская 257

Щека 391
Щель голосовая 404
— синаптическая 375
— устьичная 262
Щетинка 324

Эвглена зеленая 287
Эктодерма 81, 87, 294
Эктоплазма 284

Эмаль зубная 391
Эмбриогенез 80
Эндокард 418
Эндоплазма 42, 284
Эндосперм 277, 278
Энтодерма 85, 294
Эозинофил 415
Эпиблема 262, 266
Эпидерма 262, 271
эпидермис 335, 337, 446
— многослойный 337
Эпикард 418
Эпителий железистый 373
— кубический 373
— мерцательный 373
— многослойный 373
— неороговевающий 373
— однослойный 373
— ороговевающий 373
— плоский 373
— цилиндрический 373
Эритроциты 414
Эпифиз 432
Эукариоты 236
Эухроматин 45
Эхинококк 306

Яблоко глазное 441
Ягода 279
Ядра черепномозговые 431
Ядро 45
Ядрышко 45, 64
Язык 392
Яичко 456
Яичник 457
Яйцекладущие 367
Яйцеклетка 72, 457
Ящерицы 354

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	4

Часть I

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Глава 1. Жизнь. Ее возникновение на Земле. Свойства и уровни организации живого	5
1.1. Происхождение жизни на Земле	6
1.2. Начальные этапы развития жизни на Земле	12
1.3. Определение, основные свойства и уровни организации живого	14

Р а з д е л I

Основы цитологии

Глава 2. Химический состав клетки	18
2.1. Атомный (элементарный) состав клетки	18
2.2. Молекулярный состав клетки	19
2.2.1. Неорганические вещества	19
2.2.2. Органические вещества	21
2.2.2.1. Углеводы	22
2.2.2.2. Липиды	23
2.2.2.3. Белки	24
2.2.2.4. Нуклеиновые кислоты	28
Глава 3. Строение клетки	34
3.1. Типы клеточной организации	35
3.2. Строение эукариотической клетки	40
3.2.1. Клеточная оболочка	40
3.2.2. Цитоплазма. Органоиды и включения	41
3.2.3. Клеточное ядро	45
Глава 4. Обмен веществ и превращение энергии в клетке	48
4.1. Обмен веществ и превращение энергии — основа жизнедеятельности живых организмов	48
4.2. Значение АТФ в обмене веществ	51
4.3. Энергетический обмен в клетке. Синтез АТФ	52
4.4. Пластический обмен	55
4.4.1. Фотосинтез	56
4.4.2. Хемосинтез	59

Глава 5. Воспроизведение клеток	61
5.1. Жизненный (клеточный) цикл	61
5.2. Деление клетки	63
5.2.1. Амитоз	63
5.2.2. Митоз	63
5.2.3. Мейоз	66

Раздел II

Размножение и развитие организмов

Глава 6. Размножение организмов	70
6.1. Бесполое размножение	70
6.2. Половое размножение	72
6.2.1. Образование половых клеток	74
6.2.2. Оплодотворение	76
Глава 7. Индивидуальное развитие организмов	79
7.1. Типы онтогенеза	79
7.2. Периодизация онтогенеза	80
7.3. Эмбриональный период	80
7.3.1. Дробление	81
7.3.2. Гастрюляция	81
7.3.3. Гисто- и органогенез	85
7.3.4. Взаимодействие частей развивающегося зародыша	85

Раздел III

Основы генетики и селекции

Глава 8. Генетическая информация	87
8.1. Основные генетические процессы. Экспрессия генов	88
8.2. Репликация ДНК	88
8.3. Синтез белков	90
8.3.1. Транскрипция ДНК	90
8.3.2. Трансляция мРНК	90
8.3.3. Генетический код	91
8.3.4. Процесс синтеза белка	92
8.4. Элементы регуляции экспрессии генов	94
Глава 9. Основные закономерности наследственности	100
9.1. Моногибридное скрещивание	102
9.1.1. Гибридологический метод изучения наследования	102
9.1.2. Первый закон Менделя (правило единообразия). Второй закон Менделя (правило расщепления)	103
9.1.3. Гипотеза "чистоты гамет". Цитологические основы наследования альтернативных признаков	104
9.2. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя (правило независимого наследования). Цитологические основы	105
9.3. Анализирующее скрещивание	107
9.4. Взаимодействие генов	108
9.4.1. Взаимодействие аллельных генов. Множественные аллели	108
9.4.2. Взаимодействие неаллельных генов	111
9.5. Сцепленное наследование	117
9.6. Хромосомное определение пола. Сцепление с полом	120
9.7. Нехромосомное наследование	124

Глава 10. Изменчивость	127
10.1. Наследственная изменчивость	128
10.1.1. Комбинативная изменчивость	128
10.1.2. Мутационная изменчивость	128
10.2. Ненаследственная изменчивость	132
Глава 11. Генетика человека и ее значение для медицины	135
11.1. Методы генетики человека	135
11.1.1. Генеалогический метод	136
11.1.2. Популяционный метод	139
11.1.3. Близнецовый метод	140
11.1.4. Цитогенетический метод	140
11.1.5. Биохимический метод	142
11.2. Медико-генетическое консультирование	142
Глава 12. Основы селекции	144
12.1. Методы селекции	145
12.1.1. Отбор и гибридизация	145
12.1.2. Мутагенез и полиплоидия	147
12.1.3. Клеточная и генная инженерия	147
12.2. Селекция растений	150
12.3. Селекция животных	152
12.4. Селекция микроорганизмов	153

Раздел IV

Эволюция и экология

Глава 13. Эволюционное учение	156
13.1. Теория эволюции	157
13.1.1. Ламаркизм	157
13.1.2. Дарвинизм. Эволюция путем естественного отбора	158
13.1.3. Развитие дарвинизма	160
13.2. Микроэволюция	161
13.2.1. Критерии и структура вида. Популяция	161
13.3. Факторы эволюции	164
13.3.1. Мутационный процесс	164
13.3.2. Популяционные волны. Дрейф генов	164
13.3.3. Изоляция	165
13.3.4. Естественный отбор	166
13.4. Образование новых видов	168
13.5. Макроэволюция	170
13.5.1. Направления и пути эволюционного процесса	171
13.5.2. Связь между индивидуальным и историческим развитием организмов	173
13.6. Развитие органического мира	175
13.6.1. Доказательства эволюции органического мира	175
13.6.2. Эволюция клеток	178
13.6.3. Эволюция многоклеточных	178
Глава 14. Происхождение и эволюция человека	183
14.1. Положение человека в системе животного мира	184
14.2. Предшественники человека	187
14.3. Этапы эволюции человека	190
14.4. Факторы антропогенеза	192
14.5. Человеческие расы	194

Глава 15. Основы экологии	197
15.1. Организм и среда. Экологические факторы	198
15.1.1. Абиотические факторы	200
15.1.2. Биотические факторы	204
15.2. Популяция и окружающая среда	207
15.2.1. Регуляция плотности популяции. Емкость среды	207
15.2.2. Ареал обитания и экологическая ниша	209
15.3. Экосистемы	210
15.3.1. Пространственная структура биогеоценоза	211
15.3.2. Функциональная структура биогеоценоза. Пищевые сети	211
15.4. Развитие экосистем	213
15.4.1. Экосистемы, создаваемые человеком	214
Глава 16. Биосфера и человек	217
16.1. Особенности сред обитания	219
16.1.1. Вода	219
16.1.2. Почва	220
16.1.3. Атмосферные условия	220
16.2. Биомасса	221
16.3. Поток энергии и круговорот веществ в биосфере	222
16.3.1. Превращение энергии в биосфере	222
16.3.2. Биогеохимические круговороты	223
16.4. Человек и окружающая среда	224

Часть II

МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Р а з д е л V

Неклеточные и Доядерные формы жизни

Глава 17. Царство Вирусы	228
Глава 18. Надцарство Доядерные, или Прокариоты	231
18.1. Бактерии	232
18.2. Синезеленые водоросли (цианеи)	234

Р а з д е л VI

Ядерные организмы, или Эукариоты. Грибы, Растения

Глава 19. Царство Грибы	235
19.1. Общая характеристика	235
Глава 20. Царство Растения. Особенности растительного организма	239
Глава 21. Низшие растения	243
21.1. Подцарство Настоящие водоросли	244
21.1.1. Отдел Зеленые водоросли	244
21.1.2. Отделы Красные и Бурые водоросли	246
21.2. Отдел Лишайники	248
Глава 22. Подцарство высшие растения	250
22.1. Отдел Моховидные	250
22.2. Отделы Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные	253

22.3. Семенные растения	256
22.4. Отдел Голосеменные	257
Глава 23. Отдел покрытосеменные, или цветковые растения	260
23.1. Ткани	261
23.2. Вегетативные органы высших растений	265
23.2.1. Корень	265
23.2.2. Стебель	269
23.2.3. Лист	270
23.3. Репродуктивные органы растений	273
23.3.1. Цветок	273
23.3.2. Опыление. Оплодотворение цветковых растений	276
23.3.3. Семя. Плод	278
23.4. Классификация цветковых растений	280

Р а з д е л V I I

Эукариоты. Царство Животные

Глава 24. Подцарство Одноклеточные (Простейшие)	283
24.1. Общая характеристика	283
24.2. Тип Саркожгутиконосцы	285
24.2.1. Класс Саркодовые, или Корненожки	285
24.2.2. Класс Жгутиковые	287
24.3. Тип Споровики	289
24.4. Тип Инфузории	291
Глава 25. Тип Кишечнополостные	294
25.1. Общая характеристика	294
25.1.1. Класс Гидроидные	296
25.1.2. Класс Сцифоидные	296
25.1.3. Класс Коралловые полипы	298
Глава 26. Тип Плоские черви	299
26.1. Класс Ресничные черви	300
26.2. Класс Сосальщики	301
26.3. Класс Ленточные черви	303
27. Тип Круглые черви	307
Глава 28. Тип Кольчатые черви	311
Глава 29. Тип Членистоногие	315
29.1. Общая характеристика	315
29.2. Класс Ракообразные	317
29.3. Класс Паукообразные	320
29.4. Класс Насекомые	323
Глава 30. Тип Моллюски	329
30.1. Класс Брюхоногие	330
30.2. Класс Двустворчатые	332
Глава 31. Тип Хордовые	334
31.1. Общая характеристика	334
31.2. Подтип Бесчерепные	335
31.3. Общая характеристика подтипа Позвоночные	337

Глава 32. Рыбы	340
32.1. Особенности строения	340
32.2. Класс Хрящевые рыбы	343
32.3. Класс Костные рыбы	345
Глава 33. Класс земноводные	346
33.1. Особенности организации	346
33.2. Систематика	349
Глава 34. Класс пресмыкающиеся	351
34.1. Характеристика	351
34.2. Систематика	354
Глава 35. Класс Птицы	357
35.1. Общая характеристика	357
35.2. Систематика	361
Глава 36. Класс Млекопитающие	363
36.1. Общая характеристика	364
36.2. Подкласс Первозвери, или Клоачные	367
36.3. Подкласс Звери	368
36.3.1. Инфракласс Сумчатые	368
36.3.2. Инфракласс Плацентарные, или Высшие звери	368

Часть III

Человек и его здоровье

Глава 37. Анатомия и физиология человека	372
37.1. Ткани	373
37.2. Органы. Системы органов. Организм — единое целое	375
Глава 38. Опорно-двигательная система	377
38.1. Скелет	377
38.1.1. Строение кости	377
38.1.2. Кость как орган. Форма костей	378
38.1.3. Соединение костей	379
38.1.4. Отделы скелета	380
38.2. Скелетные мышцы	383
38.2.1. Обзор скелетных мышц человека	384
38.2.2. Работа мышц	387
Глава 39. Пищеварительная система. Обмен веществ	390
39.1. Органы пищеварения	390
39.2. Обмен веществ	397
39.2.1. Обмен белков	397
39.2.2. Обмен углеводов	398
39.2.3. Обмен жиров	398
39.2.4. Водно-солевой обмен	399
39.2.5. Витамины	400
Глава 40. Дыхательная система	403
40.1. Внешнее дыхание	403
40.2. Транспорт газов	406
40.3. Обмен газов в легких и тканях	407

Глава 41. Выделительная система	408
41.1. Строение почек	409
41.2. Образование мочи	410
Глава 42. Внутренняя среда организма	412
42.1. Состав и функции крови	413
42.1.1. Плазма крови	413
42.1.2. Форменные элементы крови	414
42.1.3. Свертывание крови	415
42.1.4. Группы крови	416
42.1.5. Иммунитет	416
42.2. Лимфа	417
42.3. Кровообращение	417
42.3.1. Сердце	417
42.3.2. Сосуды	420
42.3.3. Круги кровообращения	422
42.4. Лимфообращение	424
42.5. Предупреждение сердечно-сосудистых заболеваний	425
Глава 43. Нервная система	427
43.1. Рефлекторный принцип деятельности нервной системы	428
43.2. Строение нервной системы	429
43.3. Высшая нервная деятельность	435
43.4. Эмоции	437
43.5. Память	438
43.6. Сон и бодрствование	438
Глава 44. Органы чувств (анализаторы)	440
44.1. Строение и функции органов зрения	441
44.2. Орган слуха и равновесия	443
44.3. Обонятельный и вкусовой анализаторы	445
44.4. Кожный анализатор	445
44.4.1. Строение и функции кожи	445
44.4.2. Кожная рецепция (чувствительность)	448
Глава 45. Железы внутренней секреции	449
Глава 46. Размножение и развитие	455
46.1. Мужская и женская половые системы	456
46.2. Развитие организма	459
Ответы на вопросы рубрики «Проверьте себя»	464
Предметный указатель	472

Учебное издание

**Мустафин Александр Газисович, Лагуева Фатима Катабиновна,
Быстренина Наталья Георгиевна, Вахтель Николай Маркович,
Гринева Галина Георгиевна, Студитская Ольга Александровна**

БИОЛОГИЯ

**Художественный редактор Ю.Э. Иванова
Художник Э.А. Марков**

Лицензия ИД № 06236 от 09.11.01.

Изд. № Х/Е-248. Подп. в печать 25.10.02. Формат 60×88¹/₁₆.
Бум. газетн. Гарнитура Таймс. Печать офсетная.
Объем 30,38 усл. печ. л. 30,88 усл. кр.-отг. 32,51 уч.-изд. л.
Тираж 10000 экз. Заказ № 236.

**ФГУП «Издательство «Высшая школа», 127994, Москва, ГСП-4,
Неглинная ул., 29/14.**

Тел.: (095) 200-04-56.

E-mail: info@v-shkola.ru <http://www.v-shkola.ru>

**Отдел реализации: (095) 200-07-69, 200-59-39, факс: (095) 200-03-01.
E-mail: sales@v-shkola.ru**

**Отдел «Книга-почтой»: (095) 200-33-36.
E-mail: bookpost@v-shkola.ru**

**Отпечатано в ОАО «Оригинал», 101990, Москва, Центр,
Хохловский пер., 7-9, стр. 1-7.**

**Биология. Пособие для поступающих в вузы/А.Г. Му-
Б 63 стафин, Ф.К. Лагкуева, Н.Г. Быстренина и др.; Под ред.
В.Н. Ярыгина.— 6-е изд., испр.— М.: Высш. шк., 2003.—
492 с.: ил.**

ISBN 5-06-003749-5

Пособие (5-е — 2002 г.) написано в соответствии с программой вступительных экзаменов. Оно включает основные разделы: цитология, размножение и развитие организмов, основы генетики и селекции, эволюция, ботаника, зоология беспозвоночных и позвоночных, анатомия и физиология человека. Обращено внимание на органическую взаимосвязь биологии и медицины. Каждая глава пособия помимо фактического материала включает элементы самоконтроля усвоения знаний.

Издание предназначено для учеников средних школ, гимназий и лицеев. Представляет интерес для учащихся специализированных медико-биологических и естественно-научных классов профилированных средних учебных заведений. Может быть использовано слушателями подготовительных отделений вузов, а также полезно для широкого круга читателей, интересующихся биологией.

УДК 57
ББК 28.0